

## **ПРОБЛЕМА ВИДА И ВИДОВЫХ ГРАНИЦ У РУКОКРЫЛЫХ (CHIROPTERA; MAMMALIA)\***

**С.В. Крусков**

*Зоологический музей МГУ им. М.В. Ломоносова; selysius@mail.ru*

В настоящем обзоре обобщены данные по проблеме вида и определения видовых границ у рукокрылых. На конкретных примерах рассмотрены случаи несоответствия молекулярных и морфологических данных. Обсуждается сравнительная ценность «традиционных» морфологических и молекулярно-генетических данных при определении ранга и границ таксона видовой группы; рассмотрены ситуации, когда морфологические или определённые молекулярные данные обладают низкой таксономической ценностью и сами по себе могут не вызывать доверия. Несмотря на значительно большее разнообразие рукокрылых в тропиках, проблемы таксономии низкого уровня в тропических и вне-тропических регионах сходны, различия же носят скорее методологический характер (т. е. нехватка исходных данных может иметь разные причины). В неоднозначных случаях решение вопроса о видовых границах и ранге таксона требует комплексного подхода и не должно основываться только на одной группе признаков.

## **SPECIES AND SPECIES DELIMITATION PROBLEM IN THE BATS (CHIROPTERA; MAMMALIA)**

**S.V. Kruskop**

*Zoological Museum of Lomonosov Moscow State University; selysius@mail.ru*

Species delimitation is one of the core problems in the modern zoology, concerning not only taxonomy but also many other zoological fields. Bats are the second largest mammalian order with almost worldwide distribution, and its taxonomy, which was in a stasis during the second half of the 20th century, becomes being intensively studied during the latest decades. Because of conservative karyotypes, bats almost avoided “karyological revolution”, which had most significant influence on alpha-level taxonomy of small rodents and soricomorph insctivores. However, growing role of molecular studies results in the increase of the number of recognized bat species as well as of odd and complicated cases in a lower-level bat

taxonomy. Such cases are known even for well-studied Europe with its relatively poor bat fauna (e. g. *Myotis alcathoe*, *Plecotus sardus* etc.). This review summarizes data on the problem concerning species ranks and species delimitation in bats. Cases of non-compliance of molecular and morphological data are overviewed.

One of the reasons for ongoing changes in the bat taxonomy is what we call “blind spots”. Sometimes researchers, due to personal reasons, cannot see or do not want to see differences even in a well-represented material. Such thing had happened with *Myotis daubentonii* and *M. petax*, border between which retained obscure for the entire 20th century. Another example is provided by “*formosus*” species complex, also of the genus *Myotis*. This complex differs so noticeably from other species that nobody was paying attention for decades to the dissimilarities between its constituent species.

Another reason is “understudy”. Most bats inhabit tropical regions, with many of them being hard-to-get, and therefore poorly represented in collections. Most indicative example we found in the genus *Murina*: these bats are commonly characterized by local or scattered distribution and low natural population density, which prevent them usually from becoming collectors’ prey. But, because of certain intensification of bat research in Asia together with growing role of molecular methods, the number of *Murina* species recognized during the last decade has twice increased.

Despite the growing value of molecular studies, morphological methods still play a significant role in the bat taxonomy. However, morphological traits are subject to significant variability, viz. age, geographical, individual etc. This may obscure differences between similar taxa or, to the contrary, simulate distinctiveness within the same species. A case of *Eptesicus gobiensis* and *E. bobrinskoi* represents situation when local population was treated as a separate species due to merely size difference. Besides, taxonomic and diagnostic significance of a particular feature can vary within the same genus. This is true for the baculum shape varying broadly within *Myotis* and *Hipposideros*: it allows to distinguish even closely related species in some instances but shows no differences between relatively distant forms in others. The same can be said about other morphological structures commonly used in the bat taxonomy.

Employing molecular data is growing, and researchers are inclined to believe in their high resolution power. Though taxonomists did not obtain a panacea, molecular genetics strongly stimulated studies in the bat taxonomy, in large part due to establishing extensive genetic databases. However there are many known cases of uncertain and even odd results derived from the molecular studies. Although there are suggestions about magnitudes of inter- and intraspecific distances, actually the latter may be quite variable, even within same genus. For example, distances between three species of *Miniopterus* “*schreibersii*” complex are much lower as compared to those between other species of this genus, while some studies confirm species status (low level of gene flow between sympatric populations) of all three forms in that complex. In contrast, there are three distinct mtDNA lineages within *Pipistrellus kuhlii* in Europe formally fit-

ting the species-level of distances, which seem to meet no obstacles with the gene flow between their populations. From the studies of taxonomy of the genus *Eptesicus* on the whole and the “*E. serotinus*” species complex in particular, we have learned that reticular processes can play a significant role in speciation and can be responsible for some of complicated cases of relationships between species and populations. It is very probable that similar cases will be revealed in other bat groups. Although special methods are already designed for the formal identification of species boundaries, there are still no tools for effective work with really complicated genera of bats.

Definitely, most of researchers try to employ multiple data sets to solve particular taxonomic problems. For such research design, the term “integrative taxonomy” was coined. However, some authors pointed out that there are no tools to make taxonomic studies truly “integrative”, with proportional contribution of different data sources, and suggested an algorithm of an “iterative taxonomy”. It was designed to reveal first so called “candidate species” (population possessing certain features of distinct species, no matter morphological, genetic or behavioral) and then to verify their status coherently by other data sources.

The problem with low-level taxonomy seems to be similar both in tropical and non-tropical regions, with the differences having mainly methodological nature. Lack of any baseline data may have different reasons, namely insufficient amount of material in tropics vs. irregularly represented material across the vast distribution areas in temperate climate. In any case, the question of species limits and rank requires a comprehensive approach.

## 1. Введение

Рукокрылые — второй по объему отряд млекопитающих, на который приходится около 1/5 всего таксономического разнообразия класса (Wilson, Reeder, 2005). Надо сказать, что укоренившееся представление о слабой изученности рукокрылых, в том числе — с позиций систематики и палеонтологии, в целом неверно. Рукокрылые — одна из активно изучаемых групп, в рамках которой было сделано в последние годы немало открытий, в том числе интригующих и способствующих проведению дальнейших исследований. Нет ничего удивительного и в том, что вопросы внутривидовой структуры, взаимоотношений родственных (и не родственных, но морфологически сходных) видов, границ между видами встают

перед исследователем этой группы с обескураживающей регулярностью.

Представления о таксономии рукокрылых были удивительно стабильны на протяжении большей части XX в., фактически начиная с классических работ Тейта (Tate, 1941a–c, 1942) и заканчивая сводками Купмана (Coorman, 1993, 1994). На протяжении второй половины XX в. число признаваемых видов менялось незначительно и колебалось где-то около 900. Так, в сводке Соколова (1973) перечислено 917 видов; Купман в различных сводках пишет о 896 (Coorman, 1984), 925 (Coorman, 1993) и о 913 видах (Coorman, 1994). Большая часть этого периода характеризовалась следованием концепции «вид — это то, что считает видом хороший систематик». Повидимому, слабые движения в представлениях о систематике отряда реципрокно

порождали низкий интерес к проблеме и число исследователей, ею занимавшихся, вплоть до 1990-х гг. было невелико. Суждения же этих немногочисленных экспертов были во многом умозрительными и носили отпечаток личных предпочтений. Так, А.П. Кузякин, «задававший тон» в этом вопросе в СССР и странах Восточной Европы, стоял на крайних объединительских позициях, за исключением таксонов, описанных им самим. Примером может служить объединение северного (*Eptesicus nilssonii* Keys. et Blas., 1839) и гобийского (*E. gobiensis* Bobrinskii, 1926) кожанков в один вид при выделении в качестве самостоятельного вида кожанка Бобринского (*E. bobrinskoi*) (Кузякин, 1950; Бобринский и др., 1965). Сейчас мы знаем, что ситуация ровно обратная: гобийский кожанок — отдельный вид, возможно (но не обязательно!) родственник северному, а кожанок Бобринского — мелкая региональная форма гобийского (Artyushin et al., 2012).

Рукокрылых удивительным образом миновал «бум» увлечения кариологией, сильно повлиявший на представления о видовом разнообразии мышевидных грызунов и сорикоморфных насекомоядных. Причиной этому, отчасти — труднодоступность материалов из тропических регионов (где сосредоточено основное разнообразие отряда), отчасти — низкая вариабельность кариотипов во многих группах рукокрылых. Например, все виды *Eptesicus* имеют одинаковое число и хромосом, и хромосомных плеч:  $2n/NF = 50/48$  (Volleth, Heller, 1994), огромный по меркам млекопитающих род *Myotis* также обладает практически одинаковыми кариотипами с  $2n = 44$  (Volleth, 1987; Volleth, Heller, 2012).

Однако ситуация коренным образом стала меняться с началом использования разнообразных молекулярно-генетиче-

ских методик. Сохранение проб тканей для последующего анализа ДНК гораздо менее трудоемко, чем приготовление хромосомных препаратов, и позволяет без особого труда получать материалы в том числе и из тропических регионов, а совершенствование самих методов постепенно позволяет вовлекать в анализ всё более старые коллекционные материалы (см. напр.: Nachmann, 2013; Bailey et al., 2015). В сочетании с совершенствованием методов отловов это в последние два десятилетия дало в руки исследователей рукокрылых материалы, по-видимому, более обширные и разнообразные, чем когда-либо в прошлом.

Результатом стал пересмотр представлений о таксономической структуре рукокрылых на самых разных уровнях, от изменения состава подотрядов (Teeling, 2005; Hutcheon, Kirsch, 2006) до краха прежних точек зрения на родственные связи внутри некоторых крупных родов (напр., Ruedi, Mayer, 2001).

Вопросы видовой систематики представляют, кроме общетеоретического и узкоспециального, ещё и прикладной интерес, поскольку виды (какое бы определение в это понятие ни вкладывалось) — это основные операциональные единицы для многих исследователей, занимающихся экологией, зоогеографией, природопользованием и т. п., и эти исследователи очевидно желают знать, хотя бы, с каким количеством видов они имеют дело. В противном случае результатом становится присутствие в региональных сводках и природоохранных списках видов, в конкретном регионе не живущих: например, усатая *Myotis mystacinus* Kuhl, 1817 и водяная *M. daubentonii* Kuhl, 1817 ночницы, бурый ушан *Plecotus auritus* Linn., 1758 в Забайкальском крае (Красная книга Забайкальского края, 2012).

На сегодняшний момент известно более 1250 видов рукокрылых, и этот список постоянно продолжает пополняться (например, Csorba et al., 2015; Ruedi et al., 2015). При этом около трети вновь появляющихся видов приходится на новоописания форм, ранее не известных науке, тогда как до двух третей — это ранее описанные таксоны, чей статус был поднят в связи с пересмотром видовых границ и признаков (Simmons, Wetterer, personal comm.). Понятно, что и первое, и второе касается в первую очередь тропических регионов, где сосредоточена большая часть разнообразия отряда и многие из которых всё ещё труднодоступны для исследователей. Тем не менее, есть исключения.

Так, в результате тщательного изучения материала в фауне Европы (сравнительно небольшой и хорошо исследованной) были выявлены новые виды ушанов (Tvrtkovic et al., 2005; Spitzenberger et al., 2006), причём один из них, *Plecotus sardus* Mucedda et al., 2002, был описан как новый вид (Mucedda et al., 2002) и этот статус в ходе последующих исследований не утратил. Молекулярно-генетические исследования позволили выявить скрытое разнообразие среди ночниц группы «*nattereri*» и установить видовой статус для иберийской *M. escalerae* Cabrera, 1904 (Salicini et al., 2011), причём было показано весьма давнее расхождение этой линии с собственно *M. nattereri* Kuhl, 1817.

Но наиболее показательным, пожалуй, обнаружение в конце 1990-х – начале 2000-х гг. нового вида ночниц *Myotis alcathoe* Helversen et Heller, 2001 (Helversen et al., 2001). Изначально описанный из Греции как «вид-двойник» усатой ночницы, он, как теперь ясно, не имеет однозначных родственных связей с другими европейскими видами рода (Ruedi et al., 2013) и, как оказалось, распростра-

нён в значительной части стран Европы, от Великобритании (Jan et al., 2010) до Украины (Bashta et al., 2011) и Кавказа (Крускоп, 2012).

