ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ АВТОНОМНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«ТЮМЕНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»



На правах рукописи

Казаков Денис Васильевич

РОЕНИЕ И ФИЛОГЕОГРАФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ РУКОКРЫЛЫХ СИБИРИ И ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

1.5.12 Зоология

ДИССЕРТАЦИЯ
на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
кандидат биологических наук
Крускоп Сергей Вадимович

Тюмень – 2026

ОГЛАВЛЕНИЕ

1. ВВЕДЕНИЕ 6
1.1. Актуальность темы исследования 6
1.2. Степень разработанности темы 7
1.3. Цели и задачи исследования 7
1.4. Научная новизна 8
1.5. Теоретическая и практическая значимость 8
1.6. Методология и методы исследования 9
1.7. Положения, выносимые на защиту 10
1.8. Личный вклад автора 10
1.9. Степень достоверности результатов 10
1.10. Апробация результатов 11
1.11. Структура и объём диссертации 11
2. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР 12
2.1. Явление роения у рукокрылых 12
2.2. Эволюционные процессы в популяциях 14
2.3. Типы филогеографических паттернов у животных 16
2.4. Влияние миграций и расселения на генетическую структуру популяций у рукокрылых . 18
2.5. Изоляция и видообразование у рукокрылых 20
2.6. Континентальные паттерны у рукокрылых Западной Палеарктики 22
2.7. Континентальные паттерны у транспалеарктических рукокрылых 25
2.8. Континентальные паттерны у рукокрылых Восточной Палеарктики 26
2.9. Островная изоляция у рукокрылых в Западной Палеарктике 27
2.10. Островная изоляция у рукокрылых в Восточной Палеарктике 28
2.11. Объекты филогеографического исследования 30
3. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РЕГИОНА 37
3.1. Биомы, экорегионы и ландшафты в местах исследования 37
3.2. Характеристика пещер, являющихся местами роения рукокрылых 38
4. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ 46
4.1. Сбор материала 46
4.2. Выделение тотальной ДНК 48
4.3. Амплификация ДНК 49
4.4. Электрофорез, очистка ПЦР-продуктов и секвенирование 50
4.5. Филогенетический и популяционно-генетический анализы 52

4.6. Морфометрические анализы 54
4.7. Статистический анализ и вычисление *BCI* 55
5. РЕЗУЛЬТАТЫ 56
5.1. Роение рукокрылых 56
5.1.1. Встречаемость видов в местах роения 56
5.1.2. Обилие видов и его динамика в местах летне-осеннего роения 57
5.1.3. Обилие видов в местах весеннего роения 62
5.1.4 Соотношение полов и его динамика в местах летне-осеннего роения 63
5.1.5. Соотношение полов в местах весеннего роения 67
5.1.6. Возрастная структура и её динамика в местах летне-осеннего роения 68
5.1.7. Динамика состояния тела рукокрылых в местах роения 69
5.1.7.1. Динамика массы тела взрослых *P. ognevi* 69
5.1.7.2. Динамика массы тела взрослых самцов *M. hilgendorfi* 71
5.1.7.3. Динамика индексов состояния тела (BCI) взрослых *P. ognevi* 72
5.1.7.4. Динамика индексов состояния тела (BCI) взрослых самцов *M. hilgendorfi* 75
5.1.7.5. Корреляция массы и BCI рукокрылых в местах роения 76
5.1.8. Кольцевание и регистрация повторных отловов рукокрылых 77
5.2. Связь роения и филогеографических структур популяций 79
5.3. Филогеография *Myotis longicaudatus* 79
5.3.1. Реконструкция филогеографического паттерна *M. longicaudatus* 79
5.3.2. Морфометрические анализы *M. longicaudatus* 85
5.4. Филогеография *Myotis sibiricus* 87
5.4.1. Реконструкция филогеографического паттерна *M. sibiricus* 87
5.4.2. Морфометрические анализы *M. sibiricus* 92
5.5. Реконструкция филогеографического паттерна *Myotis petax* 95
6. ОБСУЖДЕНИЕ 103
6.1. Обилие видов и его динамика в местах летне-осеннего роения 103
6.2. Соотношение полов у рукокрылых в местах летне-осеннего роения 104
6.3. Возрастная структура рукокрылых в местах летне-осеннего роения 106
6.4. Обилие видов и соотношение полов в местах весеннего роения 106
6.5. Роение *vs* гибернация: сравнение встречаемости и обилия видов 107
6.6. Роение *vs* субфоссильные остатки: сравнение встречаемости и обилия видов 109
6.7. Динамика состояния тела рукокрылых в местах летне-осеннего роения 110
6.8. Роящиеся виды ночниц: сравнение филогеографических паттернов с морфометрической изменчивостью 112

6.8.1. Сравнение филогеографического паттерна с морфометрическими анализами *M. longicaudatus* ... 112
6.8.2. Сравнение филогеографического паттерна с морфометрической изменчивостью *M. sibiricus* ... 114
6.8.3. Сравнение филогеографического паттерна с морфометрическими анализами *M. petax* ... 116
6.9. Сравнение филогеографических паттернов исследуемых видов *Myotis* и других видов рукокрылых ... 123
7. ЗАКЛЮЧЕНИЕ ... 128
8. ВЫВОДЫ ... 130
9. СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ АВТОРОМ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ ... 131
БЛАГОДАРНОСТИ ... 134
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ ... 136
ПРИЛОЖЕНИЯ ... 156
Приложение 1. Метаданные для оригинальных последовательностей ... 156
Приложение 2. Метаданные для последовательностей из базы GenBank ... 165
Приложение 3. Данные по относительному обилию рукокрылых в период роения ... 169
Приложение 4. Фотографии некоторых исследованных видов рукокрылых.Ч1 ... 170
Приложение 5. Фотографии некоторых исследованных видов рукокрылых.Ч2 ... 171
Приложение 6. Данные по массе тела взрослых самцов *P. ognevi* ... 172
Приложение 7. Данные по массе тела взрослых самок *P. ognevi* ... 173
Приложение 8. Данные по массе тела взрослых самцов *M. hilgendorfi* ... 174
Приложение 9. Данные по длине предплечья взрослых самцов *P. ognevi* ... 175
Приложение 10. Данные по *BCIsr* взрослых самцов *P. ognevi* ... 176
Приложение 11. Данные по *BCIvp* взрослых самцов *P. ognevi* ... 177
Приложение 12. Данные по длине предплечья взрослых самок *P. ognevi* ... 178
Приложение 13. Данные по *BCIsr* взрослых самок *P. ognevi* ... 179
Приложение 14. Данные по *BCIvp* взрослых самок *P. ognevi* ... 180
Приложение 15. Данные по длине предплечья взрослых самцов *M. hilgendorfi* ... 181
Приложение 16. Данные по *BCIsr* взрослых самцов *M. hilgendorfi* ... 182
Приложение 17. Данные по *BCIvp* взрослых самцов *M. hilgendorfi* ... 183
Приложение 18. Корреляционный анализ массы и *BCI* ... 184
Приложение 19. Морфометрические данные *M. longicaudatus* ... 185
Приложение 20. Дополнительные данные по морфометрическим анализам *M. longicaudatus* ... 186

Приложение 21. Морфометрические данные *M. sibiricus* 187
Приложение 22. Филогенетический анализ последовательностей CR *M. petax* 188

1. ВВЕДЕНИЕ

1.1. Актуальность темы исследования

Рукокрылые (Chiroptera) – один из наиболее разнообразных отрядов млекопитающих (более 1450 видов), распространённый на всех материках, кроме Антарктиды (Wilson, Mittermeier, 2019). Такие особенности рукокрылых как способность к полёту и эхолокации, ночная активность, колониальность, зачастую – высокая филопатрия, сезонная смена убежищ и биология размножения делают их одной из самых уникальных групп млекопитающих. Рукокрылые играют важную роль в экосистемах и жизни человека, т. к. контролируют численность ночных насекомых (Tuneu-Corral et al., 2023; Казаков, Махов, 2015) и являются естественными резервуарами и векторами широкого спектра патогенов (Ботвинкин, 2021; Esteves et al., 2022). Роение (от англ. *swarming*) – это скопление рукокрылых у пещер с июля по октябрь-ноябрь, основная функция которого – спаривание. До недавнего времени это явление было описано только в Европе и Северной Америке (Davis, Hitchcock, 1965; Fenton, 1969; Horáček, Zima, 1978). Места роения являются «горячими точками» потока генов, где фиксируется повышенное генетическое разнообразие рукокрылых, тем самым влияя на структуру популяций (Kerth et al., 2003; Rivers et al., 2005; Furmankiewicz, Altringham, 2007; Bogdanowicz et al., 2012). Вследствие чего роение рассматривается как важный механизм, позволяющий избежать негативных последствий инбридинга в популяциях в связи с высокой филопатрией большинства видов рукокрылых умеренной зоны Голарктики. Исследование генетического разнообразия и его географических закономерностей позволяет делать выводы о влиянии палеоклиматических событий на эволюционные и демографические истории популяций и видов, а также строить модели влияния климата или отдельных факторов окружающей среды на виды в настоящем и будущем (Razgour et al., 2013; Alberdi et al., 2015; Bilgin et al., 2016). Это может быть использовано для разработки наиболее эффективных программ по сохранению видов. Таким образом, всё это обуславливает высокую актуальность исследований, посвящённых роению и филогеографии рукокрылых.

1.2. Степень разработанности темы

Целенаправленного исследования роения рукокрылых (встречаемости видов, динамики обилия видов, соотношения полов и возрастной структуры) в Сибири и на Дальнем Востоке ранее не проводили. Ограниченные оценки активности рукокрылых у входов в пещеры приводят Панютин (1974) для Приморья и Росина (2004) – для северо-запада Алтая. Некоторые параметры роения рукокрылых оценивались в пещерах Южного Урала (Снитько, 2004; Большаков и др., 2005). Репрезентативные данные по роению известны для западнопалеарктических видов рукокрылых в Европе (Kerth et. al., 2003; Parsons et. al., 2003; Rivers et. al., 2006; Furmankiewicz, 2008; Piksa et. al., 2011).

Исследования филогеографии рукокрылых северо-восточной Палеарктики с широким охватом ареалов видов немногочисленны. Первые исследования, посвящённые внутривидовой генетической изменчивости, были направлены на сравнение популяций видов из Японии и материка (Kawai et al., 2003). Так, подвид *Myotis brandtii gracilis* был выделен в самостоятельный вид *M. gracilis*. *Cox*1-баркодирование рукокрылых северо-восточной Палеарктики, направленное, по большей части, для решения таксономических вопросов, было ранее выполнено для *Myotis sibiricus*, *M. longicaudatus* и *M. petax* (Kruskop et al., 2012). Средние внутривидовые дистанции у этих видов составляли 0,25%, 0,81% и 0,28%, соответственно. География *Cox*1-баркодирования *M. petax* была расширена в Gorobeyko et al. (2020), а популяционно-генетический анализ по контрольному региону мтДНК *M. petax* выявил 7 генетических линий (Горобейко, 2022).

1.3. Цели и задачи исследования

Цель данной работы состояла в изучении явления роения и филогеографических паттернов рукокрылых (на примере широко распространенных видов ночниц, *Myotis*) Сибири и Дальнего Востока.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

1. Выявить паттерны обилия видов, соотношения полов, возрастной структуры

и динамики состояния тела рукокрылых в местах роения;

2. Исследовать филогеографические паттерны *Myotis longicaudatus* и *M. sibiricus* по гену *Cyt b* мтДНК;
3. Исследовать филогеографический паттерн *M. petax* по контрольному региону мтДНК;
4. Сравнить филогеографические паттерны *Myotis* spp. с их морфометрической изменчивостью.

1.4. Научная новизна

Настоящая работа является первой, посвященной детальному изучению феномена роения у рукокрылых северо-восточной Азии, его роли в их сезонной биологии и особенностям филогеографии рукокрылых этого региона. Впервые целенаправленно собраны данные по роению рукокрылых у пещер в Сибири и на Дальнем Востоке, оценены такие параметры роения, как встречаемость и обилие видов, соотношение полов, возрастная структура, состояние тела, а также динамика этих параметров. Впервые собран обширный генетический материал по трём широко распространенным видам рукокрылых обсуждаемого региона – *Myotis longicaudatus*, *M. sibiricus* и *M. petax*, охватывающий бóльшую часть их ареалов в Сибири и на Дальнем Востоке, и получены данные по филогеографической структуре этих видов на основании последовательностей митохондриальной ДНК. На основании этих и ранее опубликованных данных сформировано представление о филогеографических паттернах, характерных для рукокрылых северо-восточной Азии.

1.5. Теоретическая и практическая значимость

Данная работа вносит значительный вклад в изучение географических закономерностей генетической изменчивости широко распространённых видов ночниц и формирует фундаментальные представления о роении рукокрылых в Сибири и на Дальнем Востоке. Результаты работы были использованы при подготовке второго издания Красной книги Иркутской области (2020), Красной

книги Амурской области (2020), Красной книги Республики Бурятия (2023), Конспекта фауны наземных позвоночных Тункинского национального парка (Попов и др. 2017), инвентаризации фауны и составлении летописей природы Тигирекского заповедника, «Заповедного Прибайкалья» (Прибайкальский национальный парк), Тункинского национального парка, «Заповедного Подлеморья» (Баргузинский заповедник), Даурского и Зейского заповедников, «Заповедного Приамурья» (Комсомольский заповедник), Курильского заповедника, национального парка «Земля леопарда». Данное исследование вносит вклад в инвентаризацию фауны рукокрылых также других территорий Сибири и Дальнего Востока. Знания о закономерностях филогеографической структуры позволяют составить представление о характере и динамике расселения и демографии рукокрылых в Сибири и на Дальнем Востоке в позднечетвертичное время, что, в свою очередь, крайне важно для оценки прошлого и будущего распространения переносимых рукокрылыми потенциальных патогенов.

1.6. Методология и методы исследования

Исследование роения рукокрылых включает общепринятые в мире методы отлова животных, точной видовой идентификации по диагностическим признакам согласно (Тиунов, 1997; Ботвинкин, 2002) и статистического анализа для выявления различий и оценки достоверности различий между выборками по тем или иным параметрам. Исследование филогеографии видов включает методы сбора материала (отлов рукокрылых, отбор образцов тканей) в ходе полевых экспедиций и работы с коллекционными материалами, молекулярно-генетические методы (экстракция, амплификация и секвенирование ДНК) в лабораторных условиях и методы филогенетического и популяционно-генетического анализов, реализованные с помощью специализированного программного обеспечения на базе Windows.

1.7. Положения, выносимые на защиту

1. Комплексы рукокрылых в местах летне-осеннего роения включают большинство видов фауны Сибири и Дальнего Востока. Паттерны активности рукокрылых обнаруживают доминантные и малочисленные виды, а также закономерности динамики соотношения полов и возрастных групп.
2. Широко распространённые восточнопалеарктические виды рукокрылых обладают филогеографическими паттернами, включающими митохондриальные гаплогруппы, имеющие выраженные географические закономерности распространения в Сибири и на Дальнем Востоке.

1.8. Личный вклад автора

Соискатель принимал личное непосредственное участие на всех этапах исследования: при планировании полевых поездок и экспериментальных этапов работы в лаборатории, отлове рукокрылых в ходе научно-исследовательских экспедиций в различных регионах Сибири и Дальнего Востока, сборе генетических и морфологических данных, работе с коллекциями рукокрылых в зоологических депозитариях, выделении ДНК, ПЦР, пробоподготовке к секвенированию, филогенетическом и популяционно-генетическом анализах, подготовке публикаций в рецензируемых журналах. Диссертация включает графики, диаграммы, карты и фотографии, сделанные автором.

1.9. Степень достоверности результатов

Достоверность результатов исследования роения рукокрылых обеспечена многолетними наблюдениями в разных регионах (Иркутская обл, Респ. Бурятия, Забайкальский край) и в разное время (июль, август, сентябрь) и адекватно выбранными методами для статистического анализа. Достоверность результатов исследования филогеографии обеспечивается репрезентативными выборками образцов, охватывающими бóльшую часть ареалов исследуемых видов, применением современных молекулярно-генетических и биоинформатических

методов. Полученные результаты подкреплены рисунками и данными в таблицах.

1.10. Апробация результатов

Результаты исследования были представлены на II Международной конференции «Популяционная экология животных», посвящённой памяти академика И. А. Шилова (Томск, 2016), VIII Международной конференции «Экологические особенности биологического разнообразия» (Худжанд, 2019), Международном Симпозиуме «Modern Achievements in Population, Evolutionary, and Ecological Genetics (MAPEEG)» (Владивосток, 2019, 2022), конференции с международным участием «Млекопитающие в меняющемся мире: актуальные проблемы териологии (XI Съезд Териологического общества при РАН)» (Москва, 2022), Международной научно-практической конференции «Териофауна Беларуси и сопредельных регионов», посвященной 90-летию со дня рождения профессора П. Г. Козло (Минск, 2024).

1.11. Структура и объём диссертации

Диссертация содержит следующие разделы: Оглавление, Введение, Литературный обзор, Физико-географическая характеристика региона, Материалы и методы, Результаты, Обсуждение, Заключение, Выводы, Благодарности, Список литературы, включающий 183 источника (в том числе 46 источников на русском языке), и Приложения. Работа изложена на 188 страницах и включает 47 таблиц и 58 рисунков.

2. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

2.1. Явление роения у рукокрылых

Роение (от анг. *swarming*) у рукокрылых – представляет собой интенсивную полётную активность ночью, при которой рукокрылые преследуют друг друга вокруг входа в пещеру (или штольню), залетая внутрь пещеры и вылетая обратно, что сопровождается вокализацией. В настоящее время роение описано для многих видов рукокрылых умеренной зоны Европы, например, у *Myotis nattereri*, *M. mystacinus*, *M. daubentonii*, *M. brandtii*, *M. bechsteinii*, *Rhinolophus hipposideros* и *Plecotus auritus* (Kerth et. al., 2003; Parsons et. al., 2003; Rivers et. al., 2006; Furmankiewicz, 2008; Glover, Altringham, 2008; Piksa et. al., 2011). Среди североамериканских видов оно известно, например, у *M. lucifugus*, *M. sodalis*, *M. grisescens* и *Corynorhinus townsendii* (Davis, 1964; Tuttle, 1976; LaVal, LaVal, 1980; Ingersoll et. al., 2010). Обычно скопление рукокрылых в Европе происходит с июля по ноябрь в местах гибернации. Данные по Северной Америке (Ingersoll et. al., 2010) показывают, что не все места роения населены рукокрылыми зимой: 17% исследованных пещер использовались рукокрылыми только в период роения, 16% – только в период гибернации, 22% – в оба сезона, 44% – не использовались рукокрылыми вовсе. У *P. auritus* в Европе роение наблюдается 2 раза в год – весной и осенью (Furmankiewicz, 2008).

В большинстве мест роения в Европе доминируют различные виды ночниц (*Myotis*). Так Parsons с соавт. (2003) показали, что в Великобритании в 6 из 7 исследованных мест роения преобладали *M. nattereri* (36%) и *M. daubentonii* (32%), и только в одном месте роения – *R. hipposideros* (23%). В свою очередь Piksa с соавт. (2011) обнаружили зависимость обилия видов от высоты мест роения на Карпатах: на низких высотах доминировали *P. auritus* (26%) и *R. hipposideros* (24%); на средних высотах - *M. mystacinus* (36%), гораздо в меньшей степени другие *Myotis* spp.; на больших высотах – повышалась доля *M. mystacinus* (86%). В пещерах на более низких высотах начало, пик и окончание роевой активности рукокрылых происходит примерно на 2,5-3 недели позже.