В этом обзоре я постарался рассмотреть на конкретных примерах сложные ситуации, возникающие при изучении низкоуровневой систематики рукокрылых. Примечательно, что ряд этих сложностей возникает несмотря, а в некоторых случаях — и вследствие использования современных молекулярно-генетических методов, что нам в очередной раз говорит об отсутствии универсальной панацеи для решения таксономических вопросов.

## 2. «Слепые пятна»

Одна из причин такой явной «недоисследованности», ныне поспешно компенсируемой, — то, что я некогда назвал «слепыми пятнами» в систематике (Крускоп, 2002). В ряде случаев некое животное имеет столь выраженные диагностические черты, что на протяжении десятилетий никому не приходит в голову копаться в его систематике.

Отчасти примером такой ситуации могут быть водяные и восточные ночницы. Вкратце их история такова. В начале XX в. Н. Холлистер (Hollister, 1912) по единственному экземпляру с Алтая описал новый вид *Myotis petax* Hollister, 1912, указав на его отличия от европейской *M. daubentonii* (и тоже, по-видимому, опираясь на очень небольшое число экземпляров сравнительного материала). Эта работа была фактически забыта. С.И. Огнёв (1928), не найдя размерных отличий между зверьками из Сибири и Поволжья, свёл таксон *petax* в синонимы *M. d. volgensis* Eversmann 1840, описав из Приморья более мелкую форму *M. d. ussuriensis* Ognev 1927. Г. Тэйт (Tate, 1941a) принял *petax* в качестве одного из подвидов водяной ноч-

ницы, однако в российских публикациях этот таксон в дальнейшем фактически не фигурировал. В. Богданович, ревизуя структуру вида *M. daubentonii*, вообще признал существование только дальневосточного подвида, сведя *volgensis* (вместе с *petax*) в синонимы номинативной формы и обозначив все различия как клинальную изменчивость (Bogdanowicz, 1990). Собственно, в этом, видимо, и проявляется сущность «слепого пятна» — никто и не пытается увидеть различия, потому что все же «знают» из предыдущих работ, что различий нет.

Я усомнился в последнем утверждении, лишь имея в руках свежий материал из Забайкалья. Морфометрия черепа показала, что не только все восточносибирские и дальневосточные «водяные» ночницы отличаются от европейских и западносибирских, но и уровень этих различий сходен с таковым между *M. daubentonii* s. l. и *M. macrodactylus* Temminck, 1840, в самостоятельном видовом статусе которой, вроде бы, сомнений не было (Kruskop, 2004). Далее выяснилось, что между двумя формами существуют вполне дискретные различия в строении бакулюма, и одновременно были выявлены генетические различия (Matveev et al., 2005), подтверждённые в дальнейшем другими маркерами (Kruskop et al, 2012; Ruedi et al., 2013), которые показали, что *M. petax* — не только самостоятельный вид, но всё его сходство с *M. daubentonii*, скорее всего, конвергентное и не обусловлено близким родством.

Последняя ситуация сама по себе не редка: довольно много видов рукокрылых оказались, если судить по молекулярным данным, родственниками не тех, чьими считались ранее. Но приведённый пример показывает, как подобное может «скрываться» буквально у всех на виду,

среди массового и неплохо изученного материала, в котором не ожидали увидеть реальный уровень различий, а потому и не видели.

Более яркий, во всех смыслах, пример представляют ночницы из комплекса «*Myotis formosus*». Эти зверьки очень хорошо диагностируемы от других представителей рода: крупные ночницы с очень яркой контрастной окраской — рыжей с чёрными перепонками. И хотя в упомянутой выше сводке Тэйт (Tate, 1941a) приводил известные ему номинальные формы как потенциальные виды, позже они, как правило, рассматривались как единый таксон; иногда за исключением островных популяции *M. hermanni* Thomas, 1923 или *M. rufopictus* Waterhouse, 1845 (Corbet, Hill, 1992; Ingle, Heaney, 1992). Можно сказать, что очевидность их внешних отличий отвлекала исследователей от поиска различий внутри самого комплекса. Эта зашоренность спала, когда выяснилось, что на Тайване симпатрично обитают два вида этого комплекса, причём, когда этот факт стал известен, диагностические признаки, различающие эти формы, тоже были выявлены довольно легко (см. Csorba et al., 2014).

На самом деле, определённую роль «слепые пятна» играли, очевидно, во многих случаях «внезапного» недавнего пересмотра систематики той или иной группы. Тут уместно вспомнить, например, ушанов, которых, после того как идея, что их существует более одного вида, получила признание в научном сообществе, с упорством (можно сказать, почти маниакальным) пытались разделить лишь на два вида. Опуская спорный таксономический статус некоторых недавно выделенных в этом роде форм, нельзя не признать, что те, которых пытались свести в синонимичку «серого ушана», нередко

отличаются друг от друга не меньше, а то и больше, чем серый ушан от бурого (см. Стрелков, 1988, 2006; Spitzenberger et al., 2006). Иными словами, во многих случаях видовые признаки и видовые границы исследователи не видели, несмотря на доступность и достаточность материалов, просто потому, что не догадывались посмотреть или не хотели, в силу тех или иных личных причин, их видеть. И молекулярно-генетические исследования пусть и не открыли истину, но в целом ряде случаев заставили этих исследователей свежим взглядом посмотреть на казалось бы знакомые группы — и иной раз увидеть в них немало нового.

Понятно, что если такая ситуация процветала в отношении видовых комплексов, сравнительно неплохо исследованных или хотя бы сравнительно неплохо представленных в коллекциях, то малодоступность коллекционных материалов должна была её в значительной степени усугублять.

### 3. «Недоисследованность»

Рукокрылые — главным образом тропическая группа: в тропических и субэкваториальных регионах сосредоточено более 4/5 видового разнообразия отряда. Как результат, множество видов рукокрылых вообще до последнего времени избегало попадать в руки ученым (и неизвестно, сколько избегает до сих пор), а многие формально известные науке летучие мыши на протяжении десятилетий попадали в руки исследователей единично, да и эти единицы «разбредались» по разным музеям, становясь малодоступными большинству специалистов.

Выразительный пример такой группы — род трубконосов *Murina*. Вообще, в целом всё подсемейство Murininae изучено довольно плохо, однако два других

рода невелики (хотя и их видовой состав вызывает вопросы) (см., например, Kruskop, 2013); род же *Murina* довольно обширен и распространён практически по всей Южной и Восточной Азии, включая многие острова (Francis, 2008). Надо добавить, что большинство видов этого рода — лесные, по-видимому, для них характерна невысокая естественная плотность популяции, они практически не образуют колоний и обладают манёвренным полетом, позволяющим уклоняться от паутиных сетей.

Как результат, на протяжении XIX и XX вв. трубконосы в научных коллекциях были единичны. Это вызвало замкнутый круг: на скудном материале составлялись определительные ключи, очередные исследователи определяли по ним свой — тоже как правило единичный — материал, и новые ключи вбирали все ошибки и неточности предыдущих. Мы с этим столкнулись, начиная работать с материалами по Вьетнаму: как оказались впоследствии, практически все экземпляры трубконосов, с которыми мы имели дело в начале 2000-х гг., были определены неправильно в результате неточности используемых в литературе признаков. Так, два вида — *M. cyclotis* Dobson, 1872 и *M. huttoni* Peters, 1872 — традиционно предполагалось различать лишь по величине черепа (большей у второго), а объединяли их сходные пропорции зубной системы (см. Corbet, Hill, 1992). Сейчас мы знаем, что такими пропорциями обладает ещё целый ряд видов, а между комплексами форм «*cyclotis*» и «*huttoni*» существуют более тонкие, но весьма надёжные морфологические отличия, а вот размерных отличий как раз нет: *M. fionae* Francis et Eger, 2012, родственной *M. cyclotis*, в среднем крупнее, чем *M. huttoni* (Francis, Eger, 2012; Kruskop, 2013).

Совершенствование методов отловов на рубеже столетий совпало с некоторым ростом мобильности специалистов, занимающихся рукокрылыми, и с развитием методов молекулярной систематики. В результате, если в сводке 2005 г. в роде *Murina* было 17 видов (Simmons, 2005), то всего за восемь последующих лет было описано ещё 16 (Francis, Eager, 2012). И хотя часть как новоописанных, так и известных ранее форм была впоследствии «закрыта» (или имеет тенденцию к тому, чтобы быть закрытой), общее число признаваемых видов в роде всего за десятилетие более чем удвоилось.

Разумеется, такая ситуация вовсе не облегчает ответ на вопрос: а что же такое вид у трубноносцев? — исследователям при ответе на него приходится принимать ответственность на себя. Большинство описываемых или переописываемых форм — узкоареальные эндемики, многие из них известны по считанному числу экземпляров. И обозначение их таксономического статуса во многом определяется доверием автора к достоверности генетических различий. В свою очередь, последние пока что ограничены данными по митохондриальной ДНК и далеко не всегда могут считаться удовлетворительным критерием. Таким образом, и в этой, и в других группах со сходной ситуацией вполне можно ожидать пересмотра видовых границ под давлением новых, в том числе молекулярно-генетических данных.

Высокий темп исследований систематики трубноносцев (и, надо полагать, систематики ряда других групп) иногда порождает парадоксальные ситуации, когда знание об истинном или, по крайней мере, более истинном, чем общепринятом, положении вещей опережает выходящие публикации. Примером могут служить трубноносы группы «*leucogaster*». Дол-

гое время всех крупных трубноносцев с грациальной зубной системой рассматривали как один вид, отчасти с лёгкой руки А.П. Кузякина (1950). В сводке 2005 г. Н. Симмонс выделила в качестве самостоятельного вида *M. hilgendorfi* Peters, 1880 (Simmons, 2005). При том, что она правильно охарактеризовала ареал этой формы, в качестве обоснования её выделения она сослалась на работу М. Йошиюки (Yoshiyuki, 1989), в которой как раз аргументация для разделения форм и их границы были совершенно ошибочны (что делало безосновательным и утверждение Симмонс). Тем не менее, точка зрения Симмонс была подхвачена авторами последующих публикаций, а те, кто имел дело с коллекционным материалом, знали, что эта точка зрения правильна. Однако, хотя *M. hilgendorfi* начал «гулять» в качестве самостоятельного вида по страницам статей с 2005 г., более или менее непротиворечивые данные, подтверждающие его статус, были опубликованы только в 2012 г. (Kruskop et al., 2012).

#### 4. Плюсы и минусы морфологии

До буквально последнего времени исследования систематики рукокрылых на всех уровнях, включая видовой, базировались в первую очередь (можно сказать — исключительно) на морфологических данных. Собственно, первые работы, которые попробовали адаптировать молекулярную генетику к задачам систематики летучих мышей, относятся уже ко второй половине девяностых годов, а работы, получившие признание (и, как частичное следствие, поколебавшие сложившуюся систему), — к началу двухтысячных. Однако и позже неоднократно публиковались исследования, в том числе посвящённые низкоуровневой систематике, базирующиеся исключительно на морфологических



данных (например, Csorba et al., 2007; Görföl et al., 2013).