Обсуждалось несколько гипотез о функции роения: 1) сопровождение сеголетков самками к подходящим местам гибернации (Davis, Hitchcock, 1965; Fenton, 1969); 2) остановки во время миграций (Fenton, 1969; Whitaker, 1998); 3) спаривание (Fenton, 1969; Horáček, Zima, 1978; Veith et. al., 2004). Но, по-видимому, основная функция – спаривание. Так, исследование репродуктивного статуса самцов и вокальной активности *P. auritus* подтверждают спаривание в местах роения (Furmankiewicz et. al., 2013). Между тем эти гипотезы не являются взаимоисключающими и не исключено, что у разных видов рукокрылых функции роения могут быть различными (Piksa et. al., 2011).

Van Schaik с соавт. (2015) показали, что относительное обилие большинства видов рукокрылых в период роения в Нидерландах коррелирует с таковым в период гибернации. Авторы рассматривают эту корреляцию как подтверждение теории о том, что роение может играть роль в проверке пригодности или в передаче социальной информации относительно пригодности места гибернации в дополнение к роли в системе спаривания. В этом исследовании в период роения преобладали *Myotis daubentonii*, *M. nattereri* и *M. emarginatus*.

Данные, полученные с помощью кольцевания и радиотрекеров показали, что рукокрылые, направляясь к местам роения, могут преодолевать десятки километров (Masing, 1989; Gaisler et. al., 2003; Rivers et. al., 2006), а после периода роения – возвращаться в летние убежища (Davis, 1964; Tuttle, 1976; Parsons et. al., 2003). Например, для *M. nattereri* зарегистрировано перемещение на 60 км от места кольцевания до места роения. Меченных в местах роения *P. auritus* (окольцованных или снабжённых радиотрекером) регистрировали в 31, 66 и даже 88 км от места роения (Masing, 1989; Gaisler et. al., 2003). Численность рукокрылых в местах роения может быть очень высокой. Так, Rivers с соавт. (2005) с помощью модели мечения и повторного отлова оценили численность *M. nattereri*, посещающих кластер из трёх пещер за один год, в 4000 особей. Численность *P. auritus* в местах осеннего роения в Польше оценивалась в 550-1150 особей (Furmankiewicz, Altringham, 2007).

Места роения выступают «горячими точками» потока генов у рукокрылых. Так, изучение полиморфизма микросателлитных локусов *P. auritus* и *M. nattereri* показало повышение потока генов и снижение коэффициентов инбридинга в местах роения по сравнению с летними колониями (Veith et. al., 2004; Furmankiewicz, Altringham, 2007; Rivers et. al., 2005). Значения коэффициента F_{ST} и у самок, и у самцов *P. auritus* в летних колониях (0,031 и 0,011) было выше, чем в местах роения (0,016 и 0,006). В свою очередь, Bogdanowicz с соавт. (2012a) показали высокие ожидаемую и наблюдаемую гетерозиготность для *Myotis mystacinus*, *M. brandtii* и *M. alcathoe*. Интенсивное скрещивание в местах роения позволяет поддерживать высокое генетическое разнообразие, влияет на эффективный размер популяций, предоставляя оптимальные возможности для генного потока между рукокрылыми из разных районов и представляющими разные выводковые колонии. Об интенсификации скрещивания в местах роения также свидетельствуют данные о регистрации межвидовых гибридов *M. mystacinus*, *M. brandtii* и *M. alcathoe* в Европе именно в местах роения (Bogdanowicz et al., 2012b). По данным этих авторов, особи с признаками гибридизации были зарегистрированы в 14 из 21 обследованного места на юге Польши. Таким образом, явление роения играет важную роль в формировании популяционных структур видов рукокрылых в Голарктике.

Недавно Foley с соавт. (2024) на основе данных по полным геномам показали, что историческая интрогрессия была доминирующим фактором филогенетического несоответствия среди роящихся видов ночниц в Европе. В этой работе нет прямого указания на роль роения (речь идет о древних гибридизационных процессах). Однако факт наличия интрогрессивных событий между сравнительно удаленными филогенетическими линиями, в сочетании с данными Bogdanowicz с соавт. (2012b), позволяет предполагать, что именно роение играет роль в межвидовом потоке генов.

2.2. Эволюционные процессы в популяциях

Популяция – это совокупность особей одного вида, в течение длительного

времени населяющих определённое пространство, внутри которой осуществляется панмиксия и нет заметных изоляционных барьеров (Тимофеев-Ресовский и др. 1973). Силы, которые влияют на степень и характер молекулярной изменчивости (полиморфизма) – отбор, инбридинг, генетический дрейф, поток генов, мутации и рекомбинации.

Генетический дрейф – случайные изменения частот аллелей, вызванные конечной численностью популяции. В большой популяции дрейф генов вызывает небольшое случайное изменение частот аллелей в каждом поколении, в малой популяции – частота аллеля в разных поколениях будет изменяться, что в свою очередь может привести к фиксации или потере аллеля (Ehrlich, Raven, 1969). Последствия генетического дрейфа следующие: генетическая изменчивость популяции снижается; при разделении популяции на две и более новых популяций приводит к нарастанию различий между ними.

Популяция может произойти от небольшого числа особей, потому что она либо изначально малочисленна – *эффект основателя*, либо в определённом поколении выжило небольшое число особей – *эффект «бутылочного горлышка»*. Данные эффекты вызывают случайные колебания генетической изменчивости (Хедрик, 2003).

Мутации. Мутации могут затрагивать единичные нуклеотиды или часть гена (транзиции, трансверсии, вставки, делеции, инверсии и дупликации), хромосому или целые наборы хромосом. Слабому отбору подвержены и обычно нейтральны синонимичные замены в сайтах, расположенных в некодирующих регионах. Скорость мутирования разных генов может варьировать от 10^{-4} (для генов с высокой скоростью мутаций) до 10^{-7} (для наиболее консервативных участков генома) на поколение. Несмотря на небольшие величины скорости мутирования, гаметы всегда содержат мутантные аллели и, следовательно, в каждом поколении появляются особи с мутациями. Обусловлено это тем, что геном содержит много генов, а популяции могут иметь большую численность. Мутации приводят к увеличению генетической изменчивости популяции.

Поток генов (генный поток). Между популяциями одного вида всегда

осуществляется обмен особями – миграции. Мигрирующие особи, оставляя потомство, формируют поток генов из одной популяции в другую. Высокий поток генов между популяциями приводит к увеличению генетического разнообразия (к гомогенизации генетической изменчивости). При слабом потоке генов, генетический дрейф, отбор и даже мутации могут привести к генетической дифференциации (Хедрик, 2003). В случае островной модели (Wright, 1977) каждая субпопуляция с равной вероятностью и с одинаковой интенсивностью обменивается генами с любой другой. А в случае «лестничной модели» (Kimura, 1953) – поток генов осуществляется только между соседними популяциями.

Отбор. Особи с различными генотипами вносят различный вклад в воспроизводство популяции. Разница в плодовитости, жизнеспособности, половой активности ведёт к тому, что одни особи оставляют больше потомков, другие – меньше. Различия в ДНК совместно со средовой изменчивостью приводят к изменениям в фенотипе, что в свою очередь ведёт к различной приспособленности особей к условиям среды. Положительный и отрицательный отбор снижают генетический полиморфизм, а балансирующий отбор – повышает (Хедрик 2003). В случае митохондриальных генов гаплотип, несущий полезную мутацию, вытесняет другие гаплотипы и становится преобладающим в популяции. Это приводит к снижению уровня генетического полиморфизма.

Инбридинг. Инбридинг приводит к увеличению гомозиготных особей (уменьшению аллельного разнообразия). Снижение генетического разнообразия популяции в отсутствии отбора будет зависеть от эффективного размера популяции. Для оценки уровня инбридинга используют предложенные Райтом F-статистики (F_{IS}, F_{ST}, F_{IT}), которые позже Ней выразил через аллельные частоты и гетерозиготность (Nei, 1977).

2.3. Типы филогеографических паттернов у животных

Филогеография – это область исследования, посвящённая принципам и процессам, определяющим географическое распространение генеалогических линий, особенно внутри и между близкородственными видами (Avise, 2000).

Согласно Avise (2000), можно выделить 5 типов филогеографических паттернов (Рисунок 1).

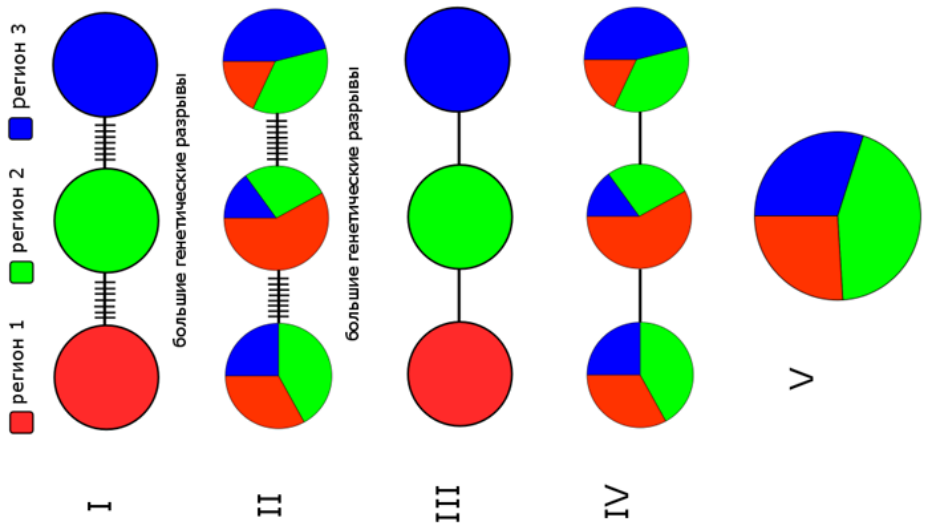


Рисунок 1. Типы филогеографических паттернов у животных по Avise (2000).

Тип I. Для вида характерно наличие пространственно ограниченных гаплогрупп, разделённых большими мутационными дистанциями. Основная причина значительных генетических разрывов – существование барьеров в течение долгого времени. Генетическая дифференциация протекает за счёт накопления мутаций после разделения популяций или за счёт сортировки линий из высокополиморфного предкового генофонда (Рис. 1).

Тип II. У вида наблюдаются выраженные генетические разрывы между гаплогруппами, которые не имеют географических закономерностей распределения. Например, у пингвинов Адели (*Pygoscelis adeliae*) две гаплогруппы мтДНК встречаются в пределах каждого из 3-х географически изолированных мест гнездования на острове Росса в Антарктиде (Poncet, Poncet, 1987). Места размножения пингвинов Адели были непригодны для обитания ещё около 5000-10000 лет назад. Следовательно, остров Росса был колонизирован из других мест гнездования.

Тип III. Большинство или все гаплотипы тесно связаны, но имеют определённую географическую локализацию. Современный поток генов достаточно низкий по сравнению с размером популяции.

Тип IV. Характерна для видов с высоким потоком генов и умеренными или малыми эффективными размерами популяций, плюс действие барьеров в течение долгого времени. Примером является американский угорь (*A. rostrata*), что связано с необычной биологией этого вида – наличия катадромных миграций. Панмиксия достигается при скоплении угрей на нересте в Саргассовом море.

Тип V. Вид включает широко распространённые гаплотипы и тесно связанные с ними локальные гаплотипы. Это указывает на низкий или умеренный поток генов между популяциями, которые тесно связаны исторически. Примером может служить каймановая черепаха, которая демонстрирует исключительно низкую вариабельность мтДНК в США.

Филогеографические паттерны рукокрылых часто соответствуют не одному из выделяемых Avise (2000) типов, а сразу нескольким типам, в том числе за счёт существования широких контактных зон между гаплогруппами. Филогеографические паттерны многих видов рукокрылых Палеарктики в большей степени соответствуют типу I. Подробнее примеры известных филогеографических паттернов рукокрылых описаны в разделах 2.6-2.10.

2.4. Влияние миграций и расселения на генетическую структуру популяций у рукокрылых

По дальности миграций можно разделить виды рукокрылых на 3 группы: (1) осёдлые, (2) совершающие региональные миграции и (3) дальние миграции. В умеренной зоне Палеарктики такие виды, как *Plecotus auritus* и *Myotis bechsteinii*, перемещаются в пределах одной и той же территории, их сезонные перемещения редко превышают 100 км. Случаи миграций протяжённостью до нескольких сотен километров зарегистрированы у *Myotis brandtii*, *M. daubentonii* и *M. myotis* (Hutterer et. al., 2005). Миграции более чем на тысячу километров среди рукокрылых редки; из европейских видов такие миграции совершают, например, *Nyctalus noctula* и *Pipistrellus nathusii* (и то не во всех частях ареала) (Fleming, Eby, 2003; Hutterer et. al., 2005). Прогнозируется, что мигрирующие виды, которые более мобильны и могут спариваться в местах гибернации или по пути к ним или

из них, демонстрируют более высокие уровни потока генов и, следовательно, более низкие уровни дифференциации популяций, чем немигрирующие виды. Напротив, ограниченные перемещения у осёдлых видов рукокрылых будут способствовать большей генетической дифференциации. Однако, различная миграционная активность полов, системы спаривания, локальные вымирания и колонизация порождают различия в структуре популяций за рамками этого упрощённого сценария (Moussy et. al., 2012).

Немигрирующие виды. Сильная филопатрия самок является причиной дифференциации и изоляции расстоянием в популяциях немигрирующих видов рукокрылых, как это показано на примере *Macroderma gigas* в Австралии и *Rhinolophus monoceros* на Тайване (Moussy et. al., 2012). У *Rhinolophus monoceros* поток генов осуществляется за счёт расселения самцов. Ожидается, что географические барьеры (открытые пространства воды, горы) будут влиять на расселение немигрирующих видов рукокрылых, ограничивая поток генов. Многие таксоны, включая *Miniopterus* spp. на Коморских островах, *Haplonycteris* spp. на Филиппинах, *Myotis punicus* в бассейне Средиземного моря демонстрируют высокую генетическую дифференциацию между островами (или группами островов), но не внутри каждого из островов (Weyeneth et. al., 2008; Roberts, 2006; Biollaz et. al., 2010). Это говорит о том, что для рукокрылых открытые пространства воды представляют собой эффективные барьеры. Однако, это относится не ко всем немигрирующих видам. Так, например, Ла-Манш, по-видимому, является существенным барьером для потока генов у *Eptesicus serotinus* и *Rhinolophus ferrumequinum* (Smith et. al., 2011; Rossiter et. al., 2007), но не у *M. daubentonii* (Atterby et. al., 2010). Т. е. помимо географических барьеров, ограничивать поток генов, также могут экологические и поведенческие барьеры. Например, экологические барьеры привели к дифференциации *Desmodus rotundus* на пять популяций, несмотря на высокую способность вида к расселению (Martins et. al., 2009).

Хотя низкий уровень расселения сеголетков может способствовать дифференциации популяций, некоторые системы спаривания способствуют

генетической гомогенизации. Осеннее роение с участием особей из нескольких пространственно удалённых летних убежищ может способствовать гомогенизации. Так, у *M. bechsteinii* и *P. auritus* – европейских видов с очень низкой миграционной активностью, – в местах роения отмечается более высокое генетическое разнообразие, чем в летних убежищах (Veith et. al., 2004; Furmankiewicz, 2007). В результате эти виды демонстрируют более низкие уровни дифференциации, чем ожидалось.

Мигрирующие виды. Некоторые из наиболее изученных мигрантов на большие расстояния, такие как *N. noctula*, *Tadarida brasiliensis*, *Pteropus* spp. демонстрируют низкую генетическую дифференциацию, несмотря на филопатрию по отношению к своим летним или/и зимним колониям (Moussy et. al., 2012). Другие мигрирующие виды могут демонстрировать значительную генетическую дифференциацию. Например, *M. myotis* демонстрирует относительно высокий уровень расселения среди самцов, но экстремальная филопатрия самок приводит к дифференциации популяций по мтДНК (Castella et al., 2001). Популяционная субструктура у обоих полов *Miniopterus natalensis* в Южной Африке тесно связана с 4 биомами и коррелирует с различиями в морфологии крыла и миграционном поведении (Miller-Butterworth et al., 2003). Так, морфология крыльев особей из северо-восточной популяции способствует более экономичному полёту на большие расстояния, поэтому они имеют тенденцию мигрировать на более длинные дистанции, чем особи из других популяций.

Для видов, населяющих умеренную зону северо-восточной Палеарктики, данные о миграциях практически отсутствуют. Но принято считать, что большинство видов этого региона ведут осёдлый образ жизни и не совершают дальних миграций. Исключение составляют *Vespertilio murinus* и *V. sinensis*.

2.5. Изоляция и видообразование у рукокрылых

Согласно экологической модели Pullium (1988), вид может состоять из многих временных локальных популяций, пополняющихся из стабильных

популяций. Можно представить и подобные эволюционные модели, в которых локальные популяции пополняются из стабильных центров происхождения. В таком случае, процесс коалесценции для вида регулируется демографическими процессами в популяциях-«источниках» и динамикой процесса «вымирание-реколонизация». Если число поколений до исчезновения локальных популяций меньше эффективного размера, то вымирание-реколонизация будут препятствовать их генетической дифференциации вследствие случайного дрейфа (Avise, 2000).

На дифференциацию субпопуляций (в дальнейшем – популяций) может оказывать влияние островная изоляция или «изоляция расстоянием», в результате которых формируется соответствующая популяционная структура. В случае островной модели популяции возможно два варианта: 1. вид состоит из субпопуляций, поток генов между которыми осуществляется с одинаковой интенсивностью; 2. материковая популяция, внутри которой достигается панмиксия, связана потоком генов с малыми изолированными островными популяциями (Wright, 1977). В случае «изоляции расстоянием» интенсивность потока генов будет зависеть от расстояния; популяция населяет территорию, которая превышает радиус активности особей в репродуктивный период. Существует также «лестничная модель», предложенная Кимурой (Kimura, 1953). В данной модели поток генов осуществляется только между соседними субпопуляциями и зависит от их удалённости друг от друга.

Но изолирующие факторы – барьеры, могут приводить и к исчезновению потока генов, что в свою очередь приводит к аллопатрическому видообразованию. Какие факторы были ведущими в видообразовании у рукокрылых, по крайней мере, в Палеарктике? Плейстоценовые оледенения северного полушария привели к радиации различных таксонов животных и растений. В ходе таких оледенений животные отступали в низкоширотные рефугиумы, где климат был менее экстремальным, с дальнейшей реколонизацией (Taberlet et. al., 1998; Hewitt, 1999; Provan, Bennett, 2008). Другой фактор – аридизация (иссушение климата), например, в Северной Африке, привела к

дивергенции *Pipistrellus pipistrellus* и *Pipistrellus pygmaeus* (генетические дистанции по мтДНК 10-13%) (Hulva et. al., 2004), которые затем колонизировали Европу, и сейчас области их обитания широко перекрываются.

2.6. Континентальные паттерны у рукокрылых Западной Палеарктики

Исследования филогеографии, хоть и с разным географическим охватом, были выполнены не менее чем для 30 видов 7 родов рукокрылых, распространённых в Западной Палеарктике. Большинство исследований использовали гены (*Cyt b*, *ND1*) и/или некодирующие регионы (контрольный регион) мтДНК. В меньшей степени были выполнены анализы по микросателлитам и интронам ядерной ДНК.

Рассмотрим исследования с широким охватом географии и репрезентативной выборкой для двух видов ушанов *Plecotus austriacus* и *P. macrobullaris*. *P. austriacus* населяет территорию Европы от Великобритании и Испании до Балканского полуострова и южной Украины. Гаплотипы *Cyt b* разделяются на юго-восточную и северо-западную клады. Большая часть гаплотипов обнаружена на Пиренейском полуострове (Иберия), а за его пределами почти все последовательности относились к одному широко распространённому гаплотипу. Пиренейский полуостров являлся рефугиумом *P. austriacus* в плейстоцене. Колонизация шла из Иберии в Западную Европу и Италию, а из Западной Европы на Балканский полуостров и в Англию (Razgour et al., 2013).

P. macrobullaris населяет среднегорные территории южной Европы, Кавказа и Малой Азии. Показано существование западной и восточной генетических линий на основе полных митохондриальных геномов. Западная линия населяет Пиренеи и Альпы, а восточная линия – горные массивы Греции, Турции, Кавказа, Сирии и Ирана. Западная линия отличается более низким разнообразием, чем восточная (Alberdi et al., 2015). Поток генов между линиями осуществляется через Динариды, расположенные между Альпами и Балканскими горами.

Çoraman с соавт. (2019) исследовали эволюционную историю *Myotis nattereri* species complex, основываясь на последовательностях гена *ND1* мтДНК и 4-х интронов ядерной ДНК. Байесовская реконструкция по *ND1* мтДНК выявила дерево, в котором выделяется 4 основные глубоко дивергированные группы линий (Рисунок 2). Первая клада **«*M. nattereri*»** имеет самый широкий ареал, протянувшийся от Ирландии до Украины. В западной части ареала популяции имеют невысокое генетическое разнообразие. Последний ледниковый период популяции этой клады переживали в трёх рефугиумах: на Западных Балканах, в Греции и Западной Анатолии. С Балканского полуострова происходило расселение и на запад, и на восток. Вторая клада **«Central»** является сестринской по отношению к «*M. nattereri*», разделяется в свою очередь на две линии: «*M. sp. A*» из Северной Италии, Словении и Пиренеев, и «*S. Italy*» из Южной Италии с зоной контакта в центральной части Апеннинских гор. Третья клада **«Western»** также включает две линии – «*M. escalerai*» с Пиренейского полуострова и «*M. sp. B*» из Северной Африки. И наконец четвёртая клада **«Eastern»** включает линии с Кавказа, Крыма и побережья восточного Средиземноморья.

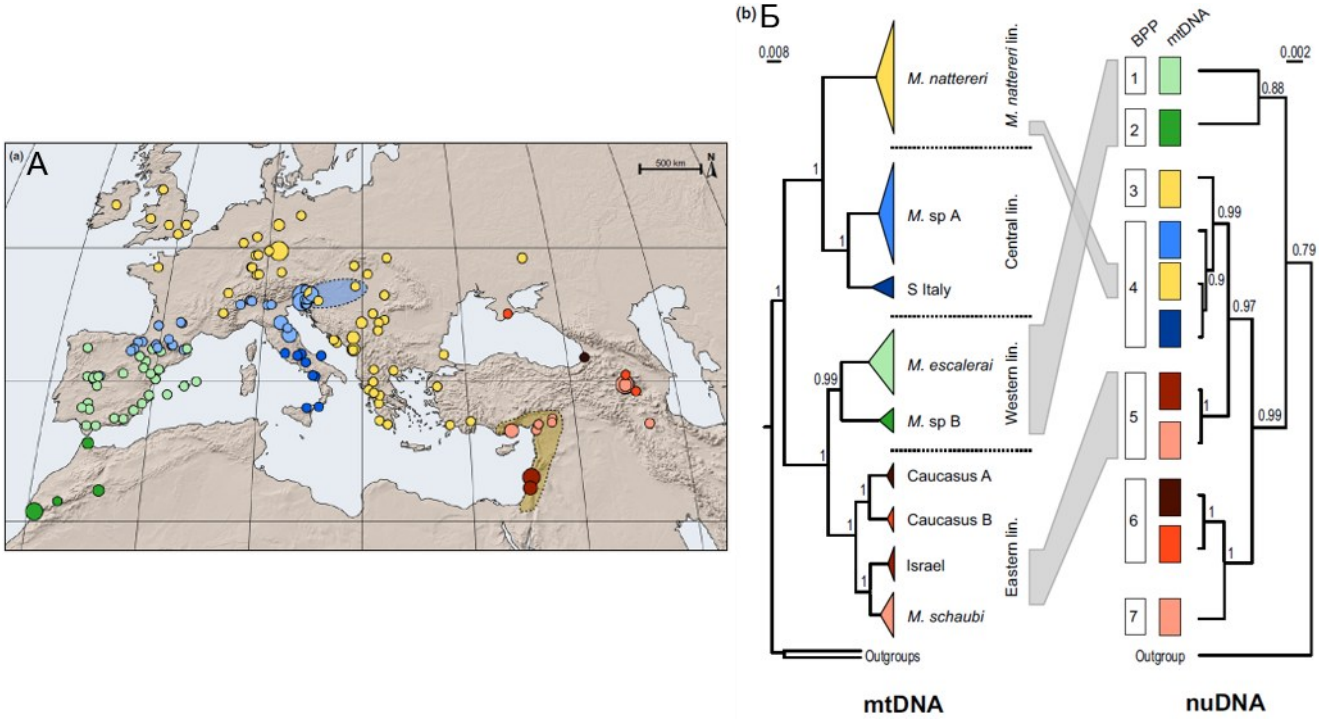


Рисунок 2. (А) Карта схема распределения образцов. (Б) Деревья, построенные на основании последовательностей гена *ND1* (слева) и ядерных интронов (справа); серые линии указывают на различия в данных по митохондриальной и ядерной ДНК (по Çoraman et al. 2019).

В дереве, построенном на основании ядерных интронов линии из Израиля и Юго-Восточной Анатолии объединились в одну кладу с «*M. nattereri*» и «Central» (Рис. 2). Анализ *BPP* (*Bayesian Phylogenetics and Phylogeography*) сгруппировал выявленные линии в 7 кластеров. Данные по митохондриальным генам не соответствуют таковым по ядерным генам, когда сортировка линий неполная или, когда происходит интрогрессия. Особи, вносящие диссонанс в два анализируемых набора данных, были отловлены в зонах контакта разных линий, что говорит в пользу интрогрессии.

По мтДНК на южном побережье Анатолии и в Израиле обнаружено две линии – *«Israel»* и *«M. schaubi»*, которые объединялись в одну кладу с линиями с Кавказа и Крыма. По ядерной ДНК линии *«Israel»* и *«M. schaubi»* группируются в одну кладу с линиями *«M. nattereri»* и «Central». Авторы предполагают, что эти популяции произошли от гибридов, которые образовались, когда *«M. nattereri»* расширяли свой ареал на восток и вступали в контакт с восточными линиями.

Впоследствие линии «*M.* sp. A» и «*M.* sp. B» получили описание как новые виды *Myotis crypticus* и *Myotis zenatius*, соответственно (Juste et al., 2018).

Myotis bechsteinii и *M. capaccinii* имеют схожие филогеографические паттерны. У каждого из этих двух видов обнаружено 2 основные линии по генам *ND1* и *Cyt b* мтДНК (Рисунок 3) – одна линия распространена в Европе, а другая в Анатолии и на Кавказе (Çoraman et al., 2013; Bogdanowicz et al., 2015).

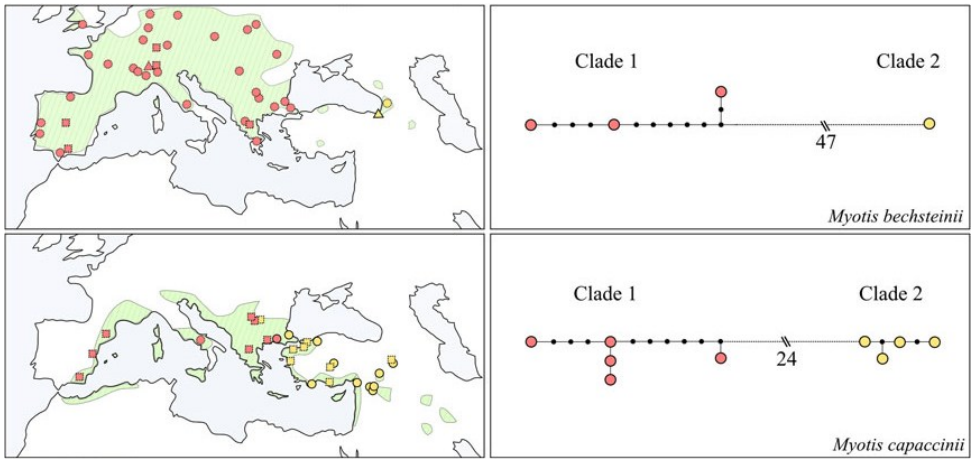


Рисунок 3. Распространение клад *M. bechsteinii* и *M. capaccinii*, а также медианные сети гаплотипов *ND1* (по Çoraman et al., 2013).

Дивергенция между кладами составляла 6-7% у *M. bechsteinii* и 4-5% у *M.*

capaccinii. Зона контакта западной и восточной клад обнаружена у *M. capaccinii* на Балканах. Авторы предполагают, что Европа была повторно колонизирована этими видами с Балкан после последнего ледникового максимума (LGM).

Филогенетический анализ по гену мтДНК *Miniopterus schreibersii* показал разделение образцов на клады S и P с зоной контакта на территории Анатолии (Bilgin et al., 2008). Клада S распространена преимущественно к западу от зоны контакта, включая Балканы, а клада P – к востоку от зоны контакта. Впоследствие клада P была выделена в самостоятельный вид *M. pallidus* (Šrámek et al., 2013). Таким образом, собственно *M. schreibersii* имеет паттерн, свидетельствующий о недавнем расселении из одного рефугиума (с двумя близкими центральными гаплотипами и наибольшим гаплотипическим разнообразием в Анатолии и на Балканах) (Bilgin et al., 2016).

2.7. Континентальные паттерны у транспалеарктических рукокрылых

Ареалы большинства палеарктических видов рукокрылых расположены либо преимущественно в Западной, либо в Восточной Палеарктике. Лишь несколько западнопалеарктических видов незначительно проникают в Восточную Палеарктику, и лишь три вида имеют транспалеарктический ареал: *Eptecisus nilssonii*, *Myotis davidii* и *Vespertilio murinus*.

Филогенетический анализ видов р. *Eptecisus* по гену *Cyt b* мтДНК показал разделение *E. nilssonii* на две клады, распространённые в Сибири и Европе, соответственно (Artyushin et al., 2009). Причём гаплотипы *E. nilssonii* из Европы группируются в одну кладу с гаплотипами *E. serotinus* из З. Европы, что связывают с гибридизацией двух видов и интрогрессией мтДНК.

В свою очередь, филогеографический паттерн *M. davidii* по генам мтДНК обнаруживает 2 генетические линии, западную и восточную (Kruskop et al., 2012; Çoraman et al., 2020). Западная линия распространена от южной Европы до Северного Тянь-Шаня, а ареал восточной линии простирается от Зайсанской котловины до СВ Китая и, возможно, Кореи. Исследование филогеографии восточной генетической линии *M. davidii* выявило наличие нескольких

обособленных гаплогрупп и наиболее высокое генетическое разнообразие в Западной Монголии (Горбань и др., 2022).

2.8. Континентальные паттерны у рукокрылых Восточной Палеарктики

Исследований филогеографии восточнопалеарктических видов рукокрылых гораздо меньше. Так, например, филогенетический анализ *Myotis pilosus* по контрольному региону мтДНК выявил 3 глубоко разделённые генетические линии в материковом Китае. Авторы связывают их происхождение с изоляцией в ледниковых рефугиумах региона равнин Янцзы в плейстоцене. Особи из популяций со схожими типами растительности, температурой, осадками и топографией объединялись в одну и ту же митохондриальную линию. В то же время, микросателлитный анализ не обнаружил подобной популяционной структуры, что связывают с высоким потоком генов, который обеспечивается расселением самцов (Lu et al., 2013).

You с соавт. (2010) исследовали филогеографию *Myotis alticraniatus* (которую авторы ошибочно рассматривали как *M. davidii*) в материковом Китае. Анализ по HVI мтДНК выявил разделение на 3 основные линии – линия SWP распространена на Юго-Западном плато, линия SH на Южных холмах, а линия MEP распространена на Великой Китайской равнине. Анализ, основанный на 8 микросателлитных маркерах, также выявил при K=3 разделение на 3 группы, соответствующие митохондриальным линиям. Тесты демонстрируют более высокий поток генов между популяциями внутри обозначенных выше регионов и слабый поток генов между регионами, паттерны миграции соответствовали ступенчатой модели колонизации. Экспансия линии MEP произошла в конце последнего межледниковья.

Исследование филогеографии *Rh. nippon* в материковом Китае показало существование трёх линий по гену *ND2* и контрольному региону мтДНК (Flanders et al., 2009; Liu et al., 2016). Ареал первой линии (NE Asia) охватывает северо-восток Китая, Корею и Японию, вторая линия (CE China) населяет восточные провинции Китая, а третья линия (SW China) распространена в Сычуани.

2.9. Островная изоляция у рукокрылых в Западной Палеарктике

В Западной Палеарктике в Средиземном море и в Северной Атлантике расположены такие острова и архипелаги, как Кипр, Крит, Сицилия, Сардиния, Корсика, Мадейра, Балеарские, Британские, Канарские, Азорские острова и др. Изоляция рукокрылых на этих островах на определённых этапах их эволюционных историй могла привести к видообразованию островных эндемиков или отделению островных линий видов.

Так, на о. Сардиния обитает эндемичный ушан *Plecotus sardus*, чей видовой статус установлен как по морфологическим, так и генетическим данным (Mucedda et al., 2002). По последовательностям гена *16S rRNA* мтДНК *P. sardus* наиболее близок к европейским *P. auritus* и *P. macrobullaris* со средними *p*-дистанциями 4,3-4,9%.

Plecotus teneriffae является эндемиком Канарских островов. По последовательностям генов *Cyt b* и *16S rRNA*, а также контрольного региона мтДНК *P. teneriffae* практически не отличим от *P. kolombatovici* и *P. gaisleri* из северной Африки (Juste et al., 2004; Spitzenberger et al., 2006).

Nyctalus azoreum населяет Азорские острова в Атлантическом океане. Показано, что по генам *Cyt b* и *ND1*, а также контрольному региону мтДНК *N. azoreum* практически не отличается от материкового *N. leisleri* (дивергенция 0.1-1.2%, 0-0.2%, 1.6-3.6%, соответственно) (Salgueiro et al., 2006). Это контрастирует с фенотипическими различиями этих двух видов, так *N. azoreum* отличается меньшим размером, более темной шерстью и более высокой частотой эхолокационного сигнала. Происхождение *N. azoreum* вероятно связано с колонизацией *N. leisleri* Азорских островов. Микросателлитный анализ не обнаруживает современный поток генов между *N. azoreum* и *N. leisleri*, что подтверждает демографическую изоляцию двух видов (Salgueiro et al., 2010).

Ночница *Myotis punicus* распространена в районе Атласских гор на северо-западе Африки, а также колонизировала о. Сардиния и Корсика в процессе своей эволюционной истории. По последовательностям контрольного региона мтДНК островные популяции *M. punicus* отличаются более низкими гаплотипическим и

нуклеотидным разнообразием, а по микросателлитам более низкими наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготностью по сравнению с материковыми популяциями (Biollaz et al., 2010). Авторы предполагают, что сначала Сардиния была колонизирована из Северной Африки, а потом Корсика была колонизирована из Сардинии по сухопутным мостам, появлявшимся по время снижения уровня воды в ледниковье. А изоляция популяций на этих двух островах произошла при последующем поднятии уровня воды в межледниковье. Средние генетические дистанции между популяциями из Сардинии и материка составляли от 4,1 до 6.8%, а между популяциями из Сардинии и Корсики 0,7%.

Pipistrellus hanaki обитает только в Ливии и на о. Крит. Hulva с соавт. (2010) показали разделение гаплотипов D-loop мтДНК на две гаплогруппы, соответствующие материковой и островной частям ареала этого вида. Похожий паттерн авторы также выявили и для *P. pygmaeus* – материковая гаплогруппа широко распространена в Европе и на Ближнем Востоке, а островная гаплогруппа только на Кипре (подвид *P. pygmaeus cyprius*). Микросателлитные данные для обоих видов, *P. hanaki* и *P. pygmaeus*, показали подобные паттерны.

Таким образом, целый ряд филогеографических исследований рукокрылых в Западной Палеарктике обнаруживают примеры островной изоляции рукокрылых практически на всех крупных островах и архипелагах, что привело к появлению островных эндемиков и отдельных островных линий внутри видов (получивших или не получивших статус подвидов).

2.10. Островная изоляция у рукокрылых в Восточной Палеарктике

В Японии (в составе островов Хоккайдо, Хонсю, Сикоку и Кюсю) обитает 24 вида рукокрылых (Sano et al., 2015). Из них 17 видов распространены и в материковой Азии, а 7 видов являются эндемиками Японского архипелага (*Rhinolophus cornutus*, *Eptesicus japonensis*, *Nyctalus furvus*, *Alionoctula endoi, Plecotus sacrimontis, Barbastella pacifica*, *Myotis pruinosus*). Но при этом 4 вида эндемика не населяют о. Хоккайдо. Установлено, что *P. sacrimontis* населяет Японский архипелаг и ближайший о. Кунашир, а соседние острова Сахалин,

Итуруп и Уруп населяет уже другой, сестринский вид *P. ognevi* (Artyushin et al., 2021).

У следующих видов, общих для материковой Азии и Японии, описаны японские морфологические подвиды: *M. longicaudatus kaguyae*, *M. macrodactylus macrodactylus*, *M. bombinus bombinus*, *M. hilgendorfi hilgendorfi*, *M. ussuriensis silvatica* (Imaizumi, 1956; Yoshiyuki, 1989; Тиунов, 1997; Kruskop, 2005). Подвид *M. ussuriensis katerinae* описан с о. Сахалин (Kruskop, 2005).

Внутри Японии виды *Eptesicus nilssonii*, *Myotis sibiricus*, *M. petax* и *Vespertilio murinus* обитают только на о. Хоккайдо, в то время как *Miniopterus fuliginosus* на Хоккайдо не обитает вовсе. *Cox*1-баркодирование показывает незначительную дифференциацию между сахалинскими и материковыми популяциями для *Myotis ikonnikovi* и *Murina ussuriensis* (Kruskop et al., 2012). Исследование филогеографии *Rh. nippon* по гену *Cyt b* и контрольному региону мтДНК показывает, что Японию населяет линия Северо-Восточной Азии. Эта линия представлена в Японии тремя кладами: clade I населяет северный и центральный Хонсю, clade II южный Хонсю, Сикоку и отчасти Кюсю, а clade III Кюсю, Корейский полуостров и прилегающие районы Китая (Рисунок 4) (Flanders et al., 2009; Liu et al., 2016; Ikeda, Motokawa, 2021).

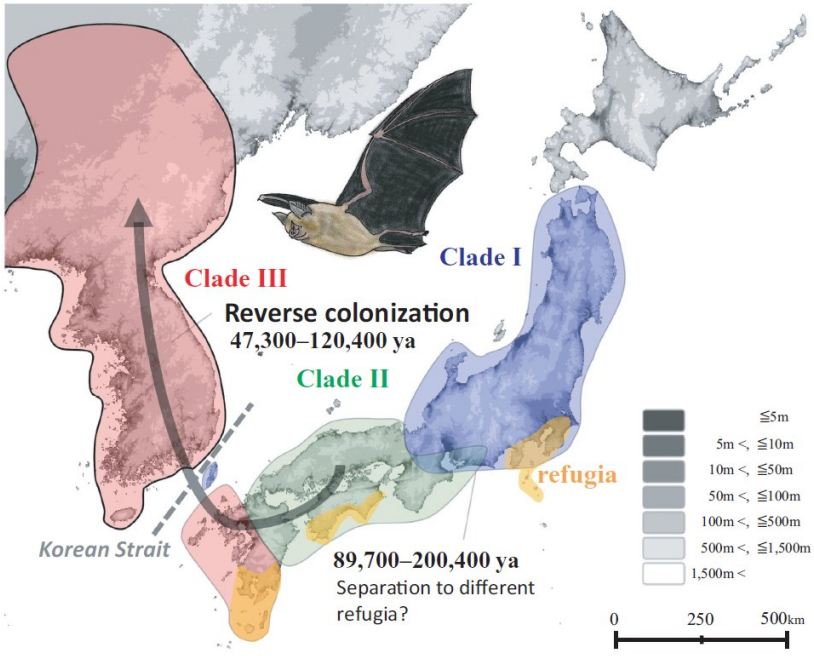


Рисунок 4. История миграции *Rh. nippon* в Северо-Восточной Азии по Ikeda, Motokawa, 2021.