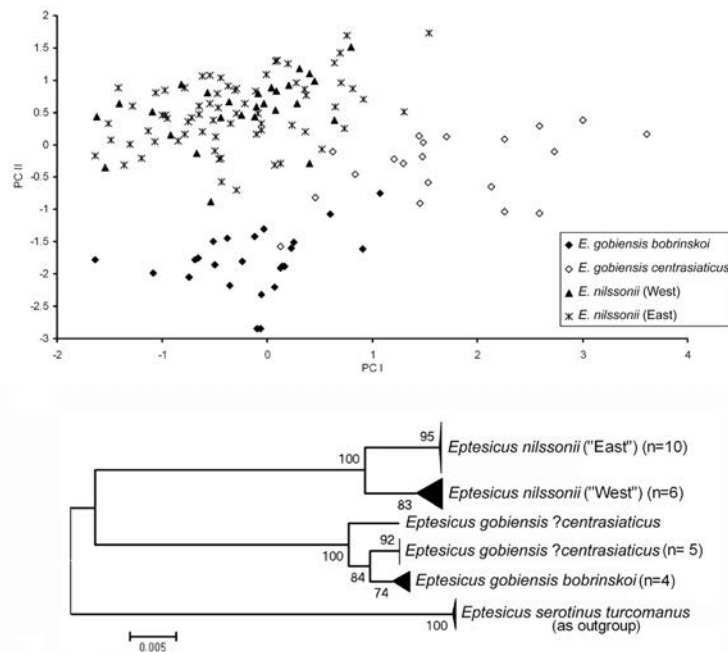
С одной стороны, морфологические структуры «верой и правдой» служили зоологам с самого возникновения зоологии в качестве источников информации, и совершенно очевидно, что не стоит с приходом новых методов сбрасывать их со счетов. С другой — они нередко подвержены значительной индивидуальной, возрастной, половой и географической изменчивости, а также параллелизмам, когда сходные по происхождению виды эволюционируют независимо, но в сходных условиях. Не имея достаточных выборок из различных частей ареала вида, позволяющих оценить размах изменчивости, достаточно легко впасть в заблуждение, трактуя в качестве разных видов экоморфы, представителей пространственно удалённых, но репродуктивно не изолированных популяций или просто животных из разных выборок, в силу случайных обстоятельств распространившихся по этим выборкам неравномерно. Например, вид *Murina harrisoni* Csorba et Bates, 2005 был описан, судя по всему, по особи, близкой к максимальным для вида размерам. Дальнейшее её сравнение с выборкой (крайне небольшой, что не удивительно для тропических рукокрылых) особей средней величины, да ещё и происходящих из сравнительно удалённой территории, привело к описанию нового вида *M. tiensa* Csorba et al., 2007 (Csorba et al., 2007). И только накопление новых данных, как морфологических, так и молекулярных, показало конспецифичность этих таксонов (Francis, Eager, 2012).

Напротив, имея дело с географически удалёнными популяциями, представляющими собой экологические викариаты, трудно оценить степень их родства исключительно по морфологическому сходству.

С этим связаны долгое время бытовавшие представления о крайне обширных транс-континентальных ареалах некоторых летучих мышей: транспалеарктические ареалы *Plecotus auritus* и *Myotis daubentonii*, из которых теперь выделены в качестве отдельных видов, соответственно, *P. ognevi* Kishida, 1927 и *M. petax* (см. Крукскоп, 2012); идущий через три континента ареал *Miniopterus schreibersi* Kuhl, 1817, ныне разделённого на по меньшей мере пять видов, часть которых не родственна друг другу (Appleton et al., 2004; Šrámek et al, 2013).

Основными группами морфологических признаков, на которых опирались и продолжают опираться специалисты по рукокрылым, являются линейные размеры тела и его частей (в частности, предплечья, голени, элементов ушной раковины), линейные размеры и пропорции черепа и зубов, строение и размеры бакулюма (половой косточки самцов). Реже используется окраска и структура меха, как более подверженная индивидуальной и возрастной изменчивости. Однако, например, у трубконосов окрас и структура шерсти содержат неплохие и довольно надёжные диагностические признаки, иногда позволяющие разделить даже близкие виды. Носовые листки, их размер и форма также представляют собой важные диагностические структуры, а значит могут быть использованы в низкоуровневой систематике — разумеется, только в группах, этими структурами обладающих.

Размеры — наиболее очевидная морфологическая черта, бросающаяся в глаза, особенно у морфологически мало изменчивых форм. Собственно, упомянутое выше представление об огромном ареале обыкновенного длиннокрыла (*Miniopterus schreibersi*) базировалось как раз на сходствах и различиях в размерах тела и



**Рис. 1.** Несоответствие морфологического и генетического разнообразия у рукокрылых на примере мелких кожанов рода *Eptesicus*. Распределение экземпляров в пространстве двух первых главных компонент, рассчитанных на основании 20 черепных и зубных промеров (вверху), показывает, что все *E. nilssonii*, образуют единое облако, тогда как *E. bobrinskoi* хорошо обособлен и от *E. nilssonii*, и от *E. gobiensis*. Анализ митохондриальных последовательностей гена *COI* (внизу) демонстрирует наличие двух выраженных клад («западной» и «восточной») внутри *E. nilssonii* и парафилию *E. gobiensis* относительно *E. bobrinskoi*.

**Fig. 1.** Inconsistency of morphological and genetic diversity exemplified by small serotines of the genus *Eptesicus*. Specimens dispersion in the space of first two principal components calculated for 20 cranial and dental measurements (above) shows that all *E. nilssonii* form a single “cloud” while *E. bobrinskoi* is separated from both *E. nilssonii* and *E. gobiensis*. Analysis of the sequences the *COI* gene (below) demonstrates presence of two definite clades, «western» and «eastern», within northern bat and paraphyletic status of *E. gobiensis* relative to *E. bobrinskoi*.

череп: все длиннокрылы морфологически очень похожи, поэтому в состав *M. schreibersi* были включены все географические формы сходной с ним величины (см. Коорман, 1994). Напротив, на основании размерных различий были тради-

ционно возводимы в видовой ранг кожанок Бобринского (*Eptesicus bobrinskoi*) и пустынный нетопырь (*Pipistrellus deserti* Thomas, 1915), ныне рассматриваемые, соответственно, как мелкие расы *E. gobiensis* (рис. 1; об этом более подробно см.

ниже) и *P. kuhlii* Kuhl, 1817 (Artyushin et al., 2012; Benda et al., 2015). У южноазиатских листоносов группы «*larvatus*» популяция, населяющая острова Кондао (Вьетнам), имеет дискретные размерные отличия от материкового *Hipposideros grandis* Allen, 1936, заметные при непосредственном сравнении и отчётливо выявляемые многомерным анализом (ориг.). Однако ряд других черт вкупе с молекулярными данными показывают, что островные зверьки конспецифичны с *H. grandis*, в то время как не столь отличные по размерам и пропорциям черепа особи с севера Индокитая, вероятно, относятся к отдельному виду.

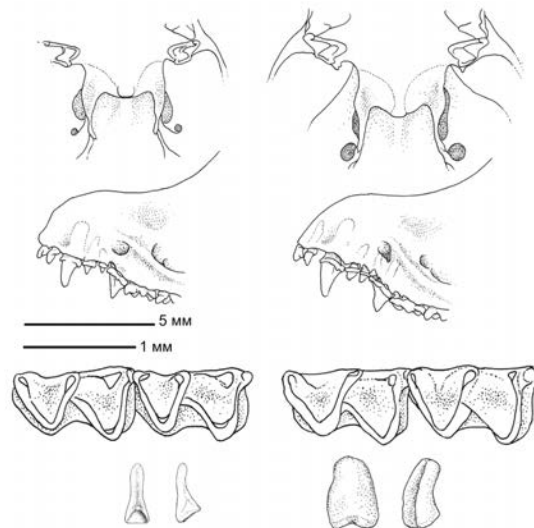
Структура зубов — т. е. качественные морфологические особенности отдельных зубов или зубного ряда в целом, не связанные с размерами, — в пределах родов и тем более видовых комплексов у рукокрылых достаточно консервативна и редко когда может служить для различения близкородственных видов и уточнения видовых границ. Таких различий, которые можно наблюдать у полёвок, где форма жевательной поверхности — едва ли не основной дискриминирующий признак в низкоуровневой таксономии, или даже у землероек, у рукокрылых, по-видимому, ожидать не приходится. Есть, однако, немногочисленные примеры, когда «работает» именно морфология зубов.

У представителей семейства Vespertilionidae задние отделы нижних коренных зубов обладают двумя основными вариантами строения, известными как никталодонтия и миотодонтия (Menu, 1987). Как правило, в пределах рода или даже комплекса близких родов присутствует только один из этих типов строения, однако есть немногочисленные исключения, когда разными типами обладают виды родственных родов или даже одного ро-

да. Среди видов рода *Myotis* абсолютное большинство — миотодонты; никталодонтия представлена у нескольких (не у всех!) видов группы «*siligorensis*» (см. Borisenko et al., 2008; Tiunov et al., 2011). В частности, никталодонтными нижними молярами (по крайней мере первыми) обладает *M. annamiticus* Kruskop et Tsytsulina, 2001, в то время как крайне близкий к нему генетически *M. laniger* Peters, 1871 — миотодонт (рис. 2). Это редкий случай, когда между видами, слабо различимыми по известным генетическим признакам, имеет место столь значительное морфологическое отличие.

Аналогична ситуация с африканскими кожанками группы «*nanus*» — собственно *Neoromicia nanus* Peters, 1852 и *N. africanus* Ruppell, 1842, представляющими второй известный случай, когда близкородственные виды обладают разными типами строения нижних коренных зубов (ориг.). Во всех остальных известных на сегодняшний день случаях ситуация с этим признаком гораздо более дискретная.

Строение половой косточки, как и любой другой морфологической структуры, оказывается применимо для уточнения таксономии на видовом уровне в одних случаях и не применимо в других. У ночниц строение и размеры бакулюма позволяют однозначно провести границу между сходными морфологически, хотя и не родственными водяными ночницами *M. daubentonii* и *M. petax* (Matveev et al., 2005); несмотря на крайне маленькую величину, форма половой косточки позволяет различать виды группы «*siligorensis*» (Borisenko et al., 2008; Tiunov et al., 2012). Определённо близкородственные виды *M. muricola* Gray, 1864 и *M. cf. ater* Peters, 1866 в Индокитае также вполне различимы по величине бакулюма (Крускоп,



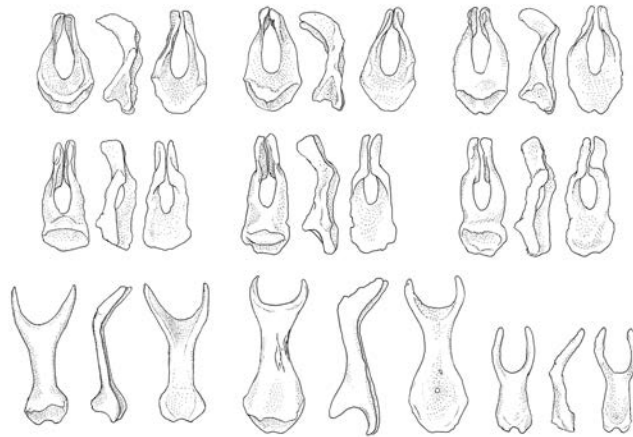
**Рис. 2.** Пример выраженных морфологических различий между генетически близкими видами — *Myotis annamiticus* и *M. laniger*. Первый (слева) заметно мельче, имеет пропорционально более короткую заднюю часть костного нёба, клык с неполным цингулом, семиникталодонтные нижние моляры (что в целом не типично для рода *Myotis*), иную форму половой косточки.

**Fig. 2.** A case of marked morphological differences between two genetically close species, *Myotis annamiticus* and *M. laniger*. The former (left) is definitely smaller, has proportionally shorter posterior part of bony palate, canine with incomplete cingulum, seminyctalodont lower molars (which is uncommon for the genus *Myotis*), and different shape of baculum.

2013), как и упомянутые выше *M. annamiticus* и *M. laniger*. В то же время виды *M. mystacinus* и *M. alcahloe*, как теперь известно, не родственные друг другу (например, Ruedi et al., 2013), хотя и сходные внешне, по строению половой косточки неотличимы. Так что даже в пределах рода *Myotis* значение этого признака может заметно варьировать.

Вполне аналогична ситуация в большом роде *Hipposideros* (рис. 3). В целом можно было бы сказать, что отчётливость различий в строении бакулума будет зависеть от его абсолютных размеров и сложности формы. И в этом аспекте трудно ожидать заметных различий по этому признаку между предполагаемыми вида-

ми в пределах комплекса «*H. pomona*», обладающими мелкой и сильно упрощенной (палочковидной) половой косточкой (Topal, 1975; Крускоп, 2014). Однако различия, например, между крупными азиатскими видами рода, такими как *H. armiger* s. lato, *H. scutinaries* Robinson et al., 2003 и *H. diadema* Geoffroy, 1813, хотя и присутствуют, не столь бросаются в глаза, как различия между заведомо родственными формами комплекса «*H. larvatus*» (Kitchener, Maryanto, 1993; Крускоп, 2014). Достаточно очевидно, что ценность формы бакулума как диагностического и таксономического признака нередко становится ясна лишь на серийном материале, собрать который далеко не всегда



**Рис. 3.** Выраженность видоспецифических черт в пропорциях половой косточки у азиатских листоносов. *Hipposideros grandis* (верхний ряд) хорошо отличается от близкородственного *H. cf. poutensis* Allen, 1906 (средний ряд); различия (не считая размерных) между не столь близкими *H. armiger* Hodgson, 1835, *H. scutinares* и *H. alongensis* Bourret, 1942 (нижний ряд, слева направо) менее очевидны.