При этом о. Цусима населяет clade I, а о. Чеджу - clade III. Авторы предлагают гипотезу трёх рефугиумов в Японии и реколонизации *Rh. nippon* Кореи и прилегающих районов Китая из южной Японии (Ikeda, Motokawa, 2021).

Исследование популяционной структуры *M. macrodactylus* по генам *Cyt b* и *ND1* мтДНК показало дивергенцию на две клады, первая клада включает популяции из Японии и о. Чеджу, а вторая – популяции из Кореи и Китая (Kim et al., 2016). Данные о генетической дифференциации между популяциями Японии/Сахалина и материковой Азии, или морфологической обособленности островных популяций отсутствуют для *Nyctalus aviator*, *Hypsugo alashanicus* и *Tadarida insignis*.

В свою очередь на островах Рюкю, протянувшихся от о. Кюсю до о. Тайвань, обитает ещё 9 видов рукокрылых, среди которых *Pteropus dasymallus*, *Pt. loochoensis*, *Rh. pumilus*, *Rh. perditus*, *Hipposideros turpis*, *M. yanbarensis*, *Mu. ryukyuana*, *Miniopterus fuscus* и *T. latouchei*. Из них 7 видов являются эндемиками островов Рюкю, а остальные также населяют Тайвань или материковую Азию (Sano et al., 2015). Статус *Pt. loochoensis* вызывает сомнения.

2.11. Объекты филогеографического исследования

Восточнопалеарктические виды ночниц, *Myotis longicaudatus*, *M. sibiricus* и *M. petax*, широко распространены в Сибири и на Дальнем Востоке (ареалы протянулись с запада на восток на 4000 км), участвуют в процессе роения у входов в пещеры и относительно хорошо представлены в российских зоологических депозитариях. Два вида, *M. sibiricus* и *M. petax*, характеризуются относительно высокими встречаемостью и обилием. По совокупности этих факторов данные виды ночниц были выбраны в качестве модельных объектов для реконструкции филогеографических паттернов, далее рассмотрим особенности таксономии, распространения и биологии каждого из этих видов.

Myotis longicaudatus Ognev, 1927 (длиннохвостая ночница) – таксономия, распространение и биология

M. longicaudatus относится к комплексу видов *Myotis frater* (clade III) согласно филогенетической реконструкции по митохондриальному гену *Cyt b* и ядерному гену *Rag 2* (Ruedi et al., 2013). Суммарно, на разных этапах истории изучения, *M. frater* s. l. G.M. Allen, 1923 включал пять подвидов. Подвид *M. f. bucharensis* Kuzyakin, 1950 был первым выделен в самостоятельный вид *M. bucharensis*, а экземпляры из Западной и Центральной Сибири выделены в подвид *M. l. eniseensis* (Рисунок 5) (как «*M. f. eniseensis*») на основании морфометрического анализа (Tsytsulina, Strelkov, 2001).



Рисунок 5. *Myotis longicaudatus*, Алтайский край, у входа в пещеру Логово гиены, июнь 2020 г. Фотография Казакова Д.В.

В свою очередь молекулярный анализ по гену *Cyt b* показал, что бореально-умеренный и тропический (Тайвань) таксоны *M. frater* s. l. являются разными видами, а действительное название для бореально-умеренного таксона — *M. longicaudatus* Ognev, 1927 (Ruedi et al., 2015). *Cox*1-баркодирование материковых *M. longicaudatus* (как «*M. frater*») показало разделение ночниц на две клады (Kruskop et al. 2012), соответствующие ранее описанным морфологическим подвидам *M. l. longicaudatus* и *M. l. eniseensis*. Таким образом, современный ареал комплекса видов *M. frater* имеет шесть известных кластеров распространения в

Азии: (i) *M. bucharensis* в Центральной Азии, (ii) *M. l. eniseensis* в Сибири, (iii) *M. l. longicaudatus* на Дальнем Востоке, (iv) *M. l. kaguyae* в Японии и на Сахалине, (v) *M. frater* в юго-восточном Китае и на Тайване (Wilson, Mittermeier, 2019), а также обнаруженный *M.* cf. *frater* в северной Индии (Chakravarty et al. 2020), совсем недавно описанный как *Myotis himalaicus* Ruedi, Chakravarty, Saikia & Csorba (Saikia et al., 2025).

До недавнего времени считалось, что ареал *M. longicaudatus* состоит из нескольких отдельных кластеров, наиболее протяженные разрывы между которыми расположены на Восточном Саяне и в Забайкалье (Tsytsulina, Strelkov, 2001; Крускоп, 2012). В Приморье и Хабаровском крае в весенне-летнее время обилие *M. longicaudatus* (как «*M. frater*») составляло 0.1-4%, а встречаемость 3.8-5.9% (Тиунов, 1997). На зимовках в пещерах Дальнего Востока России встречается редко. В местах роения в Прибайкалье обилие составляло 1.0% в конце июля (Шумкина и др., 2014). На юго-востоке Западной Сибири обилие в летний период составляло 2.3-3.2% (Васеньков, 2009) и 2-3% (Жигалин, 2018). Питание, поведение и биология размножения не изучены.

Myotis sibiricus Kaschenko, 1905 (сибирская ночница) – таксономия, распространение и биология

Морфологическая неоднородность *M. brandtii* s. l. на Дальнем Востоке была показана ранее Огнёвым (1927), Стрелковым П.П. и Тиуновым М.П. Так, на основе морфометрических данных был выделен подвид *M. mystacinus gracilis* (позже рассматриваемый как *M. brandtii gracilis*) (Огнёв, 1927), который, как считалось, распространён в Приморье, на юге Хабаровского края, Сахалине (Стрелков, 1983; Тиунов 1989, 1997) и Хоккайдо (Yoshiyuki, 1989). *M. brandtii* s. l. из остальных частей ареала относили к номинативному подвиду *M. b. brandtii*. Позже филогенетический анализ последовательностей *Cyt b* мтДНК привёл к выделению *M. b. gracilis* в самостоятельный вид *M. gracilis* (Kawai et al., 2003). В свою очередь, *Cox*1-баркодирование показало разделение *M. brandtii* s. l. на два вида и ночницы, распространённые к востоку от Оби, были отнесены к *M.*

sibiricus Kastschenko, 1905 (Kruskop et. al., 2012). Однако в последнем исследовании экземпляры из Японии и Приморья отсутствовали, поэтому статус *M. gracilis* остался неясным.

Вид распространен от Западной Сибири до Камчатки, Сахалина, Приморья и Кореи; на юг – до северной Монголии и север.-вост. Китая.

Сибирская ночница (Рисунок 6) широко распространена в таёжной зоне. Охотится обычно на полянах, просеках и над водой.



Рисунок 6. *Myotis sibiricus*, Респ. Бурятия, у входа в пещеру Долганская Яма, август 2016 г. Фотография Казакова Д.В.

Обилие в летний период в Прибайкалье невысокое – около 7% (Ботвинкин, 2002). На юге Приморья в весенне-летний период обилие *M. sibiricus* также низкое, а в Хабаровском крае и Амурской области – повышается до 58% и 47%, соответственно (Тиунов, 1997). На юго-востоке Западной Сибири обилие в летний период составляет около 19% (Васеньков, 2009). Сведения о летних убежищах скудны, на Дальнем Востоке встречается в дуплах деревьев, постройках человека. Выводковые колонии в естественных местообитаниях не найдены.

Вид осёдлый, зимует в пещерах. Например, в горах Южной Сибири эта самая многочисленная летучая мышь из обнаруженных на зимовке. В

Прибайкалье наиболее многочисленные зимовки зарегистрированы в пещерах Долганская Яма, Аргараканская и Мечта (Ботвинкин, 2002). На юге Приморья обилие *M. sibiricus* в период гибернации очень низкое, но в пещерах севера Приморья, Хабаровского края и Сахалина обилие значительно повышается (до 20-25%) (Тиунов, 1997). На юго-востоке Западной Сибири обилие на зимовках в среднем составляет около 3%.

Myotis petax Hollister, 1912 (восточная ночница) – таксономия, распространение и биология

Распространена в околоводных биотопах от Западной Сибири (ХМАО) до Магаданской области, Сахалина, Курильских островов и Японии (Тиунов, 1997; Ботвинкин, 2002; Берников, 2011; Жигалин, Хританков, 2014; Sano, 2015; Жигалин, 2018), на юг – до вост. Казахстана, северной Монголии, сев.-вост. Китая и Кореи (Smith et al., 2008; Scheffler et al., 2016; Jo et al., 2018). В прошлом этот вид рассматривали в составе *M. daubentonii* Kuhl, 1819, с которой *M. petax* демонстрирует большое морфологическое сходство. Однако, на основании анализа коротких диспергированных повторов ДНК (SINEs), краниометрии и морфологии бакулюма был обоснован видовой статус *M. petax* (Matveev et al., 2005). Последующие исследования филогенетических отношений видов р. *Myotis* как по двум отдельным генам (Ruedi et al., 2013), так и по геномным данным (Morales et al., 2019) показывают, что *M. daubentonii* и *M. petax* относятся к разным кладам, и морфологическое сходство между ними является конвергентным. Так, в работе Ruedi с соавт. (2013) *M. daubentonii* находится в *clade III*, а *M. petax* в *clade X*, но при этом оба вида относятся к экоморфе «trawiers» (Leucone). Согласно Ruedi с соавт. (2013) наряду с *M. petax* к *кладе X* также относятся *M. macrodactylus*, *M. fimbriatus*, *M. pilosus* и *M. taiwanensis*. Номинативный подвид *M. p. petax* описан с Алтая (Hollister, 1912), *M. p. loukashkini* из провинции Хэйлунцзян в Китае (Shamel, 1942), *M. p. ussuriensis* из Приморья (Ognev, 1927) и *M. p. chasanensis* с юга Приморья (Тиунов, 1997). Количество выделяемых подвидов и границы их распространения отличались в

разных исследованиях, посвящённых краниометрической изменчивости *M. petax* (Тиунов, 1997; Kruskop, 2004; Горобейко и др., 2021).

Один из самых многочисленных видов рукокрылых в Сибири и на Дальнем Востоке. Так, в Прибайкалье в летний период встречаемость составляла около 39%, а относительно обилие – около 33% (Ботвинкин, 2002) А среди особей, отловленных только в кормовых стациях с помощью паутинных сетей, *M. petax* (Рисунок 7) составляла более 67%.



Рисунок 7. *Myotis petax*, Забайкальский край, июль 2021 г. Фотография Казакова Д.В.

На юго-востоке Западной Сибири в летний период обилие составляло в среднем около 50% (Васеньков, 2009). На Дальнем Востоке *M. petax* также занимает первое место по обилию в летний период (~40% в Приморье) (Тиунов, 1997). Образует выводковые колонии, насчитывающие в Прибайкалье от нескольких десятков до нескольких сотен особей, на юге Дальнего Востока – до 1000 особей. Выводковые колонии располагаются в дуплах деревьев, в щелях между бетонными плитами мостов, на чердаках зданий. В Прибайкалье кормятся над Байкалом за 100 и более метров от берега, группы кормящихся ночниц отмечались на многих крупных озёрах и реках региона. В таёжной зоне охотятся вблизи мелких рек и ручьёв, над старицами и протоками. Крупных колоний в

период гибернации в Прибайкалье и на Дальнем Востоке не обнаружено, что не соответствует массовости вида в летний период (Ботвинкин, 2002; Тиунов, 1997). Крупные колонии *M. petax* в период гибернации зарегистрированы в пещерах юго-востока Западной Сибири, например, в пещере Барсуковкская (Новосибирская обл.) зимует более 1000 особей (Васеньков, 2009).

3. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РЕГИОНА

3.1. Биомы, экорегионы и ландшафты в местах исследования

Регион исследования расположен в Палеарктике и охватывает 16 субъектов Российской Федерации (Ханты-Мансийский автономный округ, Новосибирская обл., Алтайский край, Респ. Алтай, Кемеровская обл., Красноярский край, Иркутская обл., Респ. Бурятия, Забайкальский край, Респ. Саха (Якутия), Амурская обл., Хабаровский край, Магаданская обл., Приморский край, Сахалинская обл., Камчатский край), 3 аймака Монголии (Сэлэнгэ, Уверхангай, Дорнод), 2 провинции Китая (Хэйлунцзян, Цзилинь), 2 провинции Республики Корея (Канвондо, Чхунчхон-Пукто), 6 наземных биомов и 17 экорегионов.

Далее приводятся наземные биомы (A-F), относящиеся к ним экорегионы (1-17, названия даны по Olson et al., 2001) и преобладающие ландшафты (формы рельефа) в местах отлова рукокрылых.

A. Биом Умеренные луга, саванны и кустарниковые заросли

1. Экорегион Казахская лесостепь: предгорья северо-западных отрогов Алтайских гор.

2. Экорегион Южно-Сибирская лесостепь: долина р. Ангара.

3. Экорегион Селенгинско-Орхонская лесостепь: долины рек Селенга и Джида, озёра Гусиное, Верхнее Белое, Нижнее Белое.

4. Экорегион Даурская лесостепь: долина р. Кудара;

5. Экорегион Монголо-Маньчжурская степь: предгорья западного макросклона хребта Большой Хинган, р. Халхин-Гол.

B. Биом Горные луга и кустарниковые заросли

6. Экорегион Саянские альпийские луга и тундра: предгорья хребта Тункинские гольцы.

C. Биом Умеренные широколиственные и смешанные леса

7. Экорегион Западно-Сибирские полубореальные леса: бассейн притоков Верхней Оби, междуречье р. Чумыш и Иня, пещера Барсуковская.

8. Экорегион Уссурийские широколиственные и смешанные леса: отроги Сихоте-Алиня, пещеры Приморский Великан и Приисковая.

9. Экорегион Маньчжурские смешанные леса: предгорья Чёрных гор и побережье Японского моря.

10. Экорегион Лиственные леса Хоккайдо: острова Сахалин и Кунашир, побережье Охотского моря.

D. Биом Умеренные хвойные леса

11. Экорегион Саянские горные хвойные леса: хребет Хамар-Дабан, нагорье Кузнецкий Алатау.

12. Экорегион Алтайские горные лес и лесостепь: предгорья северо-западных отрогов Алтайских гор.

E. Биом Бореальные леса / Тайга

13. Экорегион Западносибирская тайга: долина р. Вах.

14. Экорегион Забайкальские хвойные леса: долина р. Чикой.

15. Экорегион Восточно-Сибирская тайга: побережье оз. Байкал (пещера Мечта), Витимское плоскогорье (пещера Долганская Яма), долина р. Шилка (пещера Лургиканская).

16. Экорегион Охотско-Маньчжурская тайга: долина нижнего течения р. Амур.

F. Биом Заливные луга и саванны

17. Экорегион Амурская луговая степь: обширные водно-болотные угодья в пойме среднего течения р. Амур.

3.2. Характеристика пещер, являющихся местами роения рукокрылых

Большинство пещер, в которых проводилось исследование роения рукокрылых, относится к Байкало-Становой спелеостране. Остальные пещеры относятся к Среднесибирской и Алтае-Саянской спелеостранам (Шелепин, 2019). Исследованные пещеры крайне разнообразны по размеру, так их протяжённость ходов варьирует от 20 м (Донинские галереи) до 8226 м (Охотничья). Только часть исследованных пещер отличается постоянным микроклиматом с плюсовой температурой, что делает их пригодными для зимовки рукокрылых, остальные же – характеризуются отрицательными температурами в зимний или в зимний и

летний периоды.

Пещеры Красноярского края

Пещера Жемчужная (Пищевод, Бирюсинская-1, Манская). Длина ходов 300 м, глубина около 70 м. Вход расположен на высоком берегу над р. Бирюса в 1,5 км от устья и имеет форму наклонной арки размерами 5х3 м. Привходовая площадка отсутствует. Пещера имеет гидрологическую связь с водохранилищем и нижняя часть пещеры заполняется в соответствии с уровнем водохранилища. Нижние 40 м затоплены. Ранее однозначно являлась местом зимовки рукокрылых (Оводов, 1974), является ли местом зимовки в настоящее время неизвестно.

Пещера Рождественская. Пещера открыта относительно недавно (в 2018 г.), поэтому данные о ней в литературе отсутствуют. Известно лишь, что длина ходов составляет 2939 м, а амплитуда 148 м.

Пещеры Иркутской области

Пещера Аргалей-3. Аргалейские пещеры расположены в Аларском районе. Под названием «Оргалейская» ее описал специалист по карсту Г.П. Вологодский (1975). Входы в подземелье, а также несколько непроходимых воронок расположены вдоль трещины на вершине холма. Протяженность трещины, по наблюдениям с поверхности, около 150-200 м. По мнению Вологодского, трещина образовалась в результате оседания пород после обрушения обширной карстовой полости, и данные бурения в этом районе подтверждают наличие карстовых полостей на глубинах 50-100 м. Известны три вертикальных входных колодца, обозначенных как Аргалей № 1, № 2 и № 3 и расположенных примерно в 50-70 м друг от друга. Вход Аргалей № 1 глубиной 5 м позволяет попасть в грот длиной 14 м, шириной 10.5 м и высотой 3 м, который соединяется узким лазом с другим глубже расположенным гротом 7×5×4 м. Вход Аргалей № 2 представляет собой узкий вытянутый колодец глубиной 7 м без доступного для человека продолжения. Вход Аргалей № 3 начинается узким вертикальным колодцем щелевидной формы глубиной 9-10 м. Внизу тянется небольшой грот высотой до 2

м и шириной от 2.5 до 7 м. Своды и стены подземных полостей образованы крупными глыбами известняка. Проникнуть из одного входного грота в другой под землей человеку невозможно. Натечных элементов, характерных для карстовых пещер Прибайкалья, нет. Пол покрыт обвалившимися с потолка глыбами, пространства между ними кое-где заполнены рыхлыми отложениями При осмотре пещеры в ноябре и марте рукокрылые не обнаружены, но зарегистрированы в ней в мае (Шумкина и др., 2014). Собственные исследования проводились у входа Аргалей № 3.

Пещера Мечта. Находится в Ольхонском р-не на территории Прибайкальского национального парка. Вход расположен вблизи бровки крутого берегового склона оз. Байкал, на высоте около 250 м над озером. Представляет систему ходов и гротов на глубине до 40 м, общая протяжённость ходов более 600 м (Вологодский, 1975). На дне пещеры отмечаются отложения красной глины. Является местом зимовки рукокрылых.

Пещера Охотничья им. Н.Б. Сеньковской. Пещера расположена в Иркутском р-не на Приморском хребте, на территории Прибайкальского национального парка, в 6,7 км от берега оз. Байкал. Длина 8226 м, амплитуда 99 м (данные А.Ю. Трегубова), абсолютная отметка входа 907 м. Вход в пещеру находится на правом борту правого притока р. Еловка, на северо-восточном склоне. Вход ведёт в обширный грот высотой 5-10 м и шириной 15-20 м, пол которого крутонаклонной глыбовой осыпью спускается вглубь пещеры. Пещера представляет собой крупную систему высоких галерей, ходов и залов, заложенных по серии субпараллельных разломов северо-северо-восточного простирания. Галереи имеют форму высоких и узких щелей, а также широких, вытянутых в вертикальной плоскости полостей. Высота галерей достигает 25 м, средняя высота 8–10 м, ширина от 1 м до 15 м, средняя ширина около 3 м. Пещера заложена в известняках и доломитистых известняках со строматолитовыми биогермами, в доломитах. Повсеместно распространены гравитационные крупноглыбовые отложения. Отдельные пещерные ходы заполнены пластичными липкими яркими оранжево-коричневыми глинами. Температура постоянна в

глубине пещеры: +1,4°С в Правой системе, +1,2°С в Левой системе. В Центральной системе, куда проникает холодный воздух с поверхности, температура варьирует от +0,3°С летом до -1,3°С зимой (Осинцев, 2009; Vaks et al. 2013; Шелепин, 2019).

Пещеры Республики Бурятия

Пещера Долганская Яма. Пещера расположена в Баунтовском районе в северо-западной части Витимского плоскогорья, в северо-восточном обрамлении Мало-Амалатской впадины. Представляет собой объемный лабиринт вертикальных, наклонных и реже горизонтальных ходов протяженностью 5215 м и глубиной 130 м. Вход расположен на южном склоне горы, разделяющей ручьи Долган и Долган 2-й на высоте 130 м от уровня руч. Долган 2-й. Представляет собой провал на склоне южной экспозиции. Форма входа в плане — овал диаметром 15 м по короткой оси и 20 м по длинной оси. Глубина провала варьирует от 20 до 30 м. Заложена в известняках верхнего рифея - нижнего кембрия по двум основным направлениям (северо-восток и северо-запад), связанным с тектоническими нарушениями. До глубины 90 м широко развиты сталактиты, сталагмиты, кораллиты, натечные коры, геликтиты и кристаллы кальцита. Имеется два постоянных и один временный водоемы. Несмотря на то, что пещера находится в криолитозоне и в районе с отрицательной среднегодовой температурой −5,6°С, температура воздуха внутри положительная. В различных местах она составляет от +0,4°С до +3,0°С. По некоторым данным, в верхней части пещеры температура достигает +5°С. В течение года в одних и тех же ходах она колеблется в пределах нескольких градусов. Относительная влажность воздуха изменяется от 76 до 100%. Черепа и кости рукокрылых в большом количестве наблюдаются по всей пещере (Шелепин, 2019). Является местом зимовки рукокрылых (Ботвинкин 2002).

Пещеры Забайкальского края

Пещера Лургинканская (Урдюканский провал, Лургинканский провал).

Памятник природы регионального значения. Суммарная протяжённость ходов составляет не менее 192 м, глубина 33 м. Началом пещеры служит глубокая отвесная расщелина в грунте, переходящая в узкий, местами обледеневший лаз длиной около 10 м. Первая треть пещеры самая низкая, имеет среднегодовые температуры немного ниже 0°С и отличается наледями, обильной изморозью, ледяными сталактитами и сталагмитами. В конце пещеры в февр. 1991 г. отмечены положительные температуры. Пещера в плане имеет изогнутую форму. Она начинается на юго-вост. склоне горы, потом направляется на запад, с половины своей протяженности имеет южное направление. Находится в начальной обвально-цементационной стадии развития (Информационно-поисковая система «Пещеры»). По устному сообщению спелеолога Морозова О.Н. в пещере зарегистрированы зимующие рукокрылые.

Пещера Со́ктуй-Милозанская (Соктуйская, Семеновская). Находится в отрогах Аргунского хребта (Чинданский хребет). Представляет наклонный главный ход, заложенный по разлому, с небольшими ходами-ответвлениями. Имеется 5 гротов. Вход в полость расположен на западном склоне небольшой сопки с высотной отметкой около 1000 м н.у.м. и представляет воронкообразное углубление, заканчивающееся круто наклонным вниз ходом, выводящим в грот № 1 (ширина до 12 м, длина 12 м, высота до 6 м), в котором также спускаемся вниз по леднику. Из нижней части грота № 1 пещера продолжается узким ходом длиной 8 м, имеющим наклон вниз. Дно хода закрыто льдом. Этот ход выводит в начало грота № 2, дно которого завалено глыбами, с имеющимися между глыбовыми завалами ходами общей длиной 50 м. Из грота № 2 неширокий субгоризонтальный ход выводит в грот № 3 (длина 26 м, ширина до 10 м). В его юго-восточной части среди глыб имеется узкий, идущий вниз, каминнообразный ход, постепенно расширяющийся и выводящий в грот № 4 (высота до 6 м, ширина до 8 м). Небольшой подъём и спуск ведут в грот № 5 (высота до 4 м), который заканчивается глиняной пробкой. Верхняя часть пещеры от входа до начала грота № 2 в зимнее время промерзает. В начале грота № 2 в январе наблюдалась нулевая изотерма. Между гротами № 3 и 4 температура составляла +2,6°С

(Морозов, 2012). Является местом зимовки рукокрылых (Баженов, 2023).

Пещера Хээтэй Мокрая. Расположена в Могойтуйском районе на хр. Кэтуй-Нуру. Пещеры Хээтэй Сухая и Хээтэй Мокрая представляли собой некогда единую спелеосистему, ныне разобщённую завалом. Входами в пещеры Хээтэй служат воронки «Западная» и «Восточная», находящиеся друг от друга на расстоянии 40 м. Абсолютная высота наивысшей точки края Западной воронки входа 829,7 м. Окрестности пещеры заняты преимущественно горно-степными сообществами растений по выположенным склонам сопок. Пещера двухъярусная, длина 250 м, первый ярус представляет собой воронку. Воронка пещеры Хээтэй Мокрой в плане овальная (диаметром более 60 м, глубиной 30-35 м), слегка вытянута в сев.-вост. направлении. Западный и юго-западный склоны её почти вертикальны, а северный и северо-восточный – наклонены под углом 35–40°. Из воронки спуск ведёт в грот Медео (Большой или Ледяной), из которого идет несколько ответвлений в небольшие гроты. Характерно обилие ледяных образований, вызванных замерзанием инфильтрационной воды и интенсивной сублимацией влаги в виде пещерной изморози. Значительные объемы льда в пещере позволяют отнести ее к типу ледяных пещер. Дно Большого грота повсеместно покрыто льдом, его ширина по дну достигает 52-57 м, длина 70 м, высота свода грота над его центром 26 м, достигая в отдельных частях 38 м. В зале Медео температура воздуха колеблется в течение года от –7,1 до –0,8°С. В удалённых ходах пещер в течение длительного периода сохраняется положительная температура воздуха, изменяясь незначительно: в 1990 г. она составляла в январе +1,0°С, в апреле +1,0°С, в мае +1,6°С при температуре в обледеневшем гроте -1,0°, +0,7° и +0,2°С соответственно (Шелепин, 2019).

Пещера Монасатуйская (Дырбулкейская, Дырбылкейская). Находится на восточном склоне Кличкинского хребта, доминирующие ландшафты – степные, горно-степные и котловинно-степные геосистемы. Вход-ниша расположен на склоне скалистой сопки и представлял в прошлом вскрытое денудацией звено подземного канала. В правом углу входа-ниши простирается в западном направлении узкий карстовый канал длиной 3,5 м, уходящий вглубь под углом

50˚. Канал ведёт в грот длиной 9,5, шириной 7,5 и высотой 6,5 м. Далее, по ходу движения, с левой стороны ответвляется главный магистральный ход, имеющий понижение 45˚. По мере углубления его высота постепенно уменьшается от 6 до 3-2,5 м. Заканчивается ход небольшим гротом, в конце которого имеется тесное непроходимое отверстие в нижележащие этажи пещеры (Беляк, 1979). Рукокрылые пытаются использовать пещеру как место зимовки, что приводит к их гибели. Так, в апреле 2022 г. было отмечено более 100 трупов разной степени сохранности (Баженов, 2023).

Пещера Донинские галереи. По данным Мещерского А. ранее длина ходов составляла 52 м, глубина до 17 м. На настоящий момент длина составляет около 20 м, при глубине не более 5 м. Со времени первого описания полости, размеры ее значительно сократились за счет заполнения льдом, скорее всего атмогенного происхождения (Информационно-поисковая система «Пещеры»). В пещере не поддерживается постоянный микроклимат с положительной температурой воздуха, поэтому зимовка рукокрылых в ней невозможна. Систематически в пещере гибнут рукокрылые, выбирающие её в качестве убежища, о чём свидетельствует большое количество трупов разной степени сохранности (собст. данные).

Пещера Белая. Находится в Приаргунском районе, орогидрографически расположена на левобережье р. Урулюнгуй. Вход в пещеру расположен на высоте около 850 м н.у.м. Длина – 448 м. Глубина (амплитуда) – 40.3 м. Полость выработана восходящими водными потоками, скорее всего горячими. Представляет собой анфиладу часто четкообразных разных по размерам гротов на различных уровнях. Зимой в пещере положительная температура. Пещеру открыли в 2000 г. горнорабочие, отрабатывавшие в то время месторождение флюорита (Информационно-поисковая система «Пещеры»).

Штольни Хабаровского края

Таландинские штольни. Штольни были пробиты в 1937 г. с целью геологической разведки состояния скального грунта при проектировании

Горинской ГЭС. Четыре штольни расположены на восточном склоне хребта Хоран-Дуан, в 5 км на юго-восток от вершины Пимигли (448 м н.у.м.), на территории государственного природного заповедника «Комсомольский». Находятся на разной высоте над уровнем моря (36-53 м). Длина (глубина) в скале: две штольни по 100 м (№ 1, 2) и две по 25 м (№ 3, 4). Они представляют собой горизонтально расположенные коридоры высотой 1,5-2 м и шириной до 1,5 м с плавными поворотами. В длинных штольнях имеются небольшие штреки, перпендикулярно отходящие от основной галереи на несколько метров (Бобровский, 2022). Собственные исследования проводились у штольни № 2.

4. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

4.1. Сбор материала

Всего отловлено 5 562 особи 21 вида рукокрылых (*Myotis petax*, *M. sibiricus*, *M. longicaudatus*, *M. ikonnikovi*, *M. macrodactylus*, *M. bombinus*, *M. blythii*, *M. dasycneme*, *M. davidii*, *M. bucharensis*, *Plecotus ognevi*, *P. sacrimontis*, *Barbastella pacifica*, *Murina hilgendorfi*, *M. ussuriensis*, *Eptesicus nilssonii*, *E. pachyomus*, *Hypsugo alashanicus*, *Vespertilio murinus*, *V. sinensis*, *Miniopterus fuliginosus*) в 101 локалитете, расположенных в 10 субъектах РФ и Таджикистана (Согдийская область) в период с 2015 по 2025 гг. Из них около 4000 особей 13 видов, для которых исследовано роение, и 269 особей, для которых исследована филогеография. Места сбора материалов показаны на Рисунке 8 и приведены в Приложении 1.

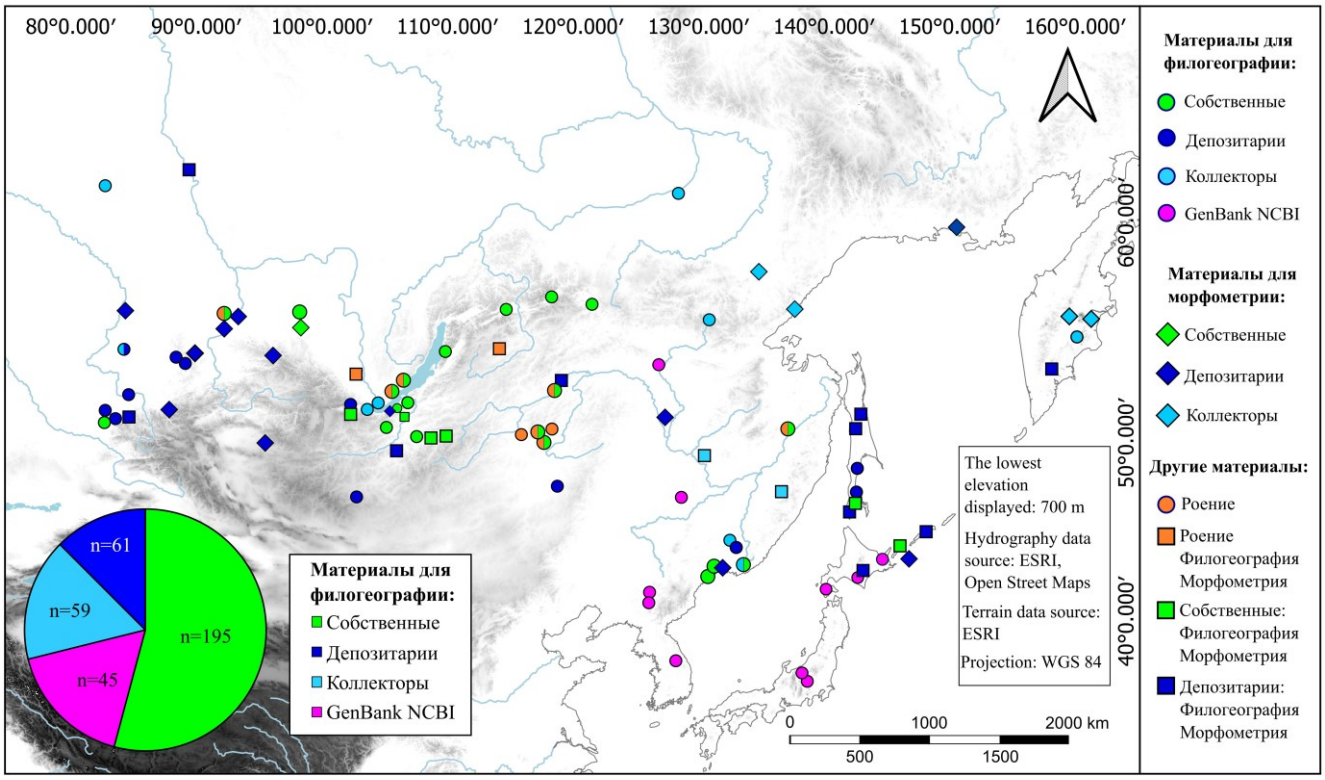


Рисунок 8. Карта, показывающая места сбора материалов, использованных в данной работе, в Сибири и на Дальнем Востоке. Диаграмма показывает распределение собранных образцов по их источникам.

Самостоятельно собрано более 195 образцов тканей рукокрылых в полевых условиях и 120 образцов тканей от ваучеров в депозитариях и от отдельных коллекторов, генотипировано 269 особей рукокрылых, окольцовано 1467 особей,

269 нуклеотидных последовательностей гена цитохрома b и контрольного региона мтДНК депонировано в базу данных NCBI GenBank.

Методы отлова и сбора материала в местах роения

Рукокрылых отлавливали с помощью паутинных сетей (6, 7, 9, 10, 12 м. × 2,5 м., ячея 14 мм., *Ecotone*, Польша), установленных в кормовых стациях (чаще всего над реками) или местах роения (у входов в пещеры и штольни) с апреля по сентябрь с 2015 по 2025 гг. Сети устанавливали при дневном свете, до начала активности рукокрылых, далее в местах роения отлавливали животных с 19:00-20:00 ч. до 22:00-00:00 ч., а в кормовых стациях время экспонирования сетей колебалось от 3 ч. до 5 ч. В меньшей степени рукокрылых отлавливали внутри пещер в период гибернации с помощью сачка и махового удилища в апреле, октябре и январе с 2013 по 2021 гг. Также рукокрылых находили в летних убежищах в хозяйственных и заброшенных постройках, под автомобильными мостами и в пещерах, где их снимали с помощью сачка и махового удилища или извлекали из микроубежищ с помощью пинцета.

Всех отловленных животных помещали в мешочки из тонких дышащих тканей, которые подвешивали в затемнённом прохладном месте (для приближения к условиям днёвки) на время короткой передержки. Для предотвращения обезвоживания во время передержки животных поили с помощью шприца объёмом 1 мл после взвешивания. У отловленных животных определяли вид, ориентируясь на диагностические признаки, приведённые в Тиунов (1997), Ботвинкин (2002); пол; возраст по степени окостенения эпифизарных суставов костей пальцев крыла (Racey, 1974; Anthony, 1988) и репродуктивный статус самок (по размеру сосков, по возможности); выборочно измеряли длину предплечья с помощью электронного штангенциркуля (в мм., ΔСИ 0.1 мм.) и массу тела с помощью электронных весов (в г., ΔСИ 0.01 г.) у обоих полов; отбирали образцы крыловой перепонки, фиксировали их в 96%-ном этаноле и хранили при -20˚С до экстракции ДНК. Затем животных кольцевали алюминиевыми кольцами диаметром 2.4, 2.9, 3.5 и 4.2 мм. (*Aranea*, Польша) или

метили нетоксичной краской и вечером отпускали на месте отлова.

Некоторые экземпляры рукокрылых были сохранены как ваучеры в 96%-ном этаноле и хранятся при +4˚С или при -20˚С. Частично ваучеры рукокрылых депонированы в Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН (г. Владивосток).

Образцы мышц и печени отбирались от ваучеров рукокрылых, депонированных в Научно-исследовательский Зоологический музей Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (г. Москва), «Сибирский зоологический музей, Новосибирск» Института систематики и экологии животных СО РАН (кур. Тараненко Д.Е.), Институт биологических проблем Севера ДВО РАН (г. Магадан, Докучаев Н.Е.), Сургутский государственный университет (г. Сургут, Берников К.А.). Также были использованы образцы тканей от следующих коллекторов: Захаров Е.С. (Северо-Восточный федеральный университет имени М. К. Аммосова), Кадетова А.А. (Московский зоопарк), Горобейко У.В. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН), Ботвинкин А.Д. (Иркутский государственный медицинский университет), Тесакова А.А. (Государственный природный заповедник «Малая Сосьва»).

4.2. Выделение тотальной ДНК

Тотальная ДНК выделялась из образцов тканей (биоптатов крыловой перепонки и образцов мышц и печени) с помощью наборов Diatom DNA Prep 200 Kit (Изоген, г. Москва), ExtractDNA Blood & Cells (Евроген, г. Москва) и QIAamp DNA Investigator Kit (QIAGEN, Germany) по протоколам производителей, но с модификациями для первого набора (Kazakov et al., 2020). Ниже приводим только протокол, который был модифицирован.

Протокол выделения с помощью набора Diatom™ DNA Prep 200 (Изоген)

1. Фиксированный этиловым спиртом фрагмент перепонки подсушивали в термостате и добавляли 400 мкл лизирующего реагента, затем гомогенезировали образец.

2. Прогревали в термостате при температуре +65°С в течение 1 ч.

3. Затем центрифугировали пробирку со смесью 10 с при 5000 об/мин, прозрачный супернатант переносили в чистую пробирку.

4. В пробирку с чистой смесью добавляли 15 мкл суспензии сорбента NucleoS и 10 мин перемешивали на ротаторе (10-20 об/мин).

5. Центрифугировали 10 с при 5000 об/мин и осторожно, не задевая осадок, удаляли супернатант.

6. К осадку добавляли 200 мкл лизирующего реагента, тщательно перемешивали на вортексе до гомогенного состояния.

7. Добавляли в пробирку 500 мкл солевого буфера и перемешивали содержимое переворачиванием пробирки 5-10 раз.

8. Центрифугировали 10 с при 5000 об/мин и осторожно, не задевая осадок, удаляли супернатант.

9. Добавляли в пробирку 500 мкл солевого буфера, перемешивали содержимое пробирки на вортексе, затем центрифугировали 10 с при 5000 об/мин и удаляли супернатант; повторяли п. 9.

10. Подсушивали осадок при температуре +65°С в течение 3-4 мин.

11. Вносили в пробирку 60-70 мкл ЭкстраГена Е и суспендировали содержимое на вортексе 5-10 с, затем прогревали в термостате 4-5 мин при +65°С.

12. Ещё раз суспендировали на вортексе и центрифугировали 1 мин при 10000 об/мин, переносили супернатант с ДНК в чистую пробирку и хранили при -20°С.

4.3. Амплификация ДНК

Для *M. sibiricus*, *M. longicaudatus*, *M. bucharensis* и *M. brandtii* амплифицировали полный митохондриальный ген цитохрома b (*Cyt b*) (1140 п.о.) с помощью пары праймеров Molcit-F 5’-AATGACATGAAAAATCACCGTTGT-3’ (Ibañez et al. 2006) и BSves268H 5’-ATTTCTGGYTTACAAKACCRGTGTAA-3’ (Stadelmann et al. 2004). Для одной ПЦР-реакции использовали 20 µl ПЦР смеси, содержащей 4.0 µl 5× ПЦР-буфера (1.0×: 3.5 mM $MgSO_4$), 0.4 µl дНТФов

(концентрация 10 mM каждого; 0.2 mM), по 0.1 µl 100 µM форвордного и реверсного праймеров, 0.3 µl 50× смеси полимераз Encyclo (0.75×), 13.6-14.6 µl деионизированной воды, и 0.5-1.5 µl ДНК-матрицы на образец. Параметры амплификации гена *cyt b* мтДНК: преденатурация 4 мин. при 94°C; затем 35 циклов, включающих денатурацию 30 с. при 94°C, отжиг праймеров 30 с. при 53°C для *M. longicaudatus* (52°C для *M. sibiricus*) и элонгацию 90 с. при 72°C; финальная элонгация 10 мин. при 72°C (Stadelmann et al. 2007).