**Fig. 3.** Degree of species-specific traits in proportion in the Asian leaf-nosed bats by the penial bone proportions. *Hipposideros grandis* (upper row) differs markedly from closely related *H. cf. poutensis* Allen, 1906 (middle row); differences (except for size) between less close *H. armiger* Hodgson, 1835, *H. scutinares* and *H. alongensis* Bourret, 1942 (lower row, left to right) are not so pronounced.

возможно и в среднем сложнее, чем адекватную серию черепов.

Надо отметить, что в случае с половыми косточками новые методы работы с материалом позволяют иной раз извлечь больше информации, чем предполагалось ранее. Использование микротомографа, в частности, позволяет получать трёхмерные виртуальные реконструкции бакулюмов, лишённые, вероятно, тех искажений, которыми неизбежно обладает препарат столь деликатной структуры и, соответственно, выявлять более тонкие различия — даже между близкородственными видами с крайне сходной морфологией половой косточки, как в случае с нетопырями *Pipistrellus pipistrellus* Schreber, 1774 и *P.*

*pygmaeus* Leach, 1825 (Herdina et al., 2014). В силу сложности и дороговизны метода, он пока что имеет ограниченное значение для практического применения, однако сам пример показывает, что потенциал морфологии как источника таксономической информации отнюдь не исчерпан.

Морфологические данные ни в коем случае не должны быть отринуты специалистами (в том числе — специалистами по рукокрылым) как источник информации о низкоуровневой таксономии, о структуре и границах видов. С другой стороны, даже из этого краткого обзора видна часть проблем, связанных с их таксономической интерпретацией. В конце концов, именно система, целиком и пол-

ностью выстроенная на морфологических данных, была подвергнута критике, пересмотрена и частично разрушена с началом массового использования молекулярно-генетических методов.

### **5. Молекулярная генетика как неуниверсальный метод**

Данные молекулярной генетики, после того как стали сравнительно доступны для большинства исследователей-систематиков, начали в значительной степени задавать тон большинству таксономических исследований, включая, разумеется, и вопросы видовых границ. Один из авторов идеи «генных штрих-кодов» (о них см. ниже) П. Эбер предложил рассматривать генетические линии как «потенциальные виды» (Hebert et al., 2003). Эта идея органично вписалась в генетическую концепцию вида, для млекопитающих сформулированную в том числе на примере рукокрылых (Bradley, Baker, 2001; Baker, Bradley, 2006): видом можно считать совокупность репродуктивно совместимых популяций, генетически изолированную от других таких совокупностей. Эмпирические примеры показывают, что ответы на вопросы о механизмах и минимально необходимой продолжительности этой изоляции не столь очевидны.

Тем не менее, развитие молекулярно-генетических методик если и не подарило панацею, позволяющую раз и навсегда выявлять границы между видами, в целом привело к интенсификации таксономических исследований. Наглядная демонстрация того факта, что не всё ещё ясно даже с, казалось бы, хорошо изученными группами, привела к интенсивным попыткам пересмотра систематики в том числе и этих групп, причём как «новыми», так и «традиционными» методами, оказавшимися вполне востребованными. Этот

эффект оказался довольно силён именно в случае с рукокрылыми, чья систематика пребывала в статическом состоянии дольше, чем в других отрядах мелких млекопитающих.

Большую роль в этом процессе сыграло появление генетических баз данных, а также проектов, нацеленных на максимально широкий охват объектов, вроде небезызвестного «Штрих-кода жизни» («Barcoding of Life Data Systems», [www.boldsystems.org](http://www.boldsystems.org); Ratnasingham, Hebert, 2007). Этот проект был изначально создан как универсальное техническое средство идентификации объектов живой природы и не преследовал никаких таксономических целей. Использование единственного митохондриального генного маркера, тем более достаточно короткого фрагмента (для млекопитающих — гипервариабельный участок гена первой субъединицы *COI*, см.: Ivanova et al., 2012), очевидно, не даёт хорошей картины филогенетических отношений между таксонами и не позволяет делать надёжных таксономических выводов. Однако поскольку в рамках проекта стояла задача собрать ДНК-последовательности как можно большего числа разнообразных организмов, обработанные по стандартному методу, возникла обширная база, дающая возможность широкого взгляда на большие фрагменты таксономического разнообразия животных, в частности рукокрылых. В результате стали заметны проблемные места низкоуровневой классификации, где уровень генетического разнообразия никак не коррелировал с принятой ранее точкой зрения и которые, соответственно, можно и нужно было более пристально исследовать в дальнейшем другими методами.

Среди рукокрылых в качестве примера могут быть вновь приведены трубконосы.

Технические проблемы, связанные с изучением их таксономии, описаны выше. Именно включение в единый анализ последовательностей стандартного генного маркера от зверьков из разных частей ареала позволило оценить масштабы проблем и тот факт, что более половины признаваемых видов, включённых в анализ, содержит некие элементы скрытого таксономического разнообразия (Francis et al., 2010). Это позволило в дальнейшем уже целенаправленно разбираться с конкретными случаями, анализируя различные аспекты морфологии, распространения и т. п. В свою очередь, это привело к описанию целого ряда видов, в которых данные генного штрих-кода были использованы как один из аргументов видовой самостоятельности и элемент диагноза (Eger, Lim, 2011; Francis, Eger, 2012). В ряде других групп рукокрылых аналогичные данные используются авторами — опять же как дополнительный аргумент — при описании новых таксонов или обосновании видового статуса (Francis et al., 2007; Kruskop, Borisenko, 2013; Kruskop, 2015; Soisook et al., 2015a,b). Справедливости ради стоит заметить, что ни в одном известном нам случае генные штрих-коды не используются в качестве окончательного и тем более единственного аргумента; но в качестве инструмента по выявлению проблемных мест они неоднократно показали свою полезность.

Поскольку рукокрылые — из-за консервативности своих кариотипов — успешно миновали «кариологическую революцию» (или она миновала их), столь увеличившую признанное видовое разнообразие грызунов и насекомыхных, существенный прирост их известного разнообразия именно сейчас выглядит для стороннего наблюдателя странным и не внушающим доверия. Реальные при-

чины такой ситуации я описал выше. Однако нельзя отрицать, что на молекулярно-генетические данные как таковые, едва прошёл этап первичного недоверия, многие специалисты стали возлагать определённые надежды. И не обошлось без некоторых случаев неоправданной эйфории и неоправданных же завышенных рангов таксонов.

Одним из ранних результатов применения молекулярных маркеров к систематике европейских летучих мышей стало выявление неожиданного сходства митохондриальной ДНК у двух традиционно признанных видов крупных ночниц — *Myotis myotis* и *M. blythii*. В европейской части ареала оба вида оказались неотличимы; более того, обнаруженные гаплотипы мтДНК демонстрировали определённый паттерн географической изменчивости, общий для обоих видов (Mayer, Helversen, 2001). При этом последовательности мтДНК *M. blythii* Tomes, 1857 из Средней Азии оказались хорошо дифференцированными и вполне соответствующими видовому уровню различий (Ruedi, Mayer, 2001). Поскольку видовая самостоятельность *M. myotis* Borkhausen, 1797 и *M. blythii* ни у кого не вызывала сомнений (например, Arlettaz, 1995), немедленно было предложено считать европейский подвид второй самостоятельным видом *M. oxugnathus* Monticelli, 1885. Под таким названием и с таким статусом он вошёл в третье издание «Видов млекопитающих мира» (Simmons, 2005), а оттуда — в многочисленные публикации, как таксономические, так и посвящённые иным вопросам. При этом на момент публикации Симонс уже было известно (опубликовано немного позднее: Bertier et al., 2006), что сходство мтДНК двух указанных видов в Европе — следствие продолжающейся гибридизации между

ними. Сейчас показано, что, вероятно, имели место два последовательных акта интрогрессии чужеродной ДНК, сформировавших наблюдаемую картину; ядерные же маркеры вполне согласуются с традиционно выделяемыми морфологическими видами (Furman et al., 2014).

Уже упомянутые выше ушаны (род *Plecotus*), разделённые недавно на большое число форм видového ранга, пестрят примерами как положительного, так и, на мой взгляд, отрицательного свойства. В этом роде в ряде случаев можно наблюдать высокое генетическое сходство между морфологически дискретными формами, к тому же демонстрирующими признаки самостоятельных видов, — например, обитающими симпатрично без по крайней мере явного потока генов между популяциями. Так, возведённый было в ранг самостоятельного вида в Южной Европе *P. kolombatovici* Dulic, 1980 (Spitzenberger et al., 2002) на основе генетических данных был объединён с африканско-канарским *P. teneriffae* Varret-Hamilton, 1907 (дистанция по митохондриальным маркерам составила 1.8–2.2%: Benda et al., 2004). Однако вскоре обе формы были найдены обитающими симпатрично на Балеарских островах (Dietz, Helversen, 2004), что вернуло *P. kolombatovici* видовой статус. Однако, возможно, этот пример, а также ситуация с очень генетически близкими, но резко дискретными морфологически и экологически азиатскими *P. ognevi* и *P. kozlovi* Bobrinskii, 1926 (Spitzenberger et al., 2006) отчасти спровоцировали желание считать отдельным видом испанского эндемика *P. begognae* Paz, 1994, принимающее, на мой взгляд, несколько маниакальный характер, учитывая, что никаких различий с *P. auritus*, кроме митохондриальной ДНК, у этой формы не выявлено (Santos et al., 2014).

К чести специалистов по рукокрылым, такие случаи крайне немногочисленны, их «уравновешивают» обратные ситуации, когда на основании в том числе молекулярно-генетических аргументов ранее выделенные виды объединяются.

Так, один из недавно описанных видов трубконосов *Murina tiensa* Csorba et al., 2007 был признан конспецифичным с ранее описанным *M. harrisoni* Csorba et Bates, 2005 (Francis, Eger, 2012). В этом случае, впрочем, главную роль сыграло накопление сравнительного материала по обоим таксонам, позволившее в конце концов оценить размах индивидуальной изменчивости, однако финальным аргументом оказалось сходство ДНК, выделенной из голотипов обеих форм.

Из вне-тропической фауны можно привести пример объединения видов, выделенных исключительно на морфологических признаках в «до-молекулярную» эпоху. Кожанок Бобринского *Eptesicus bobrinskoi* был описан некогда как близкий к «*E. alashanicus*» (= *Hypsugo alashanicus* Bobrinskoy, 1926) (Кузьякин, 1935), затем рассматривался как форма, близкая к *E. nilssonii* или к *E. gobiensis* (Бобринский и др., 1965), при этом его видовой статус не ставили под сомнение. Однако накопление данных, в частности, последовательностей ДНК как по этой форме, так и по *E. gobiensis*, показало, что второй таксон парафилиичен относительно первого (см. рис. 16), а сравнение достаточно большой выборки морфологического материала продемонстрировало отсутствие прежде постулировавшегося хиатуса между этими таксонами и иных различий, кроме сугубо размерных (Artyushin et al., 2012). В результате *E. bobrinskoi* было предложено считать географической формой *E. gobiensis*, сохранив за ним ранг подвида. Примечательно, что, как и во многих случаях повышения ранга



таксона, триггером послужили данные по мтДНК, но окончательный вывод был сделан на сочетании данных по морфологии и разным генным маркерам.

В ряде (с известной долей смелости можно сказать — в большинстве) случаев данные анализа последовательностей мтДНК всё-таки оказываются не только индикатором таксономической проблемы, но и существенным источником информации для её решения. Однако исследователи рукокрылых регулярно сталкиваются с ситуациями, противоречащими этой тенденции.