Для *M. petax* амплифицировали частичный контрольный регион мтДНК длиной от 985 до 1444 п.о. с помощью пары праймеров MPCR-3 5'-ATCATTCTAATACCACTAACTA-3', MPCR- 3'-AAGCTGTTAATTTTCATATGT-5' (Gorobeyko et al., 2025), соответственно. Параметры амплификации контрольного региона мтДНК: преденатурация 5 мин. при 95°C; затем 35 циклов, включающих денатурацию 10 с. при 95°C, отжиг праймеров 60 с. при 52°C и элонгацию 60 с. при 72°C; финальная элонгация 7 мин. при 72°C (Gorobeyko et al., 2023).

Выбор данных маркеров мтДНК продиктован стремлением автора к максимизации географического охвата исследуемых выборок. Ген *Cyt b* был ранее использован в качестве маркера во многих исследованиях по филогеографии рукокрылых Западной Палеарктики (см. разделы 2.6-2.10). Фрагмент контрольного региона был ранее использован, например, в исследованиях филогеографии *Pipistrellus pipistrellus* и *P. pygmaeus* (Hulva et al., 2010), *Nyctalus leisleri* и *N. azoreum* (Boston et al., 2015), *Myotis pilosus* (Lu et al., 2013) и *Rhinolophus nippon* (Ikeda, Motokawa, 2021).

4.4. Электрофорез, очистка ПЦР-продуктов и секвенирование

Все финальные ПЦР-продукты визуализировали на 1.0%-ных агарозных гелях. Для приготовления геля смешивали навеску агарозы с 1,0× TAE(трис-ацетатным)-буфером и плавили смесь в СВЧ-печи, затем добавляли бромистый этидий, заливали в гелевую рамку, устанавливали гребёнки и оставляли застывать при комнатной температуре на 30 мин. Аналитический гель-электрофорез

проводили в камерах для горизонтального электрофореза Thermo Scientific, заполненных 1,0× ТАЕ-буфером, с источником питания CBS Scientific. В карманы геля вносили ПЦР-продукты, маркер длин ДНК и отрицательный контроль. После окончания электрофореза гель помещали на фильтр системы гель-документирования ChemiDoc™ (Bio-Rad, USA) или DAIHAN Scientific.

ПЦР-продукты высокого качества очищали от нуклеотидов, праймеров, коротких фрагментов нуклеиновых кислот, солей, белков и ингибиторов ферментативных реакций с помощью набора Cleanup S-Cap (Евроген, Россия) по следующему протоколу:

Примечание: все центрифугирования проводили в микроцентрифуге MiniSpin Plus (Eppendorf, Германия) при 13000 об/мин.

1. Вносили по 350 мкл Связывающего раствора S в пробирки на 2 мл, добавляли в них по 18 мкл ПЦР-продуктов. Перемешивали содержимое пробирок на встряхивателе V3 (ELMI, Латвия) и кратко центрифугировали сброса капель.

2. Переносили образцы в колонки и центрифугировали 30 с. Переносили колонки в новые собирательные пробирки.

3. Добавляли в колонки по 550 мкл Промывочного раствора, центрифугировали 30 с. Переносили колонки в новые собирательные пробирки.

4. Повторяли п. 3.

5. Центрифугировали пустые колонки 2 мин для полного удаления Промывочного раствора.

6. Переносили колонки в новые пробирки объемом 1,5 мл.

7. Оставляли колонки с открытой крышкой при комнатной температуре на 5 мин для полного испарения остатка спирта.

8. Не касаясь наконечником мембраны колонки, наносили в ее центр 25 мкл Элюирующего раствора, закрывали колонки.

9. Инкубировали при комнатной температуре в течение 5 мин.

10. Центрифугировали 1 мин для сбора очищенной ДНК. Хранили при -20˚С до секвенирования.

Секвенирование ПЦР-продуктов (ампликонов) проводилось по методу

Сэнгера с использованием ABI BigDye Terminator v 3.1 Cycle Sequencing Kit в двух направлениях с теми же парами праймеров (см. выше) на генетическом анализаторе ABI 3500 Genetic Analyzer (Thermo Fisher Scientific, США).

4.5. Филогенетический и популяционно-генетический анализы

Оригинальные нуклеотидные последовательности депонированы в базу данных NCBI GenBank под номерами доступа MT547884–MT547901, ON456086-ON456108, OQ785258-OQ785259, PX984086-PX984106 (*M. longicaudatus*), MT547883 (*M. bucharensis*), PZ230441-PZ230527 (*M. sibiricus*), PZ230528-PZ230530 (*M. brandtii*) и PP447735-PP447836 (*M. petax*) (см. Приложение 1). Оригинальные последовательности выравнивали с опубликованными последовательностями гена *Cyt b M. longicaudatus* (KX467612, FJ215682, AB106593, NC_041638, ON456109-ON456115) и *M. sibiricus* (AB106609, AB106605), контрольного региона мтДНК *M. petax* (KT199099–KT199102, JF806312, OP168765-OP168790, PP447873-PP447905) из базы данных NCBI GenBank (Приложение 2) с использованием алгоритма CLUSTAL (Sievers et al. 2011) или MAFFT v. 7 (https://mafft.cbrc.jp/alignment/software/). Последовательности контрольного региона мтДНК *M. petax* включают R1-повторы длиной 81 п.о., количество копий которых варьирует от 4 до 7. Также последовательности, относящиеся к линии *Amur*, содержат дополнительный R1-повтор длиной 30 п.о. (число копий от 1 до 2) (Gorobeyko et al., 2023). Реже встречались более короткие вставки длиной до 15 п.о. В процессе выравнивания большинство повторов и вставок вырезалось.

Реконструкции максимального правдоподобия (Maximum likelihood) проводили в IQTREE v. 1.6.12 (Nguyen et al., 2015) с 1000 бутстреп реплик для проверки стабильности топологии. Для выбора оптимальной схемы партиционирования и модели нуклеотидных замен по BIC критерию использовали ModelFinder (Kalyaanamoorthy et al. 2017) (Таблица 1).

Таблица 1. Использованные схемы разделения на партиции и модели нуклеотидных замен для различных наборов данных.

Набор данных	**Разделение на партиции и модели замен**
M. longicaudatus, *Cyt b*, все гаплогруппы, n=73	part1_part2: HKY{108.817} + F part3: HKY{199.98} + F
M. longicaudatus, *Cyt b*, Западная гаплогруппа, n=44	part1_part2: F81 + F part3: HKY {} + F
M. longicaudatus, *Cyt b*, Восточная гаплогруппа, n=29	part1_part2: F81 + F part3: TN {} + F
M. sibiricus, *Cyt b*, все гаплогруппы, n=89	part1_part2: TPM2u {84.2316, 186.051} + F + I {0.91217} part3: HKY {37.0974} + F
M. sibiricus, *Cyt b*, Западная гаплогруппа, n=44	part1_part2_part3: HKY {19.4315} + F
M. sibiricus, *Cyt b*, Восточная гаплогруппа, n=30	part1_part2_part3: HKY {10.2777} + F
M. petax, CR, все линии, n=188	TrN + I {0.605} + G4 {0.686}
M. petax, CR, линия Siberia из Сибири, n=70	TrN + I {0.791} + G4 {0.804}
M. petax, CR, линия Siberia из Приморья, n=32	HKY + I {0.821}
M. petax, CR, линия Amur, n=47	HKY + I {0.826}
M. petax, CR, линия Okhotsk, n=27	HKY + I {0.871}

Байесовское дерево строили в BEAST v. 2.7.7 (Bouckaert et al., 2019) с длиной цепи MCMC 10 млн. и burnin 10%. В качестве внешних групп были использованы оригинальные последовательности *Cyt b M. bucharensis* и *M. brandtii*, а также последовательности контрольного региона *M. fimbriatus* и *M. pilosus* из базы данных NCBI GenBank (JF806303, MN245054). Медианные сети (Median-joining network) гаплотипов строили в NETWORK v. 10.2 (https://www.fluxus-engineering.com/). Для сравнения филогеографических структур исследуемых видов ночниц и других видов рукокрылых использовали последовательности митохондриальных маркеров (*Cyt b*, *Cox*1, *ND*1, *tRNA*s-CR), депонированные в NCBI GenBank. Анализ AMOVA и расчёт попарных значений коэффициента F_{ST} выполняли в ARLEQUIN v. 3.5 (Excoffier, Lischer, 2010). Показатели генетического разнообразия рассчитывались в DnaSP 6.12 (Rozas et al., 2017). Генетические дистанции рассчитывались в MEGA v. 11 (Tamura et al., 2021). Реконструкции демографических историй популяций (Bayesian Skyline) выполняли также в программе BEAST v. 2.7.7, input файл для которой создавали в

программе BEAUTi 2.7.7 со следующими настройками: модель часов Strict clock, burnin 10% и длина цепи MCMC 100 млн. Визуализировали результаты в Tracer v. 1.7.2.

4.6. Морфометрические анализы

Измерения черепа и зубов проводились с помощью цифрового штангенциркуля под бинокуляром с точностью до 0,01 мм. Были выполнены следующие измерения черепа и зубов: кондило-базальная длина (CBL), кондило-канинная длина (CCL), высота мозговой капсулы (OH), ширина мастоидной области (MW), ширина мозговой коробки (BCW), ширина заглазничного сжатия (POW), ширина ростральной части между подглазничными отверстиями (RW), длина ростральной части кпереди от подглазничного отверстия до альвеолы внутреннего резца (RL), длина верхнего зубного ряда (CM3), длина верхнего ряда молярiформных зубов (P4M3), длина основания коронки верхнего клыка (CL), длина промежутка между коронкой верхнего клыка и большим премоляром («pseudodiastem», Pseud), ширина между внешними краями верхних клыков (CC), ширина между наружными краями последних верхних коренных (M3M3), ширина коронки последнего верхнего коренного (M3W), длина коронки последнего верхнего коренного (M3L), ширина коронки M2 (M2), длина нижней челюсти от альвеолы i1 до заднего края сочленовного отростка (MdLg), длина нижней челюсти от альвеолы i1 до заднего края углового отростка (MdLa), длина нижнего зубного ряда (cm3), длина нижнего ряда молярiформных зубов (p4m3), высота нижней челюсти до кончика венечного отростка (MdH).

Для оценки характера изменчивости количественных признаков был проведен анализ главных компонент (PCA) и дискриминантной функции (DFA) для измерений с использованием соответствующих модулей STATISTICA v. 13 для Windows (Statsoft©, Inc., USA). Анализ DFA использовался для расчета квадратов расстояний Махаланобиса между группами и значимости межгрупповых различий.

4.7. Статистический анализ и вычисление *BCI*

Для проверки достоверности различий между отдельными местами роения по обилию видов, соотношению полов и возрастной структуре использовали статистику хи-квадрат, хи-квадрат с поправкой Йейтса (когда выборка была ≤10 не более чем в 20% ячеек) и точный критерий Фишера (когда выборка была ≤5 не более чем в 20% ячеек). Достоверность различий по массе тела, длине предплечья и *BCI* животных проверяли с помощью критерия Манна-Уитни. Наборы данных по длине предплечья, массе тела и *BCI* проверяли на нормальность распределения. Статистический анализ проводили с использованием пакета STATISTICA v. 13 для Windows (Statsoft©, Inc., USA).

BCI (*body condition index*) рассчитывали с использованием двух разных подходов. Первый подход заключался в расчёте *BCIsr* как отношения массы тела (г) к длине предплечья (мм) животных (Speakman, Racey, 1986).

BCIvp определяли по методу, апробированному на рукокрылых Васеньковым и Потаповым (2007). Этот подход использует соотношение массы тела к кубу линейного измерения. В этом случае индекс рассчитывали, как отношение наблюдаемой массы W (в г) к ожидаемой W_0 (1).

$$\boldsymbol{BCI = W / W_0},$$

(1)

Ожидаемую массу тела рассчитывали по формуле (2).

$$\boldsymbol{W_0 = b \times R^3},$$

(2)

где R – длина предплечья (в см), b – коэффициент регрессии (г/см^3). Использовали значения b, рассчитанные в Васеньков и Потапов (2007): 0,12 для *P. ognevi* и 0,18 для *M. hilgendorfi*. Коэффициент b был рассчитан на основе выборки взрослых самцов, отловленных в июне-июле. В это время их масса тела наиболее стабильна. Базовый уровень *BCIvp* равен 1,0. Чтобы исключить ошибки измерения массы тела, которые могли возникнуть из-за различного содержимого пищеварительного тракта, животных взвешивали через 10-12 ч. после отлова (Webb et al., 1994).

5. РЕЗУЛЬТАТЫ

5.1. Роение рукокрылых

5.1.1. Встречаемость видов в местах роения

В местах летне-осеннего роения по наблюдениям с третьей декады июля по середину сентября было зарегистрировано от 2 до 7 видов рукокрылых (Таблица 2, Приложение 3), всего 13 видов: *Plecotus ognevi*, *Murina hilgendorfi*, *M. ussuriensis*, *Myotis petax*, *M. sibiricus*, *M. ikonnikovi*, *M. longicaudatus*, *M. davidii*, *M. bombinus*, *M. dasycneme*, *Eptesicus nilssonii*, *Vespertilio murinus* и *V. sinensis* (Приложения 4, 5). Максимально зарегистрировано 7 видов в пещерах Мечта и Жемчужная в августе.

Таблица 2. Количество видов рукокрылых в разных местах летне-осеннего роения.

№	Пещеры/штольни	Июль	Август	Сентябрь	Всего
Красноярский край					
1	Жемчужная (n=119)	-	7	-	7
2	Рождественская (n=110)	-	6	-	6
Иркутская обл.					
3	Аргалей-3 (n=333)	-	6	5	6
4	Охотничья (n=290)	-	-	6	6
5	Мечта (n=908)	4	7	-	7
Республика Бурятия					
6	Долганская Яма (n=1340)	4	5	5	6
Забайкальский край					
7	Лургиканская (n=116)	-	6	-	6
8	Белая (n=24)	-	2	-	2
9	Сóктуй-Милозанская (n=174)	-	5	-	5
10	Донинские галереи (n=34)	-	3	-	3
11	Хээтэй Мокрая (n=93)	-	5	-	5
12	Монасатуйская (n=105)	-	3	-	3
Хабаровский край					
13	Таландинская (n=100)	-	6	-	6
				Всего:	**13**

M. dasycneme обнаружена только в пещере Жемчужная в Красноярском крае, т.к. долина р. Енисей является крайним восточным пределом распространения этого вида. *M. bombinus* и *M. ussuriensis* зарегистрированы только в Таландинской штольне в Хабаровском крае, а *V. murinus* и *V. sinensis* – только у пещер на юго-востоке Забайкалья. *M. davidii* обнаружена в 4 (Сóктуй-Милозанская, Донинские галереи, Хээтэй Мокрая и Монасатуйская) из 5 пяти исследованных пещер юго-востока Забайкальского края. Встречаемость по видам

рукокрылых в порядке убывания была следующей: *P. ognevi* – 100%, *M. petax* – 76,2%, *M. sibiricus* – 61,9%, *M. hilgendorfi* – 61,9%, *M. ikonnikovi* – 52,4%, *M. longicaudatus* – 38,1%, *E. nilssonii* – 42,9%, *M. davidii* – 19,0%, *V. murinus* – 9,6%, *M. bombinus* – 4,8%, *M. ussuriensis* – 4,8%, *M. dasycneme* – 4,8%, *V. sinensis* – 4,8%.

В местах весеннего роения по наблюдениям с конца апреля по третью декаду мая было зарегистрировано от 1 до 6 видов рукокрылых (Таблица 3), всего 7 видов. Встречаемость по видам рукокрылых была следующей: *P. ognevi* – 100%, *M. ikonnikovi* – 75,0%, *M. petax* – 50,0%, *M. longicaudatus* – 50,0%, *M. sibiricus* – 25,0%, *E. nilssonii* – 25,0%, *M. hilgendorfi* – 25,0%.

Таблица 3. Количество видов рукокрылых в разных местах весеннего роения.

№	Пещеры	Кон. Апр. – Нач. Мая	Кон. Мая	Всего
Иркутская обл.				
1	Аргалей-3 (n=27)	-	6	6
2	Охотничья (n=112)	5	-	5
3	Чекановского (n=24)	1	-	1
Республика Бурятия				
4	Долганская Яма (n=781)	2	-	2
			Всего:	**7**

5.1.2. Обилие видов и его динамика в местах летне-осеннего роения

Рассмотрим наиболее репрезентативные данные по пещерам Долганская Яма и Мечта в Восточной Сибири.

Пещера Долганская Яма. В пещере Долганская Яма роение исследовали в конце июля, середине августа и середине сентября. Среднее количество особей, отловленных за одну ночь составляло от 119 в июле до 166 в сентябре. Всего в этом месте роения выявлено 6 видов рукокрылых, доля *E. nilssonii* была самой низкой (0,0-0,2%). *P. ognevi* был доминирующим видом во все три периода времени. Обилие *P. ognevi* в июле, августе и сентябре достоверно различалось (χ^2 = 204,887, *d.f.*=2, $P < 0{,}001$), самое низкое обилие наблюдалось в июле (39,6%), самое высокое в середине августа (84.8%), а затем обилие снова снижалось в сентябре (73,9%) (Рисунок 9).

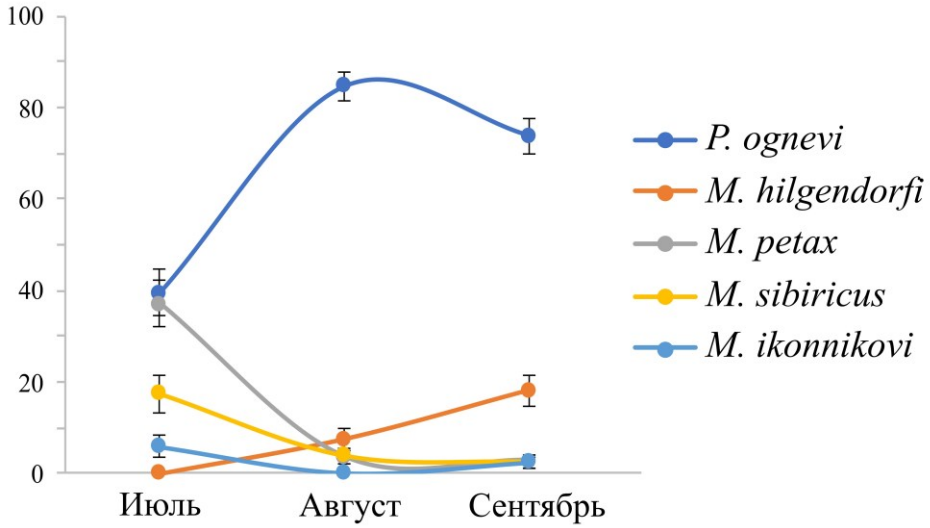


Рисунок 9. Динамика обилия видов (в % с 95% ДИ) рукокрылых в пещере Долганская Яма.

Обилие *M. petax* в июле достоверно отличалось по сравнению с августом и сентябрём (χ^2 = 281,758, *d.f.*=2, $P < 0{,}001$). В июле наблюдалось высокое обилие *M. petax* (37,1%), а в августе и сентябре – низкое (3,5 и 2,8%, соответственно). Доли *M. hilgendorfi* в июле, августе и сентябре достоверно различались (χ^2 = 83,550, *d.f.*=2, $P < 0{,}001$), в июле этот вид не зафиксирован, в августе доля составляла 7,6%, в сентябре 18,3%. Обилие *M. sibiricus* в июле (17,4%) достоверно отличалось по сравнению с августом (3,9%) и сентябрём (2,6%) (χ^2 = 81,037, *d.f.*=2, $P < 0{,}001$). И наконец, обилие *M. ikonnikovi* во все три периода времени достоверно различалось (χ^2 = 29,776, *d.f.*=2, $P < 0{,}001$): самая высокая доля наблюдалась в июле (5,9%), а в августе вид не был зарегистрирован.

Пещера Мечта. В пещере Мечта роение исследовали в конце июля, середине августа (2021 г.) и конце августа (2018 и 2023 гг.) (Рисунок 10). Среднее количество особей, отловленных за одну ночь составляло от 24 в июле до 105 в середине августа. Всего в этом месте роения выявлено 7 видов рукокрылых, доли *M. hilgendorfi* (0,0-3,6%), *E. nilssonii* (0,0-1,9%), *M. ikonnikovi* (0,0-1,0%) и *M. longicaudatus* (0,0-0,6%) были самыми низкими. При этом нужно отметить, что *M. hilgendorfi* и *M. ikonnikovi* регистрировались только в конце августа. *P. ognevi* был доминирующим или одним из доминирующих видов, его обилие различалось в разные периоды времени (χ^2 = 121,566, *d.f.*=3, $P < 0{,}001$). Минимальное обилие *P.*

ognevi (40,6-44,0%) наблюдалось в июле и середине августа, а максимальное обилие (69,7-84,5%) – в конце августа. Обилие *M. petax* также достоверно различалось в разные периоды времени (χ^2 = 108,419, *d.f.*=3, $P < 0{,}001$). Высокое обилие наблюдалось в июле (49,4%), затем оно снижалось к середине августа (27,8%), а по концу августа получены противоречивые данные – 8,3% в 2018 г. и 21,7% в 2023 г. Последнее может быть связано с влиянием иных факторов, помимо периода роения. Обилие *M. sibiricus* в середине августа (25,8%) было достоверно более высоким по сравнению с июлем (8,8%) и концом августа (2,1-4,6%) (χ^2 = 74,824, *d.f.*=3, $P < 0{,}001$).

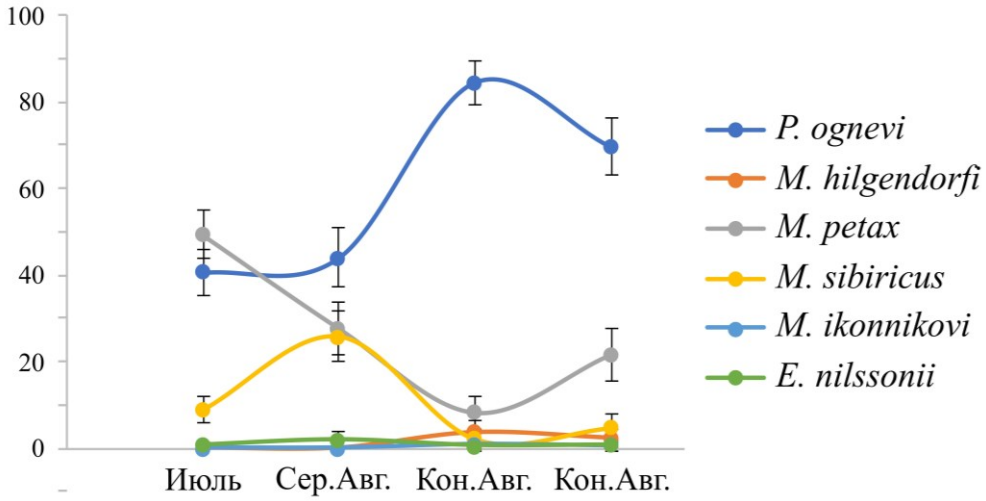


Рисунок 10. Динамика обилия видов (в % с 95% ДИ) рукокрылых в пещере Мечта.

Таким образом, в двух местах роения с наиболее репрезентативными рядами данных наблюдаются следующие общие параметры:

1. *P. ognevi* был доминирующим видом или одним из доминирующих видов;
2. Максимальное обилие *M. petax* наблюдалось в июле, а затем снижалось; с учётом местоположений двух мест роения, близость к водоёму (озеру или реке) не является определяющим предиктором обилия этого вида;
3. *M. hilgendorfi* не обнаружен в июле;
4. *E. nilssonii*, *M. ikonnikovi* и *M. longicaudatus* были самыми малочисленными видами.

Обилие видов в августе. На Рисунке 11 представлено обилие видов рукокрылых в 10 исследованных местах роения с 3 по 31 августа (Приложение 5).

Среди мест роения, расположенных в лесной (реже лесостепной) зоне обилие *P. ognevi* в августе не опускалось ниже 44% и достигало максимума в 86,7%, что делает этот вид доминирующим в этих местах роения в августе.

Далее все комплексы рукокрылых в местах роения в августе были разделены на три группы.

1 Группа. Пещеры Мечта (середина августа 2021 г.), Аргалей-3 и Лургиканская. Эти 3 набора данных объединяют средние значения обилия *P. ognevi* (44.0, 59.3, 59.5%, соответственно) и самые высокие значения обилия видов «*не доминантов*» (56.0, 40.7, 40.5%, соответственно). При этом данные из Мечты относятся ко 2-й недели августа, а данные из пещер Аргалей-3 и Лургиканская – к концу 3-й недели и началу 4-й недели августа.

К этой группе относятся пещеры с самым высоким обилием *M. ikonnikovi* (5.1, 15.5%) и *M. longicaudatus* (8.5, 8.6%). В пещерах Аргалей-3 и Лургиканская зафиксированы близкие значения обилия *M. hilgendorfi* (6.8, 9.5%) и *M. sibiricus* (5.1, 6.0%).

2 Группа. Пещеры Жемчужная, Рождественская, Мечта (конец августа 2018 г.), Долганская Яма и штольня Таландинская. Эти 5 наборов данных объединяют самые высокие значения обилия *P. ognevi* (86.7, 80.0, 84.5, 84.8, 82.0%, соответственно) и самые низкие значения обилия видов «*не доминантов*» (13.3, 20.0, 15.5, 15.2, 18.0%, соответственно). Внутри этой группы штольня Таландинская (Хабаровский край) выделяется присутствием видов *M. bombinus* и *M. ussuriensis*, которые распространены преимущественно на Дальнем Востоке. Доли *M. sibiricus* (0.0, 7.3, 2.1, 3.9, 0.0%) и *M. ikonnikovi* (0.8, 0.9, 1.0, 0.0, 3.0%) были низкими. Диапазоны значений обилия для *M. hilgendorfi* (5.9, 8.2, 3.6, 7.6, 1.0%) и *M. petax* (3.3, 0.9, 8.3, 3.5, 2.0%) тоже были низкими. *M. longicaudatus* в пещерах этой группы не наблюдались (за исключением пещеры Рождественская).

3 Группа. Пещеры Сóктуй-Милозанская, Хээтэй Мокрая и Монасатуйская. Эти 3 пещеры объединяет, в первую очередь, расположение в степной зоне юго-востока Забайкалья, а также преобладание одного из видов *Myotis* spp. Обилие *M. petax* (52.6, 63.4%) было более высоким в пещерах Сóктуй-Милозанская и Хээтэй

Мокрая. В то время как доля *M. davidii* (59.1%) была наиболее высокой в пещере Монасатуйская (χ^2 =34.745, *d.f.*=2, *P*=0.0001). Причём *M. davidii* составляла заметную долю (29.6, 21.5%) в том числе и в тех местах роения, где преобладал *M. petax*. Обилие *P. ognevi* у этих пещер достоверно различалось (χ^2 =15.048, *d.f.*=2, *P* < 0.001) и было самым низким (16.3, 8.6 и 29.5%) из всех исследованных мест роения. *M. hilgendorfi* в этих пещерах не зарегистрирован. Но необходимо отметить, что *M. hilgendorfi* регистрировался в течение двух лет (2024-2025) подряд у пещеры Белая, обилие по которой не рассматривается в связи с крайне низкой выборкой. Только одна из пещер этой группы – Хээтэй Мокрая – является местом симпатрии *M. davidii* и *M. sibiricus*.

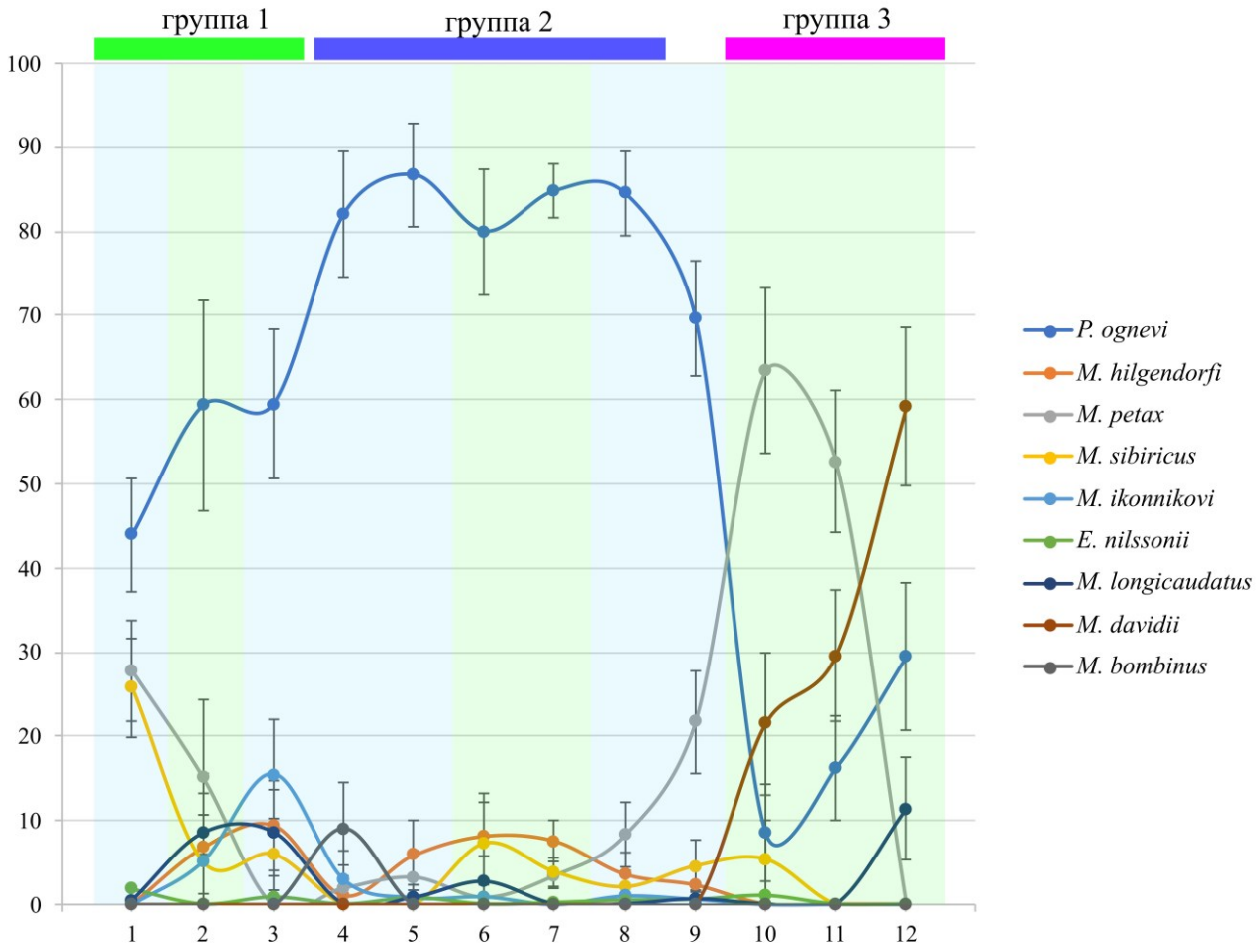


Рисунок 11. Обилие видов рукокрылых (в % с 95% ДИ) в **АВГУСТЕ** в разных местах роения: на синем фоне – рядом с водоёмами, на зелёном фоне – удалённые от водоёмов. 1 – Мечта 2021 (*n*=209), 2 – Аргалей-3 (*n*=59), 3 – Лургиканская (*n*=116), 4 – Таландинская (*n*=100), 5 – Жемчужная (*n*=119), 6 – Рождественская (*n*=110), 7 – Долганская Яма (*n*=486), 8 – Мечта 2018 (*n*=194), 9 – Мечта 2023 (*n*=175), 10 – Хээтэй Мокрая (*n*=93), 11 – Соктуй-Милозанская (*n*=135), 12 – Монасатуйская (*n*=105). Не показаны *M. dasycneme*, *M. ussuriensis*, *V. murinus* и *V. sinensis*.

Обилие видов в сентябре. На Рисунке 12 представлено обилие видов рукокрылых в 3 исследованных местах роения со 2 по 12 сентября. Среди всех мест роения обилие *P. ognevi* в сентябре не опускалось ниже 47.8% и достигало максимума в 78.6%, что делает этот вид доминирующим во всех исследованных местах роения в сентябре. Обилие *P. ognevi* в пещере Аргалей-3 было минимальным и достоверно отличалось от обилия в пещерах Охотничья и Долганская Яма (χ^2 = 26.700, *d.f.*=2, $P < 0.001$). Доли *M. hilgendorfi* (11.4, 18.3, 16.4%, соответственно) между собой достоверно не отличались (χ^2 = 6.572, *d.f.*=2, P=0.038). Обилие *M. petax* и *M. ikonnikovi* в пещере Аргалей-3 было достоверно более высоким, чем в Охотничьей и Долганской Яме (χ^2 = 43.401, *d.f.*=2, $P < 0.001$; критерий Фишера $P < 0.001$, соответственно). Доли *M. sibiricus* были низкими (0.7, 2.6, 4.5%). Обилие *E. nilssonii* как в сентябре, так и в августе составляло от 0 до 4 особей в 14 анализируемых выборках из 15 и только в пещере Охотничья в сентябре обилие *E. nilssonii* составляло 16 особей (5.5%).

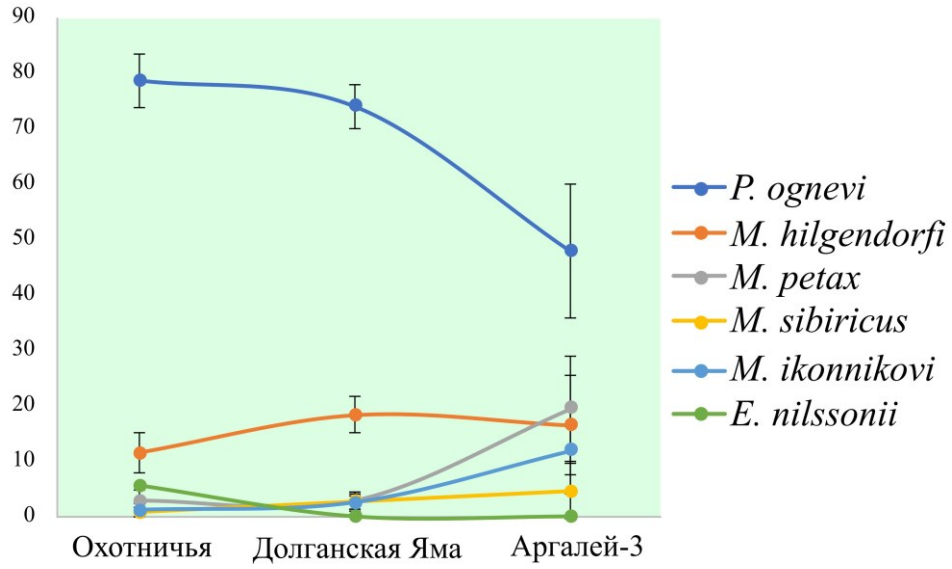


Рисунок 12. Обилие видов рукокрылых (в % с 95% ДИ) в **СЕНТЯБРЕ** в разных местах роения.

5.1.3. Обилие видов в местах весеннего роения

P. ognevi был доминирующим видом в двух местах весеннего роения с репрезентативной выборкой (Таблица 4). Остальные виды суммарно составляли менее 12%.

Таблица 4. Обилие видов (N, % с 95% ДИ) в местах весеннего роения.

Пещеры	N	*P. ognevi*	*M. ikon.*	*M. long.*	*E. nilssonii*	*M. petax*
Долганская Яма 01.05-03.05.2018	781	776 99,4 ±0,5	5 0,6 ±0,5	-	-	-
Охотничья 29.04-01.05.2019	112	99 88,4 ±5,9	1 0,9 ±1,7	4 3,6 ±3,5	5 4,5 ±3,8	3 2,7 ±3,0

Обилие видов *M. petax* и *E. nilssonii* в пещере Охотничья весной соответствует таковому в сентябре (точный критерий Фишера P=1,0; χ^2 = 0,031, $d.f.$=1, P=0,861, соответственно). Обилие видов в пещерах Аргалей-3 и Чекановского не анализируется в связи с низкой выборкой.

5.1.4 Соотношение полов и его динамика в местах летне-осеннего роения

Доля самцов *P. ognevi* была достоверно выше, чем доля самок, в большинстве мест роения (χ^2 = 126,34, $d.f.$ =1, P < 0,0001), составляя от 68,3 до 87,1% (Рисунок 13), а с учётом 95%-ных доверительных интервалов доля самцов составляла 63,7-98,9%, доля самок – 4,6-40,2%. Соотношение полов *P. ognevi* близкое к равновесному наблюдалось только в пещерах Мечта в конце августа (2018 и 2023 гг.) и Долганская Яма в сентябре (χ^2 = 8,973, $d.f.$=2, P=0,012).

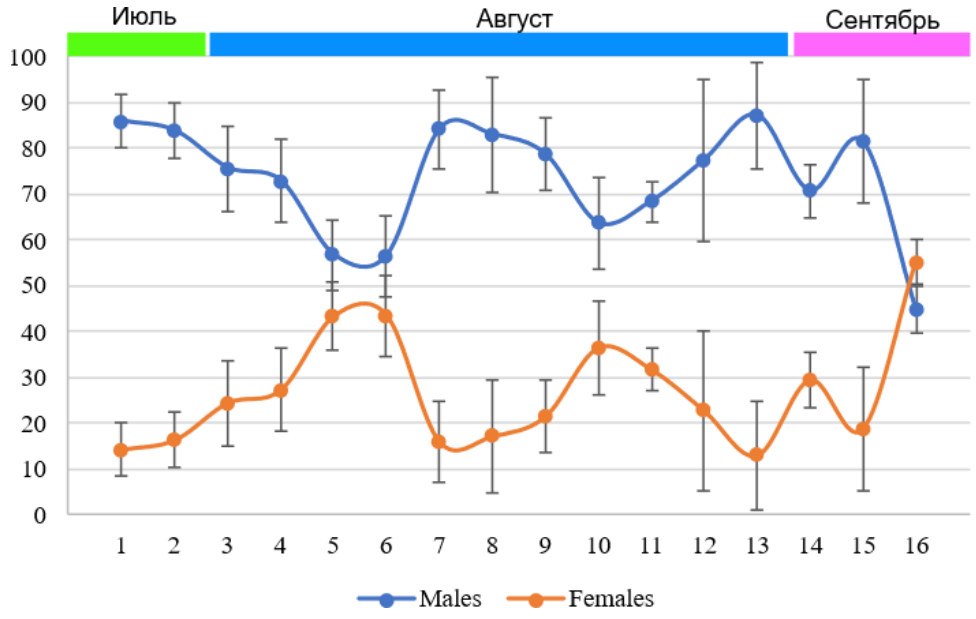


Рисунок 13. Соотношение полов и его динамика (в % с 95% ДИ) ***P. ognevi***. 1 – Мечта (n=134), 2 – Долганская Яма (n=141), 3 – Таландинская (n=82), 4 – Мечта 2021 (n=92), 5 – Мечта 2018 (n=164), 6 – Мечта 2023 (n=122), 7 – Лургиканская (n=69), 8 – Аргалей-3 (n=35), 9 – Жемчужная

(n=103), 10 – Рождественская (n=88), 11 – Долганская Яма (n=412), 12 – Соктуй-Милозанская (n=22), 13 – Монасатуйская (n=31), 14 – Охотничья (n=228), 15 – Аргалей-3 (n=32), 16 – Долганская Яма (n=368).