Так, уровни различий по митохондриальным генам между морфологически дискретными *Plecotus ognevi* и *P. kozlovi* или между симпатрично обитающими *P. kolombatovici* и *P. teneriffae* ниже уровня внутривидовой изменчивости по тем же генам у *P. auritus* и заметно ниже, чем между другими линиями ушанов, для которых признана видовая самостоятельность (Benda et al., 2004; Spitzenberger et al., 2006). Это обстоятельство, очевидно, не является поводом для возведения отдельных популяций бурого ушана в видовой ранг.

Генетические (митохондриальные) различия между двумя формами длиннокрылов, *Miniopterus shchreibersi* s. str. и *M. s. pallidus* Thomas, 1907, также не выходят за внутривидовой уровень, наблюдаемый у ряда других рукокрылых (около 3.5%; см. Furman et al., 2010). Однако эти формы обнаружены обитающими симпатрично на юге Турции, поток генов между ними крайне невелик — соответствует уровню межвидовой гибридизации, известному для млекопитающих (Bilgin et al., 2012), что свидетельствует о существовании репродуктивного барьера.

Более того, вскоре после признания видовой самостоятельности *M. pallidus*

на основании приведённых выше аргументов, был выделен ещё один вид — *M. maghrebensis* Puechmaille et al., 2014 (Puechmaille et al., 2014), отличия которого от *M. schreibersi* по митохондриальным маркерам ещё меньше (около 1.2% по *cytb*). Однако в местах симпатрии он демонстрирует отчётливые морфометрические различия в пропорциях черепа и наличие репродуктивной изоляции.

В то же время в европейской фауне существует строго обратный пример. Первые же молекулярные данные по *Pipistrellus kuhlii* показали наличие внутри этого морфологического вида трёх митохондриальных линий с видовым уровнем различий (около 6–7%; см.: Ibanez et al., 2006; Kruskop et al., 2012). К тому же оказалось, что одна из этих линий симпатрична с двумя другими (Coraman et al., 2013). Однако никакие другие подтверждения «скрытого разнообразия» внутри именно *P. kuhlii* в литературе не обсуждали. При этом поднимался вопрос о статусах *P. deserti* и *P. maderensis* Dobson, 1878, которые оказались «внутри» генетического разнообразия *P. kuhlii*. По крайней мере в отношении *P. deserti* вопрос был решён отрицательно: совместное использование морфометрии, митохондриальных и ядерных маркеров позволило предположить, что «пустынный морфотип» (*P. deserti*) приобретает представителями *P. kuhlii* по мере удаления от побережья в более аридные районы Сахарского пустынного комплекса (Benda et al., 2015). Что касается двух европейских митохондриальных линий, то ядерные генные маркеры показали отсутствие какой-либо сегрегации между ними: обе линии в областях симпатрии имеют одинаковые профили микросателлитов, что свидетельствует об отсутствии репродуктивных барьеров между ними (Andriollo et al., 2015).

Отчасти похожую картину мы наблюдаем в случае с восточно-европейской популяцией позднего кожана *Eptesicus serotinus* Schreber, 1774, где также присутствует две хорошо различающихся митохондриальных гаплогруппы (Artyushin et al., 2009). Однако, в отличие от средиземноморских нетопырей, происхождение дивергированных гаплогрупп у которых остается неясным, у кожанов существуют довольно убедительные свидетельства того, что так называемая «западная» гаплогруппа возникла в результате древней гибридизации и заимствования мтДНК от другого вида — *E. nilssonii* (внутри генетического разнообразия которого она, соответственно, и попадает: *op. cit.*). Примечательно, что *E. nilssonii* и *E. serotinus* — не просто заведомо разные виды, а едва ли не наиболее морфологически дивергентные виды рода, по крайней мере, в Евразии. Ядерные маркеры однозначно показывают значительную обособленность этих видов (Juste et al., 2013). Кроме того, распределение гаплогрупп по ядерным маркерам довольно хорошо совпало с границей между двумя расами позднего кожана — *E. s. serotinus* и *E. s. turcomanus* Eversmann, 1840, таксономический статус которых остаётся предметом споров, и не совпало с распространением митохондриальных гаплогрупп (Artyushin et al., 2012). Это позволило предположить, что восточноевропейские популяции позднего кожана, возможно, вообще утратили собственные митохондриальные гаплотипы, заимствовав в результате гибридизации чужеродную мтДНК от *E. nilssonii*, с одной стороны, и от близкородственного туранского кожана — с другой.

Пример кожанов, у которых в масштабах рода филогения (и, соответственно, видовые границы) по митохондриальной и по ядерной ДНК драматически не со-

впадают (Juste et al., 2013; Артюшин и др., в печати), показывает, насколько, с одной стороны, неоднозначными могут быть выводы на основе какого-то одного молекулярного маркера, а с другой — насколько недооценено влияние ретикулярных процессов в формировании границ таксонов низшего уровня.

Вероятное влияние гибридизационных процессов на формирование наблюдаемых видовых границ у рукокрылых, кроме кожанов и больших ночниц, описано на сегодняшний момент также для рода *Scotophylus* (Trujillo et al., 2009; Vallo et al., 2013, 2015), для африканских крыланов *Epomophorus* и *Micropteropus* (Nesi et al., 2011; отчасти подтверждается нашими данными: Lavrenchenko et al., 2010). Очень может быть, что древняя гибридизация несёт ответственность за ряд других известных случаев неоправданно высокого генетического разнообразия внутри вида или, напротив, неоправданно низких различий между морфологически дискретными формами.

Таковы, вероятно, причины парафилии *Myotis laniger* относительно *M. annamiticus*, показанные на митохондриальных данных (Francis et al., 2010). Эти виды, возможно, близкородственны, однако хорошо различимы не только по размерам черепа (существование отличных по величине локальных форм известно у нескольких видов; из обсуждавшихся выше можно вспомнить *E. bobrinskoi*), но и по их пропорциям, и, что важнее, по строению зубов и половой косточки (ориг. данные).

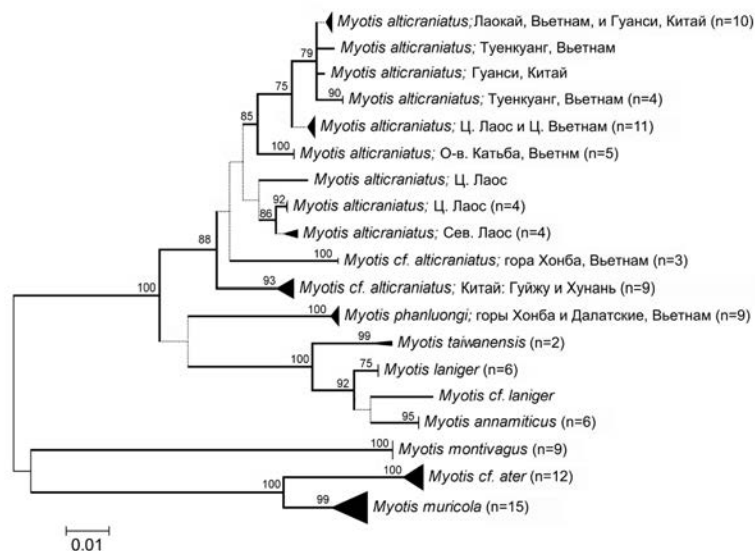
Не исключено, что сложные и запутанные отношения листоносов группы «*Hipposideros larvatus*» — в том виде, в котором они предстают по данным анализа митохондриальных последовательностей (например, Francis et al., 2010), — тоже

отчасти связаны с гибридизацией между генетическими линиями, «стирающей» или искажающей ожидаемые межвидовые границы. Число видов собственно морфокомплекса «*larvatus*» остаётся неясным (Kukor, in press), но уже понятно, что этот комплекс политипический, а значит вопрос о парафилии (наблюдаемой по данным Francis et al., 2010) по крайней мере отчасти снимается. Из числа близких видов мы на настоящее время наблюдаем по крайней мере один случай заимствования чужеродной митохондриальной ДНК. Животные с горы Хонба (Вьетнам, пров. Кханьхоа), по черепным промерам и характеристикам экологического сигнала соответствующие диагнозу недавно описанной формы *H. griffini* Thong et al., 2012 (Thong et al., 2012), несут гаплотип близкородственного *H. armiger* (ориг.), что до недавнего времени маскировало присутствие *H. griffini* на юге Вьетнама.

Приведённые выше примеры ушанов и длиннокрылов позволяют обратиться к ещё одной проблеме, связанной с формальной интерпретацией молекулярных данных. Существуют определённые представления о том, какая генетическая дистанция достаточна для того, чтобы её считать межвидовой (Baker, Bradley, 2006). При этом более или менее очевидно, что не только для разных маркеров, но и для разных групп млекопитающих эти дистанции будут разными. Поэтому чаще пишут о том, что в том или ином случае дистанция между рассматриваемыми таксонами по такому-то гену превышает (или не превышает) обычные значения известных межвидовых дистанций для данного семейства/отряда. Однако неполное разделение генетических линий (особенно у «молодых» видов) или, как обсуждалось выше, гибридизационные процессы, имевшие место в прошлом,

могут сильно нарушать картину. То же генетическое сходство между тремя видами длиннокрылов комплекса «*schreibersii*» удивляет отчасти потому, что все остальные клады рода, исследованные по тем же маркерам, различаются значительно сильнее (Šrámek et al., 2013).

Строго говоря, можно мириться с дистанциями, «не дотягивающими» до нужного уровня, в ситуации, когда есть достаточно обширный материал, свидетельствующий о дискретном уровне различий внутри рассматриваемого таксона и между ним и сестринскими кладами. Однако ситуация не всегда столь благодатна. Например, выявленные нами различия по митохондриальному гену *COI* между различными индокитайскими и китайскими популяциями *Myotis* из группы «*siligorensis*» не позволяют однозначно отчертить «видовой» уровень различий (ориг., рис. 4). Недавно описанная в качестве отдельного вида форма *M. phanluongi* Borisenko et al., 2008 (Borisenko et al., 2008; Ruedi et al., 2013) занимает в этой кладе базальное положение, её отличия от каждой из остальных линий достаточно велики. Однако следующий узел ветвления клады отстоит от дихотомии *alticraniatus* s. lato — *phanluongi* совсем незначительно, так же как и следующие за ним, не демонстрируя никакой явной дискретности в распределении значений дистанций. Поскольку при этом мы имеем дело с аллопатрическими формами (за исключением опять же *M. phanluongi*), при этом крайне сходными по морфологии, то дробление клады на «виды» становится делом сугубо произвольным, по крайней мере до появления источника каких либо новых, возможно более информативных данных. Весьма похожа ситуация, описанная для подковоносов комплекса «*Rhinolophus arquatus*», широко распространённого на



**Рис. 4.** Двупараметрическое дерево Кимуры, построенное для последовательности COI некоторых мелких ночниц Юго-Восточной Азии (данные взяты из открытых проектов базы BOLD: [www.boldsystems.org](http://www.boldsystems.org)); бутстреп-поддержки рассчитаны на 1000 повторов, показаны только поддержки от 70% и выше. Видно отсутствие явственного разрыва между ветвлениями видового и межпопуляционного уровней у *M. alticraniatus*.

**Fig. 4.** Kimura-2-parameter tree calculated for COI sequences of selected small South-East Asian mouse-eared bats (data taken from open access projects of the BOLD data base: [www.boldsystems.org](http://www.boldsystems.org)); bootstrap supports are calculated for 1000 replicas, only those with 70% and higher supports are shown. Absence of a definite gap between bifurcations at species and population levels in *M. alticraniatus* is evident.

островах Зондского шельфа (что влечет за собой аллопатрию многих предполагаемых форм) и при этом морфологически однообразных (Patric et al., 2013).

Определённая популярность генетической концепции вида неизбежно приводит к разработке методов, направленных на «объективный» поиск видовых границ, вроде ABGD (Automatic Barcode Gap Discovery) или GMYC (General Mixed Yule-coalescent). ABGD опирается на матрицу дистанций, ища в их распределении неравномерность и выделяя в качестве межвидовых дистанции второго пика

(первый предположительно соответствует внутривидовой изменчивости) (Puillandre et al., 2012). GMYC «работает» непосредственно с деревьями, пытаясь оценить, с какого уровня структура дерева перестает соответствовать представлениям о характере внутривидовой / межпопуляционной изменчивости и начинает отражать скорее межвидовые отношения (Pons et al., 2006; Reid, Carstens, 2012). Как ясно из приведённых выше примеров, подобные методы, при всей их операциональности, могут давать многочисленные сбои, например, когда у видов одного рода за-

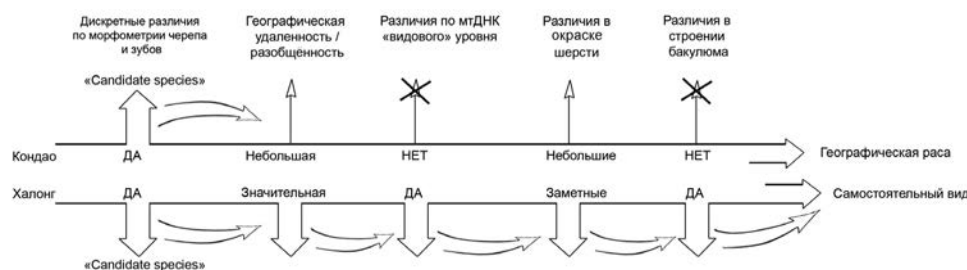
метно отличается время дивергентных событий или уровень внутривидовой структурированности, либо если вмешиваются ретикулярные процессы (захват чужеродной ДНК, неполная сортировка предковых линий и т. п.). Справедливости ради, авторы ABGD пишут не о видах в строгом смысле, а о «предполагаемых видах» (Puillandre et al., 2012). Вероятно, несмотря на интенсивное развитие этого направления и несомненную практическую пользу от существования таких формализованных процедур, самодостаточных методов, при помощи которых можно было бы выделять виды, имея дело со структурированными популяциями (метапопуляциями), пока не существует (Банникова, 2015).

## 6. Заключение

Очевидное отсутствие единственно правильного решения таксономических вопросов неизбежно приводит исследователей к мысли о том, что это решение кроется в комбинировании различных методов. За редким исключением, большинство исследователей, занимающихся низкоуровневой таксономией, стараются базировать свои выводы на неких комбинированных данных, или по крайней мере декларируют такой подход. Это, разумеется, касается отнюдь не только рукокрылых, и не только млекопитающих, и не только позвоночных. В случае с рукокрылыми в большинстве последних альфа-таксономических публикаций подчёркивается совместное использование разных источников данных (см., например, Goodman et al., 2009; Benda et al., 2011; Kruskop, Borisenko, 2013; Patric et al., 2013; Soisook et al., 2013; Volleth et al., 2015; etc.). При этом, исходя из показанного выше, было бы трудно ожидать, что разные источники данных в каждом слу-

чае будут давать равные вклады в результат; в реальности какой-то один массив данных имеет склонность «перетягивать одеяло» на себя. Так, в первоописании *Myotis indochinensis* (Son et al., 2013) выводы сделаны главным образом на морфологических данных, молекулярные же играют сугубо вспомогательную роль. В описании *Rhinolophus luctoides* важную, если не ведущую роль играют кариологические данные (Voleth et al., 2015), что достаточно необычно для рукокрылых.

В результате роста числа таксономических публикаций, опирающихся на разнородные данные, родился термин «интегративная таксономия» (Dayrat, 2005; Padial et al., 2010; Schlick-Steiner et al., 2010). Она достаточно детально описана в перечисленных и ряде других публикаций, и здесь я не буду подробно на этом останавливаться. Кратко же можно отметить, что, признавая полезность и даже необходимость для альфа-таксономии интегративного подхода, авторы немного по-разному видят методы этой интеграции. Достаточно просто и понятно методика интегративного использования разнородных источников данных при определении видовых границ описана в работе Padial et al. (2010), дающей, по сути, удобные схемы действий для определения «вид — не вид» в каждой конкретной ситуации. Однако Yeates et al. (2011) отмечают, что, при очевидной необходимости интегративного подхода, в настоящее время нет методологии, обеспечивающей «настоящую интегративность», т. е. действительно равное (или по крайней мере пропорциональное) участие разных данных в конечном результате, и предлагают термин «итеративная систематика» («iterative taxonomy»). По сути, они предлагают использовать концепции «предполагаемого вида» («candidate spe-



**Рис. 5.** Адаптация схемы интегративной верификации «предполагаемого вида» («candidate species»), предложенной Padial et al. (2010), к определению статуса двух островных популяций листоносов группы «*larvatus*» относительно *H. grandis* (юг Индокитая). Обе островные формы имеют примерно одинаковый уровень отличий по морфометрии черепа, однако последовательная оценка других групп признаков говорит о видовой обособленности зверьков из бухты Халонг, тогда как животные с о-вов Кондао представляют собой, по-видимому, локальную мелкую расу *H. grandis*.

**Fig. 5.** Adaptation of the scheme of integrative verification of the “candidate species” suggested by Padial et al. (2010) to decision about status of two insular populations of Old World leaf-nosed bats of the “*larvatus*” species group in relation to the *H. grandis* (S Indochina). Both insular forms possess approximately similar level of difference by cranial measurements; however successive assessment of other features indicates species-level difference of animals from Halong Bay, while those from Con Dao Islands apparently represent no more than local small race of *H. grandis*.

сies»), считая за таковой любую общность особей (имеющихся в руках у исследователей; либо популяций, которые эти особи представляют), обладающую признаками «вида» по какому-то одному уже известному параметру, а затем последовательно тестировать их видовую самостоятельность на других группах данных (рис. 5). Эта последовательность действий совпадает со схемами, предложенными Padial et al. (2010) и, что важнее, со схемами действий, реально осуществимыми (и, как правило, осуществляемыми) для поиска видовых границ. Принцип «предполагаемого» или «потенциального» вида хорошо сочетается с идеями генного баркодинга, где выявляемые линии было предложено считать именно потенциальными таксона-

ми (Hedert et al., 2003), что вполне оправдывается эмпирическими результатами. Справедливости ради следует отметить, авторы, делающие сугубо молекулярно-генетические исследования рукокрылых, как правило соблюдают осторожность и говорят о выявленных линиях, пусть даже глубоко дивергировавших, именно как о потенциальных видах (Ruedi et al., 2013).

Здесь есть смысл отметить, что, хотя выше я и говорил постоянно о сопоставлении генетических и морфологических данных в качестве разных их источников, этих источников с очевидностью не два, а произвольно много: разные генные маркеры и разные морфологические структуры, эволюционируя независимо, дают разную исходную информацию (иногда взаимо-

дополняющую, иногда противоречивую), но кроме этого существуют особенности распространения и пространственного размещения, экологии, вокализации и т.п. И тот же самый «интегративно-итеративный» подход в достаточной мере применим, когда какие-то из источников данных не могут быть использованы (например, к палеонтологическому материалу).

Из приведённого обзора можно понять, что специалист, занимающийся вопросами видовой систематики и границ вида у рукокрылых, сталкивается с теми же проблемами, что и работающий с другими группами млекопитающих. Рукокрылые, будучи обширной и разнообразной группой, реализуют самые разные варианты видовых границ — от предельно чётких, с выраженными различиями в пропорциях диагностических морфологических структур, значительными генетическими дистанциями от сестринских клад и пренебрежительно малым потоком генов между родственными видами, до крайне смазанных, когда различия, как морфологические, так и генетические, минимальны («на грани» видового уровня), а отсутствие потока генов между родственными формами в текущей ситуации не доказуемо.

Логично было бы предположить, что исследователь чаще будет сталкиваться с проблемами разграничения родственных или сходных видов и уточнения видовых границ, имея дело с тропической фауной.

Тропики Юго-Восточной Азии, являющиеся важным регионом для формирования биоразнообразия в целом, обладают несравнимо более богатой фауной рукокрылых. Так, на территории России в настоящее время известно обитание 45 видов рукокрылых (Крусков, 2012), а во Вьетнаме, уступающем России по площади более чем в пятьдесят раз, — более 120

видов (Kruskov, 2013), и этот список продолжает увеличиваться. Высокая мозаичность ландшафтов, обширная и крайне разнообразная кормовая база в сочетании с обусловленной климатом возможностью варьировать время размножения и не прерывать активность сезонными паузами, создают предпосылки для существования узкоспециализированных форм, очень дробного деления ниш в пределах одного природного сообщества, к низкой миграционной активности и в конечном итоге — к возникновению популяций, никогда не покидающих ограниченные территории с определённым набором жизненных условий, т. е. формированию узкоареальных эндемиков различного ранга.

Однако формально проблемы видов и видовых границ в тропиках и вне тропиков будут одни и те же: многие приведённые в настоящем обзоре примеры это показывают. Отличия оказываются преимущественно количественные. Работая в тропических регионах, исследователь неизбежно сталкивается с большим числом алло- или парапатричных форм, оценить относительный ранг которых нередко бывает затруднительно. Кроме того, высокое разнообразие локальных сообществ тропических рукокрылых приводит к невысокой плотности и относительной численности многих компонентов этих сообществ. В сочетании с небольшими ареалами многих тропических видов это создаёт дополнительные затруднения для сбора репрезентативного материала, который бы позволил применить комбинированный подход. Нередко виды тропической фауны известны по единичным экземплярам: так, на настоящее время известно всего двенадцать экземпляров *Myotis phanluongi* и три экземпляра *Murina harpioloides*; большинство трубконосов, кожановидных

нетопырей, многие тропические ночницы и подковоносы известны не более чем по двум десяткам особей. Это исключает изучение их изменчивости и нередко не позволяет включать в сравнение ту или иную группу признаков — просто в силу отсутствия материала. В этой ситуации дальнейшее развитие молекулярной генетики и в частности возрастающая техническая лёгкость получения новых последовательностей ДНК, а также выделения ДНК из старых музейных образцов, несомненно становится решением проблемы. Использование множественных генных маркеров, особенно если они дают не взаимоисключающие картины родственных отношений и степеней дивергенции выделяемых клад, в ряде случаев позволяет пренебречь недостатком сравнительных морфологических данных или их противоречивостью.

По внутротропическим формам, как правило (но не всегда), уже накоплен достаточно обширный коллекционный материал, позволяющий достоверно оценить масштабы изменчивости той или иной морфологической структуры, а также существует возможность пополнения как этого материала, так и банка генетических проб. Однако, как видно из примеров с кожанами рода *Eptesicus* или средиземноморскими нетопырями, это позволяет выявить таксономические проблемы, которые на менее обширном материале просто прошли бы незамеченными. Хорошо это или плохо — решать, вероятно, самому исследователю. Очевидно, что тропический и внутротропический материал «сталкивает» систематику с немного разными аспектами проблемы распознавания видов и видовых границ и, соответственно, с немного разными путями решения этих проблем.

Подводя итоги, можно обозначить следующие положительные и отрицательные

моменты, связанные с видовой систематикой рукокрылых.

С одной стороны:

1. внедрение новых методов определённо вдохнуло новую жизнь в таксономические исследования и способствовало пробуждению интереса к систематике рукокрылых, около полувека пребывавшей в откровенном застое;

2. современные методы исследований позволили пересмотреть положение некоторых таксонов, что затруднительно, а то и невозможно было бы сделать только на основе существующих морфологических данных;

3. в целом ряде случаев использование молекулярных методов позволило выявить слабые места принятых систем и обозначило перспективные направления исследований;

4. с накоплением генетических данных стало понятным, что эти данные — не истина в последней инстанции, а лишь один из нескольких аргументов в дискуссии, хотя в ряде случаев и решающий.

Таким образом, классические методы ни в коем случае не должны быть списаны со счетов. В большинстве случаев содержательные таксономические выводы возникают как результат комбинированного использования разных источников данных, вовсе не являющихся антагонистами друг друга.

С другой стороны:

1. успех использования молекулярно-генетических методов оказался несколько «головокружительным», что привело ряд авторов к неоправданно поспешным выводам или номенклатурным изменениям;

2. во многих случаях молекулярно-генетические данные отвечают скорее на вопрос «как не должно быть», а не «как есть на самом деле». В результате становится понятной несостоятельность старой



системы, но далеко не всегда выстраивается новая;

3. далеко не до конца ясны причины несоответствия между морфологическими и молекулярно-генетическими данными, а также между разными массивами последних. От успешности поиска этих причин во многом зависит развитие систематики рукокрылых в ближайшие годы.

### Благодарности

Я искренне благодарен всем своим коллегам, в соавторстве с которыми проведён или проводится ряд исследований, на которые даны ссылки в данном обзоре. Особенно я благодарен В.С. Лебедеву за ряд крайне полезных консультаций.

Также выражаю благодарность всем кураторам научных коллекций, послуживших материалом для моих исследований, — Г.И. Барановой, О.В. Макаровой, А.В. Абрамову, Ф.Н. Голенищеву, Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург; R.P. Miguez, Natural History Museum, Лондон; J.-M. Pons, National Museum of Natural History, Париж; P. Benda, National Museum of Prague, Прага; J.L. Eger, L. Burton, Royal Ontario Museum, Торонто; M. Ruedi, Geneva Natural History Museum, Женева; G. Csorba, T. Görfö, Hungarian Museum of Natural History, Будапешт; F. Mayer, N. Lange, Zoological Museum of Berlin, Берлин; K. Krohmann, Senckenberg Museum, Франкфурт-на-Майне; F.E. Zachos, A. Bibl, Vienna Museum of Natural History, Wien. Заметная часть оригинальных материалов, а также наблюдений, способствовавших формированию моих представлений о видообразовании у рукокрылых, были получены в ходе полевых работ во Вьетнаме, осуществляемых Совместным Российско-Вьетнамским Тропическим центром при всесторонней поддержке его

дирекции, и полевых работ в Эфиопии, осуществляемых в рамках деятельности Совместной Российско-Эфиопской биологической экспедиции при поддержке отдела долгосрочных международных проектов ИПЭЭ РАН.

Большая часть оригинальных исследований, на которые я ссылаюсь в настоящем обзоре, осуществлены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований и, в частности, гранта РФФИ № 13-04-000439-а.

Исследования проводили на материальной базе Зоологического музея МГУ в соответствии с основной государственной темой Зоомузея.

### Литература

- Банникова А.А. 2015. Молекулярно-генетические аспекты структуры видов и распознавание видовых границ. — Структура вида у млекопитающих. Материалы конференции (21–23 октября 2015 г.). Москва: Т-во науч. изд. КМК. С. 12.
- Бобринский Н.А., Кузнецов Б.А., Кузякин А.П. 1965. Определитель млекопитающих СССР. Москва: Просвещение, 382 с.
- Красная книга Забайкальского края. Животные. 2012. Госкомитет по охране окружающей среды Читинской области и Государственный природный биосферный заповедник «Сохондинский». Новосибирск: ООО «Новосибирский издательский дом». 344 с.
- Крускоп С.В. 2002. «Горячие точки» систематики гладконосых. — *Plecotus et al., pars spec.*: 20–26.
- Крускоп С. В. 2012. Отряд Chiroptera. — Павлинов И.Я., Лисовский А.А. (ред.). Млекопитающие России: систематико-географический справочник. Москва: Т-во науч. изд. КМК. С. 73–126.
- Крускоп С.В. 2014. Бакулюмы рукокрылых Индокитая: ринолофоиды (Chiroptera: Rhinolophidae, Hipposideridae). — *Plecotus et al.*, 17: 3–17.

- Кузякин А.П. 1950. Летучие мыши (систематика, образ жизни и польза для сельского и лесного хозяйства). Москва: Советская Наука. 443 с.
- Огнев С.И. 1928. Звери Восточной Европы и Восточной Азии. Том 1. Насекомоядные и рукокрылые. Москва: Главнаука. 631 с.
- Соколов В.Е. 1973. Систематика млекопитающих. Том 1. Москва: Высшая школа. 430 с.
- Стрелков П.П. 1988. Бурый (*Plecotus auritus*) и серый (*P. austriacus*) ушаны (Chiroptera, Vespertilionidae) в СССР. Сообщение 1. — Зоологический журнал, 67 (1): 90–101.
- Стрелков П.П. 2006. Кризис политипической концепции вида на примере рода *Plecotus*. — *Plecotus et al.*, 9: 3–7.
- Andriollo T., Naciri Y., Ruedi M. 2015. Two mitochondrial barcodes for one biological species: the case of European Kuhl's pipistrelles (Chiroptera). — PLoS ONE, 10 (8):e0134881.
- Appleton B.R., McKenzie J.A., Christidis L. 2004. Molecular systematics and biogeography of the bent-wing bat complex *Miniopterus schreibersii* (Kuhl, 1817) (Chiroptera: Vespertilionidae). — *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31 (2): 431–439.
- Arlettaz R. 1995. Ecology of the sibling mouse-eared bats (*Myotis myotis* and *Myotis blythii*): zoogeography, niche, competition, and foraging. Ph D thesis, Université de Lausanne. Martigny: Horus Publishers. 208 p.
- Artyushin I.V., Bannikova A.A., Lebedev V.S., Krusko S.V. 2009. Mitochondrial DNA relationships among North Palaearctic *Eptesicus* (Vespertilionidae, Chiroptera) and past hybridization between Common Serotine and Northern Bat. — *Zootaxa*, 2262: 40–52.
- Artyushin I.V., Lebedev V.S., Smirnov D.G., Krusko S.V. 2012. Taxonomic position of the Bobrinski's serotine (*Eptesicus bobrinskoi*, Vespertilionidae, Chiroptera). — *Acta Chiropterologica*, 14 (2): 291–303.
- Bailey S.E., Mao X., Struebig M. et al. 2015. The use of museum samples for large-scale sequence capture: a study of congeneric horseshoe bats (family Rhinolophidae). — *Biological Journal of the Linnean Society*, 117: 58–70.
- Baker R.J., Bradley R.D. 2006. Speciation in mammals and the genetic species concept. — *Journal of Mammalogy*, 87 (4): 643–662.
- Bashta A.-T., Piskorski M., Mysłajek R.W. et al. 2011. *Myotis alcathoe* in Poland and Ukraine: new data on its status and habitat in Central Europe. — *Folia Zoologica*, 60 (1): 1–4.
- Benda P., Andriollo T., Ruedi M. 2015. Systematic position and taxonomy of *Pipistrellus deserti* (Chiroptera: Vespertilionidae). — *Mammalia*, 79 (4): 419–438.
- Benda P., Kiefer A., Hanak V., Veith M. 2004. Systematic status of African populations of long-eared bats, genus *Plecotus* (Mammalia: Chiroptera). — *Folia Zoologica*, 53: 1–47.
- 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.
- Berthier P., Excoffier L., Ruedi M. 2006. Recurrent replacement of mtDNA and cryptic hybridization between two sibling bat species *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. — *Proceedings of the Royal Society, Ser. B, Biological Sciences*, 273: 3101–3109.
- Bilgin R., Gurun K., Maraci O. et al. 2012. Syntopic occurrence in Turkey supports separate species status for *Miniopterus schreibersii schreibersii* and *M. schreibersii pallidus* (Mammalia: Chiroptera). — *Acta Chiropterologica*, 14 (2): 279–290.
- Bogdanowicz W. 1990. Geographic variation and taxonomy of Daubenton's bat, *Myotis daubentoni*, in Europe. — *Journal of Mammalogy*, 71 (2): 205–218.
- Borisenko A.V., Krusko S.V., Ivanova N.V. 2008. A new mouse-eared bat (Mammalia: Chiroptera: Vespertilionidae) from Vietnam. — *Russian Journal of Theriology*, 7 (2): 57–69.
- Bradley R.D., Baker R.J. 2001. A test of the genetic species concept: cytochrome-b sequences and mammals. — *Journal of Mammalogy*, 82 (4): 960–973.
- Coraman E., Furman A., Karatas A., Bilgin R. 2013. Phylogeographic analysis of Anato-

- lian bats highlights the importance of the region for preserving the Chiropteran mitochondrial genetic diversity in the Western Palaearctic. — *Conservation Genetics*, 14 (6): 1205–1216.
- Corbet G.B., Hill J.E. 1992. *The Mammals of the Indomalayan Region*. Oxford: Oxford University Press. 488 p.
- Csorba G., Chou C.-H., Ruedi M. et al. 2014. The reds and the yellows: a review of Asian *Chrysopteron* Jentink, 1910 (Chiroptera: Vespertilionidae: *Myotis*). — *Journal of Mammalogy*, 95 (4): 663–678.
- Csorba G., Gorfol T., Wiantoro S. et al. 2015. Thumb-pads up — a new species of thick-thumbed bat from Sumatra (Chiroptera: Vespertilionidae: *Glischropus*). — *Zootaxa*, 3980 (2): 267–278.
- Csorba G., Thong V.D., Bates P.J.J., Furey N.M. 2007. Description of a new species of *Murina* from Vietnam (Chiroptera: Vespertilionidae: Murininae). — *Occasional papers, Museum of Texas Tech University*, 268: 1–10.
- Dayrat B. 2005. Towards integrative taxonomy. — *Biological Journal of Linnean Society*, 85 (5): 407–415.
- Dietz C., von Helversen O. 2004. Illustrated identification key to the bats of Europe. Electronic publication. 72 p. [http://biocenosi.dipbsf.uninsubria.it/didattica/bat\\_key1.pdf](http://biocenosi.dipbsf.uninsubria.it/didattica/bat_key1.pdf).
- Eger J.L., Lim B.K. 2011. Three new species of *Murina* from southern China (Chiroptera: Vespertilionidae). — *Acta Chiropterologica*, 13 (2): 227–243.
- Francis C.M. 2008. *A field guide to the mammals of South-East Asia*. London: New Holland. 392 p.
- Francis C.M., Borisenko A.V., Ivanova N.V. et al. 2010. The Role of DNA Barcodes in Understanding and Conservation of Mammal Diversity in Southeast Asia. — *PLoS ONE*, 5 (9): e12575.
- Francis C.M., Eger J.L. 2012. A review of tube-nosed bats (*Murina*) from Laos with a description of two new species. — *Acta Chiropterologica*, 14 (1): 15–38.
- Francis C.M., Kingston T., Zubaid A. 2007. A new species of *Kerivoula* (Chiroptera: Vespertilionidae) from peninsular Malaysia. — *Acta Chiropterologica*, 9 (1): 1–12.
- Furman A., Coraman E., Celik Y.E. et al. 2014. Cytonuclear discordance and the species status of *Myotis myotis* and *Myotis blythii* (Chiroptera). — *Zoologica Scripta*, 43 (6): 549–561.
- Goodman S.M., Maminirina C.P., Weyneth N. et al. 2009. The use of molecular and morphological characters to resolve the taxonomic identity of cryptic species: the case of *Miniopterus manavi* (Chiroptera, Miniopteridae). — *Zoologica Scripta*, 38 (4): 339–363.
- Gorfol T., Estok P., Csorba G. 2013. The subspecies of *Myotis montivagus* — taxonomic revision and species limits (Mammalia: Chiroptera: Vespertilionidae). — *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 59 (1): 41–59.
- Hebert P.D.N., Ratnasingham S., de Waard J.R. 2003. Barcoding animal life: cytochrome c oxidase subunit 1 divergences among closely related species. — *Proceedings of the Royal Society of London, ser. B, Biological Sciences*, 270 (Suppl. 2): S96–S99.
- Helversen O. von, Heller K.G., Mayer F. et al. 2001. Cryptic mammalian species: a new species of whiskered bat (*Myotis alcathoe* n. sp.) in Europe. — *Naturwissenschaften*, 88 (5): 217–223.
- Herdina A.N., Hulva P., Horacek I. et al. 2014. MicroCT imaging reveals morphometric baculum differences for discriminating the cryptic species *Pipistrellus pipistrellus* and *P. pygmaeus*. — *Acta Chiropterologica*, 16 (1): 157–168.
- Hollister N. 1912. New mammals from the highlands of Siberia. — *Smithsonian Misc. Collections*, 60 (14): 1–6.
- Hutcheon J.M., Kirsch J.A.W. 2006. A moveable face: deconstructing the Microchiroptera and a new classification of extant bats. — *Acta Chiropterologica*, 8 (1): 1–10.
- Ibanez C., Garcia-Mudarra J.L., Ruedi M. et al. 2006. The Iberian contribution to cryptic diversity in European bats. — *Acta Chiropterologica*, 8 (2): 227–297.
- Ingle N.R., Heaney L.R. 1992. *A key to the bats of the Philippine Islands*. Field Museum of Natural History (Chicago), 69. 44 p.
- Ivanova N.V., Clare E.L., Borisenko A.V. 2012. Mammalian DNA barcoding. — Kress W.J., Erickson D.L. (eds). *DNA barcodes: methods*

- and protocols. *Methods in Molecular Biology*. Vol. 858. New York: Springer Science + Business Media. P. 153–182.
- Jan C.M.I., Frith K., Glover A.M. et al. 2010. *Myotis alcaethoe* confirmed in the UK from mitochondrial and microsatellite DNA. — *Acta Chiropterologica*, 12 (2): 471–483.
- Juste J., Benda P., Garcia-Mudarra J.L., Ibanez C. 2013. Phylogeny and systematics of Old World serotine bats (genus *Eptesicus*, Vespertilionidae, Chiroptera): an integrative approach. — *Zoologica Scripta*, 42 (5): 441–457.
- 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: 119–173.
- Koopman K.F. 1984. Bats. — Anderson S., Jones J.K. (eds.). *Orders and families of Recent mammals of the world*. New York: Wiley-Interscience. P. 145–186.
- Koopman K.F. 1993. Order Chiroptera. — Wilson D.E., Reeder D.M. (eds.). *Mammal species of the world, a taxonomic and geographic reference*, 2nd ed. Washington (D.C.): Smithsonian Inst. Press. P. 137–241.
- Koopman K.F. 1994. Chiroptera: Systematics, VIII. Mammalia, part 60. 217 p.
- Kruskov S.V. 2013. Bats of Vietnam. Checklist and an identification manual. 2nd ed., revised and supplemented. — *Biodiversity of Vietnam series*. Москва: Т-во науч. изд. КМК. 300 с.
- Kruskov S. V. 2015. Dark and pale: taxonomic status of the barbastelle (*Barbastella*: Vespertilionidae, Chiroptera) from Central Asia. — *Acta Chiropterologica*, 17 (1): 49–57.
- Kruskov S.V., Borisenko A.V., Ivanova N.V. et al. 2012. Genetic diversity of northeastern Palaearctic bats as revealed by DNA barcodes. — *Acta Chiropterologica*, 14 (1): 1–14.
- Kruskov S.V., Borisenko A.V. 2013. A new species of South-East Asian *Myotis* (Chiroptera: Vespertilionidae), with comments on Vietnamese ‘whiskered bats’. — *Acta Chiropterologica*, 15 (2): 293–305.
- Lavrenchenko L.A., Kruskov S.V., Bekele A. et al. 2010. Mammals of the Babilie Elephant Sanctuary (Eastern Ethiopia). — *Russian Journal of Theriology*, 9 (2): 47–60.
- Matveev V.A., Kruskov S.V., Kramerov D.A. 2005. Revalidation of *Myotis petax* Hollister, 1912 and its new status in connection with *Myotis daubentonii* (Kuhl, 1817) (Vespertilionidae, Chiroptera). — *Acta Chiropterologica*, 7 (1): 23–37.
- Mayer F., von Helversen O. 2001. Cryptic diversity in European bats. — *Proceedings of the Royal Society, Ser. B: Biological Sciences*, 268 (1478): 1825–1832.
- Menu H. 1987. Morphotypes dentaires actuels et fossiles des chiroptères. — *Palaeovertebrata*, 17: 77–150.
- Mucedda M., Kiefer A., Pidincheda E., Veith M. 2002. A new species of long-eared bat (Chiroptera, Vespertilionidae) from Sardinia (Italy). — *Acta Chiropterologica*, 4 (2): 121–135.
- Nachman M.W. 2013. Genomics and museum specimens. — *Molecular Ecology*, 22 (24): 5966–5968.
- Nesi N., Nakoune E., Cruaud C., Hassanin A. 2011. DNA barcoding of African fruit bats (Mammalia, Pteropodidae). The mitochondrial genome does not provide a reliable discrimination between *Epomophorus gambianus* and *Micropteropus pusillus*. — *Comptes Rendus Biologies*, 334: 544–554.
- Padial J.M., Miralles A., De la Riva I., Vences M. 2010. The integrative future of taxonomy. — *Frontiers in Zoology*, 7 (16): 1–14.
- Patrick L.E., Macculloch E.S., Ruedas L.A. 2013. Systematics and biogeography of the arcuate horseshoe bat species complex (Chiroptera, Rhinolophidae). — *Zoologica Scripta*, 42 (6): 553–590.
- Pons J., Barraclough T.G., Gomez-Zurita J. et al. 2006. Sequence based species delimitation for the DNA taxonomy of undescribed insects. — *Systematic Biology*, 55 (4): 595–609.
- Puechmaille S.J., Allegrini B., Benda P. et al. 2014. A new species of the *Miniopterus schreibersii* species complex (Chiroptera: Miniopteridae) from the Maghreb Region, North Africa. — *Zootaxa*, 3794 (1): 108–124.
- Puillandre N., Lambert A., Brouillet S., Achaz G. 2012. ABGD, Automatic barcode gap dis-

- covery for primary species delimitation. — *Molecular Ecology*, 21 (8): 1864–1877.
- Ratnasingham S., Hebert P.D.N. 2007. BOLD: The Barcode of Life Data System ([www.barcodinglife.org](http://www.barcodinglife.org)). — *Molecular Ecology Notes*, 7: 355–364.
- Reid N.M., Carstens B.C. 2012. Phylogenetic estimation error can decrease the accuracy of species delimitation: a Bayesian implementation of the general mixed Yule-coalescent model. — *BMC Evolutionary Biology*, 12: 196.
- Ruedi M., Csorba G., Lin L.-K., Chou C.-H. 2015. Molecular phylogeny and morphological revision of *Myotis* bats (Chiroptera: Vespertilionidae) from Taiwan and adjacent China. — *Zootaxa*, 3920: 301–342.
- Ruedi M., Mayer F. 2001. Molecular systematics of bats of the genus *Myotis* (Vespertilionidae) suggests deterministic ecomorphological convergences. — *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 21 (3): 436–448.
- Ruedi M., Stadelmann B., Gager Y. et al. 2013. Molecular phylogenetic reconstructions identify East Asia as the cradle for the evolution of the cosmopolitan genus *Myotis* (Mammalia, Chiroptera). — *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 69 (3): 437–449.
- Salicini I., Ibanez C., Juste J. 2011. Multilocus phylogeny and species delimitation within the Natterer's bat species complex in the Western Palearctic. — *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 61 (3): 888–898.
- Santos H., Juste J., Ibáñez C., et al. 2014. Unveiling the systematics of brown long-eared bats in Iberia: notes on genetic, morphometry and echolocation. — XIIIth European bat research symposium. Book of Abstracts. Zagreb: Croatian Biospeleological Society. P. 152.
- Schlick-Steiner B.C., Steiner F.M., Seifert B. et al. 2010. Integrative taxonomy: a multisource approach to exploring biodiversity. — *Annual Reviews of Entomology*, 55: 421–438.
- Simmons N.B. 2005. Order Chiroptera. — Wilson D.E., Reeder D.M. (eds.) *Mammal species of the World: a taxonomic and geographic reference*. Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press. P. 312–529.
- Soisook P., Karapan S., Satasook C. et al. 2013. A review of the *Murina cyclotis* complex (Chiroptera: Vespertilionidae) with description of a new species and subspecies. — *Acta Chiropterologica*, 15 (2): 271–292.
- Soisook P., Prajukjitr A., Karapan S. et al. 2015a. A new genus and species of false vampire (Chiroptera: Megadermatidae) from peninsular Thailand. — *Zootaxa*, 3931 (4): 528–550.
- Soisook P., Struebig M.J., Noerfahmy S. et al. 2015b. Description of a new species of the *Rhinolophus trifolius*-group (Chiroptera: Rhinolophidae) from Southeast Asia. — *Acta Chiropterologica*, 17 (1): 21–36.
- Son N.T., Gorfol T., Francis C.M. et al. 2013. Description of a new species of *Myotis* (Vespertilionidae) from Vietnam. — *Acta Chiropterologica*, 15 (2): 473–483.
- Spitzenberger F., Haring E., Tvrtkovic N. 2002. *Plecotus microdontus* (Mammalia, Vespertilionidae), a new bat species from Austria. — *Natura Croatica*, 11 (1): 1–18.
- Spitzenberger F., Strelkov P.P., Winkler H., Haring E. 2006. A preliminary revision of the genus *Plecotus* (Chiroptera, Vespertilionidae) based on genetic and morphological results. — *Zoologica Scripta*, 35 (3): 187–230.
- Sramek J., Gvozdk V., Benda P. 2013. Hidden diversity in bent-winged bats (Chiroptera: Miniopteridae) of the Western Palearctic and adjacent regions: implications for taxonomy. — *Zoological Journal of the Linnean Society*, 167 (2): 165–190.
- Tate G.H.H. 1941a. A review of the genus *Myotis* (Chiroptera) of Eurasia, with special reference to species occurring in the East Indies. — *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 78 (8): 537–565.
- Tate G.H.H. 1941b. A review of the genus *Hipposideros* with special reference to Indo-Australian species. — *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 78 (5): 353–393.
- Tate G.H.H. 1941c. Notes on Vespertilionid bats of the subfamilies Miniopterinae, Murinae, Kerivoulinae, and Nyctophilinae. — *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 78 (9): 567–597.
- Tate G.H.H. 1942. Review of the Vespertilionine bats, with special attention to genera and species of the Archbold collections. —

- Bulletin of the American Museum of Natural History, 80 (7): 221–297.
- Teeling E.C., Springer M.S., Madsen O. et al. 2005. A molecular phylogeny for bats illuminates biogeography and the fossil record. — *Science*, 307: 580–584.
- Thong V.D., Puechmaille S.J., Denginger A. et al. 2012. A new species of *Hipposideros* (Chiroptera: Hipposideridae) from Vietnam. — *Journal of Mammalogy*, 93 (1): 1–11.
- Tiunov M.P., Kruskov S.V., Jiang F. 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.
- Trujillo R.G., Patton J.C., Schlitter D.A., Bickham J.W. 2009. Molecular phylogenetics of the bat genus *Scotophilus* (Chiroptera: Vespertilionidae): perspectives from paternally and maternally inherited genomes. — *Journal of Mammalogy*, 90 (3): 548–560.
- Tvrkovic N., Pavlinic I., Haring E. 2005. Four species of long-eared bats (*Plecotus* Geoffroy, 1818; Mammalia, Vespertilionidae) in Croatia: field identification and distribution. — *Folia Zoologica*, 54 (1–2): 75–88.
- Vallo P., Benda P., Cerveny J., Koubek P. 2013. Conflicting mitochondrial and nuclear paralogy in small-sized West African house bats (Vespertilionidae). — *Zoologica Scripta*, 42 (1): 1–12.
- Vallo P., Benda P., Cerveny J., Koubek P. 2015. Phylogenetic position of the giant house bat *Scotophilus nigrita* (Chiroptera, Vespertilionidae). — *Mammalia*, 79 (2): 225–231.
- Volleth M. 1987. Differences in the location of nucleolus organizer regions in European vespertilionid bats. — *Cytogenetics and Cell Genetics*, 44 (2): 186–197.
- Volleth M., Heller K.G. 1994. Phylogenetic relationships of vespertilionid genera (Mammalia: Chiroptera) as revealed by karyological analysis. — *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, 32: 11–34.
- Volleth M., Heller K.G. 2012. Variations on a theme: karyotype comparison in Eurasian *Myotis* species and implications for phylogeny. — *Vespertilio*, 16: 329–350.
- Volleth M., Loidl J., Mayer F. et al. 2015. Surprising genetic diversity in *Rhinolophus luctus* (Chiroptera: Rhinolophidae) from Peninsular Malaysia: description of a new species based on genetic and morphological characters. — *Acta Chiropterologica*, 17 (1): 1–20.
- Wilson D.E., Reeder D.M. (eds.) 2005. *Mammal species of the World: a taxonomic and geographic reference*. Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press. 2142 p.
- Yeates D.K., Seago A., Nelson L. et al. 2011. Integrative taxonomy, or iterative taxonomy? — *Systematic Entomology*, 36: 209–217.
- Yoshiyuki M. 1989. *A systematic study of the Japanese Chiroptera*. Tokyo: National Science Museum. 242 p.