Доля самцов *M. petax* была достоверно выше, чем доля самок (χ^2 = 66,248, *d.f.* = 1, *P* < 0,0001), в июле (в пещерах Мечта и Долганская Яма), в середине августа (в пещерах Мечта и Хээтэй Мокрая), в конце августа (в Мечте в 2023, Аргалей-3) и в сентябре (в пещере Охотничья), составляя от 73,7 до 90,8% (Рисунок 14). Разница между долями самцов и самок *M. petax* была недостоверной, т.е. соотношение полов стремилось к равновесному (или из-за маленькой выборки и, соответственно, широкого ДИ), во второй половине августа (Мечта 2018, Долганская Яма и Сóктуй-Милозанская) и сентябре (Аргалей-3 и Долганская Яма), при этом доля самцов составляла от 42,9 до 69,2%. Таким образом, доля самцов была достоверно выше в более ранние периоды (с 21 июля по 12 августа) в 4 случаях из 7, а разница между полами была недостоверной в более поздние периоды (с 28 августа по 13 сентября) в 3 случаях из 5.

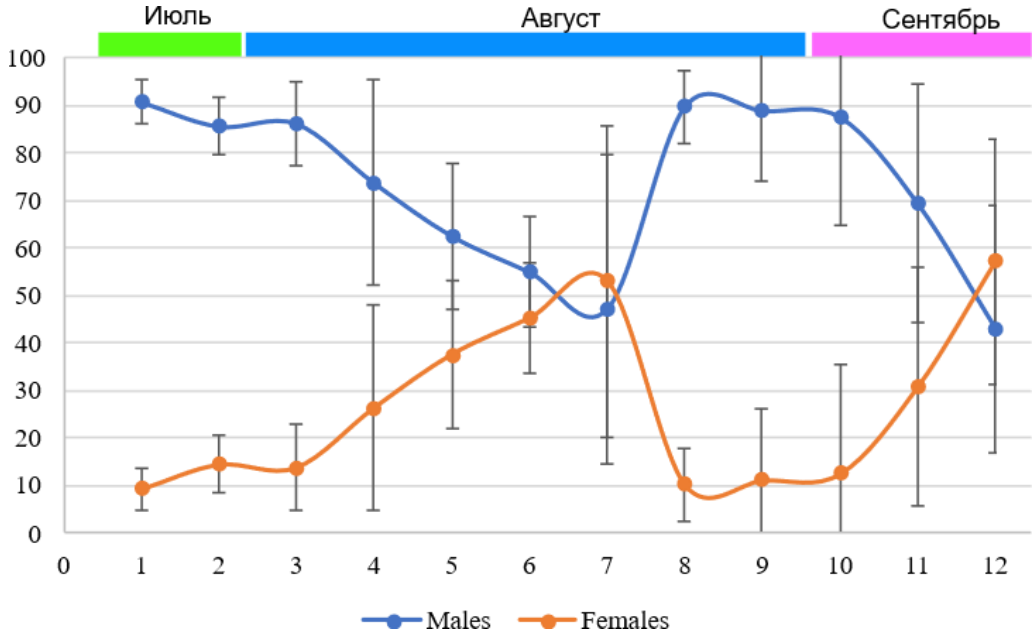


Рисунок 14. Соотношение полов и его динамика (в % с 95% ДИ) ***M. petax***. 1 – Мечта (n=163), 2 – Долганская Яма (n=132), 3 – Мечта 2021 (n=58), 4 – Мечта 2023 (n=16), 5 – Мечта 2018 (n=38), 6 – Соктуй-Милозанская (n=71), 7 – Долганская Яма (n=9), 8 – Хээтэй Мокрая (n=59), 9 – Аргалей-3 (n=17), 10 – Охотничья (n=8), 11 – Аргалей-3 (n=13), 12 – Долганская Яма (n=14). Приведено соотношение полов в местах, где обилие вида составляло более 5 особей.

Доля самцов *M. hilgendorfi* была достоверно выше, чем доля самок (χ^2 = 9,931, *d.f.* = 1, *P* < 0,0018), в большинстве выборок в конце августа и в сентябре,

составляя от 82,4 до 100% (Рисунок 15). Так в пещерах Мечта и Аргалей-3 в конце августа самки вообще не были зарегистрированы. Доли самцов не отличались достоверно от долей самок в пещерах Лургиканская, Долганская Яма, Жемчужная и Рождественская в августе (в период с 16 по 25 августа) вследствие широких доверительных интервалов. Данные по пещерам Жемчужная и Рождественская (Красноярский край) для *M. hilgendorfi* были суммированы.

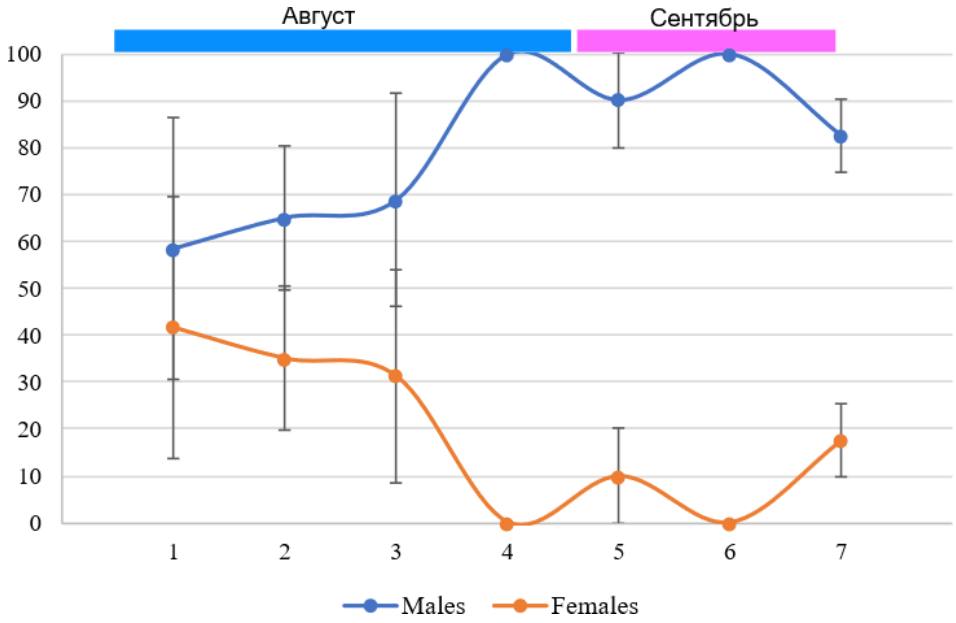


Рисунок 15. Соотношение полов и его динамика (в % с 95% ДИ) ***M. hilgendorfi***. 1 – Лургиканская (n=12), 2 – Долганская Яма (n=37), 3 – Жемчужная-Рождественская (n=16), 4 – Мечта 2018 (n=7), 5 – Охотничья (n=33), 6 – Аргалей-3 (n=11), 7 – Долганская Яма (n=91). Приведено соотношение полов в местах, где обилие вида составляло более 5 особей.

Доля самцов *M. sibiricus* была достоверно выше, чем доля самок, в июле (Мечта и Долганская Яма), в середине августа (Мечта), конце августа (Лургиканская и Рождественская) и в сентябре (Долганская Яма), составляя от 74,2 до 87,5% (Рисунок 16). В местах, где не было достоверных различий в соотношении полов вследствие широких доверительных интервалов, численно всё же преобладали самцы.

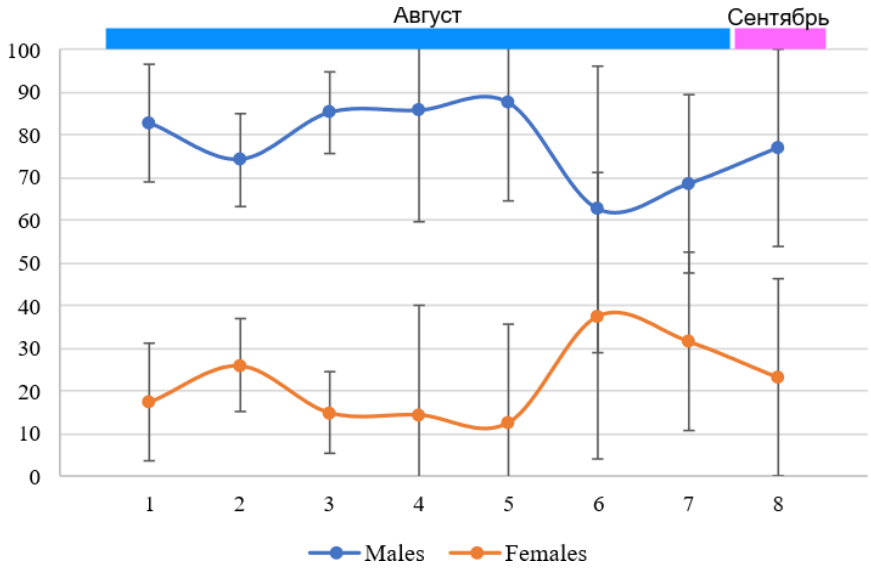


Рисунок 16. Соотношение полов и его динамика (в % с 95% ДИ) ***M. sibiricus***. 1 – Мечта (n=29), 2 – Долганская Яма (n=62), 3 – Мечта 2021 (n=54), 4 – Лургиканская (n=7), 5 – Рождественская (n=8), 6 – Мечта 2023 (n=8), 7 – Долганская Яма (n=19), 8 – Долганская Яма (n=13). Приведено соотношение полов в местах, где обилие вида составляло более 5 особей.

Доля самцов *M. davidii* была выше, чем доля самок, во всех пещерах, где этот вид зарегистрирован, составляя от 71,0 до 85,7% (Рисунок 17). Соотношение полов при сравнении разных пещер достоверно не различалось (χ^2 = 0,251, *d.f.*=2, $P < 0{,}893$).

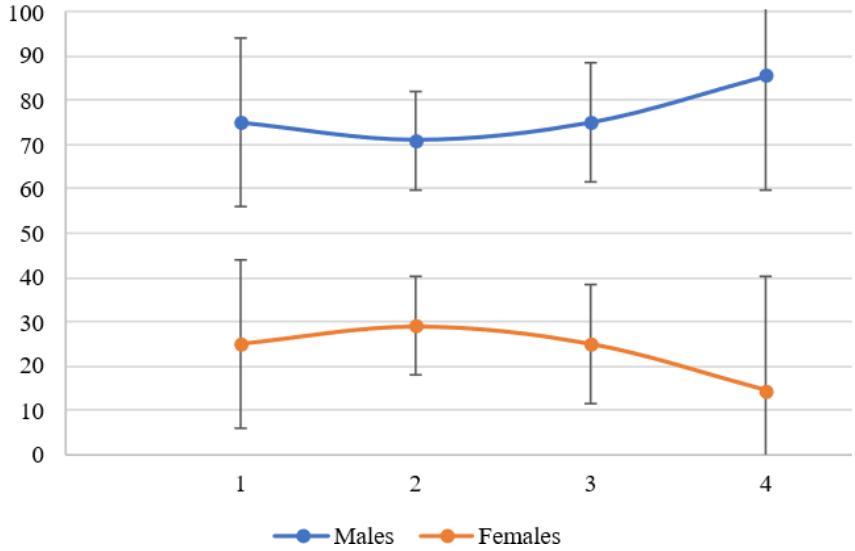


Рисунок 17. Соотношение полов и его динамика (в % с 95% ДИ) ***M. davidii*** в августе. 1 – Хээтэй Мокрая (n=20), 2 – Монасатуйская (n=62), 3 – Сóктуй-Милозанская (n=40), 4 – Донинские галереи (n=7).

Для малочисленных видов в местах роения, *M. ikonnikovi*, *M. longicaudatus* и *E. nilssonii*, в том числе для дальневосточных видов *M. bombinus* и *M. ussuriensis*,

зарегистрированных только в штольне Таландинская, различие долей самцов и самок было чаще недостоверным из-за низкой выборки (Рисунок 18). Но всё же численно у большинства малочисленных видов чаще преобладали самцы. Доля самцов была достоверно выше, чем доля самок, только у *M. ikonnikovi* в Долганской Яме в июле и сентябре.

В пещерах с наиболее репрезентативными данными, Мечта и Долганская Яма, доля самцов в течение сезона роения снижалась у видов *P. ognevi* (83,7 *vs.* 68,3 *vs.* 44,8%) (χ^2 = 80,063, *d.f.* = 2, *P*=0,0001), *M. petax* (85,6 *vs.* 47,1 *vs.* 42,9%) (точный критерий Фишера $P < 0,05$) и *M. sibiricus* (только в Мечте, 82,7 *vs.* 85,2 *vs.* 62,5%). Снижение доли самцов также наблюдалось у *M. petax* в пещере Аргалей-3 (88,9% в августе *vs.* 69,2% в сентябре). У *M. hilgendorfi* в пещере Долганская Яма наблюдался противоположный паттерн – повышение доли самцов (64,9% в августе *vs.* 82,4% в сентябре).

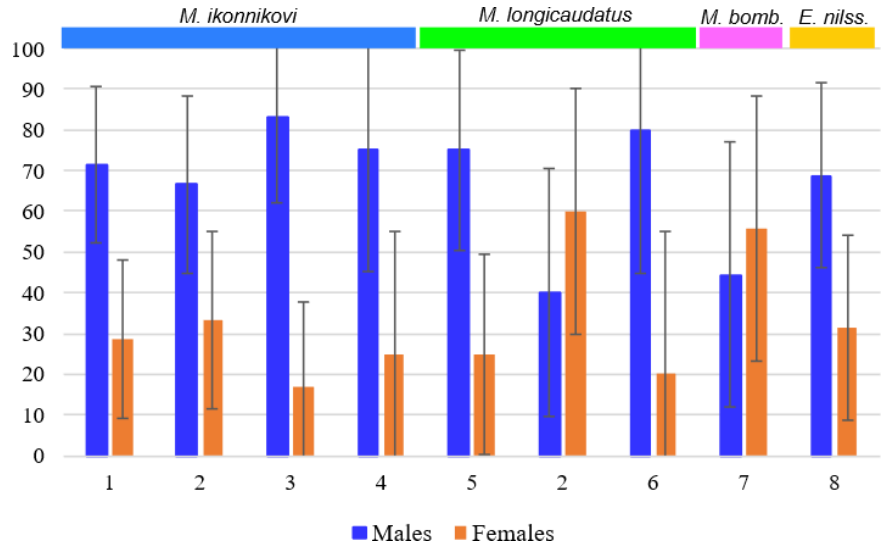


Рисунок 18. Соотношение полов (в % с 95% ДИ). 1 – Долганская Яма, Июль (n=21), 2 – Лургиканская, Авг. (n=18 для *M. ikonnikovi*, n=10 для *M. longicaudatus*), 3 – Долганская Яма, Сен. (n=12), 4 – Аргалей-3, Сен. (n=8), 5 – Монасатуйская (n=12), 6 – Аргалей-3, Авг. (n=5), 7 – Таландинская, Авг. (n=9), 8 – Охотничья, Сен. (n=16). Приведено соотношение полов в местах, где обилие вида составляло более 5 особей.

5.1.5. Соотношение полов в местах весеннего роения

Доля самок в пещере Долганская Яма в мае была достоверно выше (Рисунок 19), таким образом соотношение полов весной было противоположным по сравнению с роением в июле-августе (χ^2 = 244.44, *d.f.* = 2, $P < 0.001$). В то же

время оно было ближе к соотношению полов в сентябре, но даже в этом сравнении выборки достоверно отличались (χ^2 = 8.019, *d.f.* = 1, *P*=0.0046).

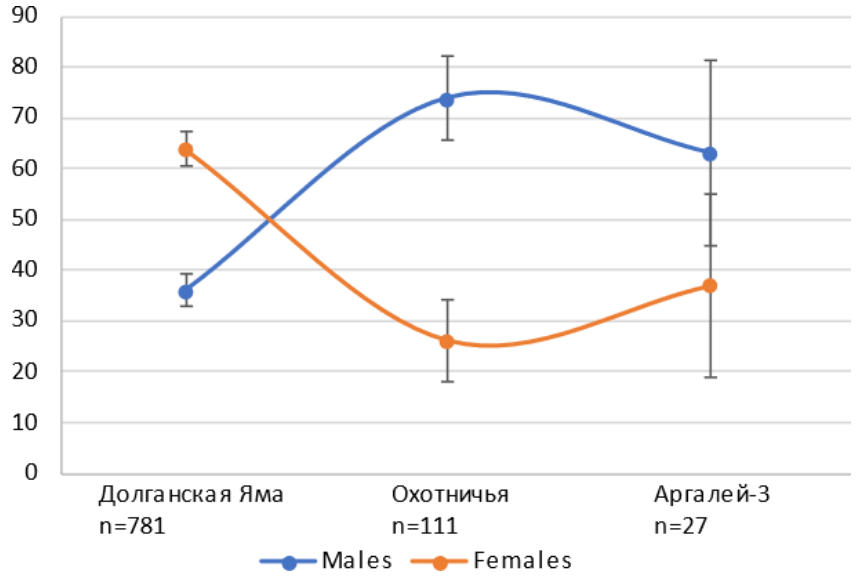


Рисунок 19. Соотношение полов (в % с 95% ДИ) в местах весеннего роения.

В пещере Охотничья весной преобладали самцы, что соответствует соотношению полов в этом месте в сентябре (χ^2 = 0.051, *d.f.*=1, *P* < 0.822). В пещере Аргалей-3 численно преобладали самцы, но различие долей самцов и самок недостоверно из-за низкой выборки.

5.1.6. Возрастная структура и её динамика в местах летне-осеннего роения

Доля взрослых особей среди всех видов рукокрылых в местах летне-осеннего роения составляла от 71,1 до 100% (Рисунок 20). Сеголетки не зарегистрированы в пещере Долганская Яма в июле. Выборки 4, 6-10 и 13 на Рис. 28, для которых доля сеголетков составляла от 8,6 до 14,9%, значимо не различались (χ^2 = 5.421, *d.f.* = 6, *P*=0.489) Самые высокие доли сеголетков наблюдались в пещере Монасатуйская, штольне Таландинская в первой половине августа и в пещере Долганская Яма в середине сентября, составляя 20.9, 24.0 и 28.9%, соответственно (χ^2 = 85.329, *d.f.* = 9, *P*=0.0001).

Возрастная структура *P. ognevi* в большинстве мест роения соответствовала общему паттерну по всем видам, за исключением штольни Таландинская, пещер Лургинканская и Монасатуйская. В штольне Таландинская половина всех

сеголетков приходилась на малочисленные виды *M. bombinus* и *M. ussuriensis*. В пещере Лургиканская группу сеголетков составляли только *M. ikonnikovi* и *M. hilgendorfi*. Необходимо отметить, что несмотря на низкое обилие *M. ikonnikovi* в местах летне-осеннего роения, встречаемость его сеголетков среди мест, где вид зарегистрирован, составляла 87,5%. В пещере Монасатуйская сеголетки относились исключительно к *M. davidii*, сеголетки самцов и самок были представлены в равных долях.

В пещерах с наиболее репрезентативными данными, Мечта и Долганская Яма, доля сеголетков возрастала с середины августа (9,6%) по конец августа (14,9%) и с июля (0%) по сентябрь (28,9%), соответственно. Но при этом в пещере Аргалей-3 доля сеголетков снижалась с третьей декады августа (11,9%) по середину сентября (3,0%).

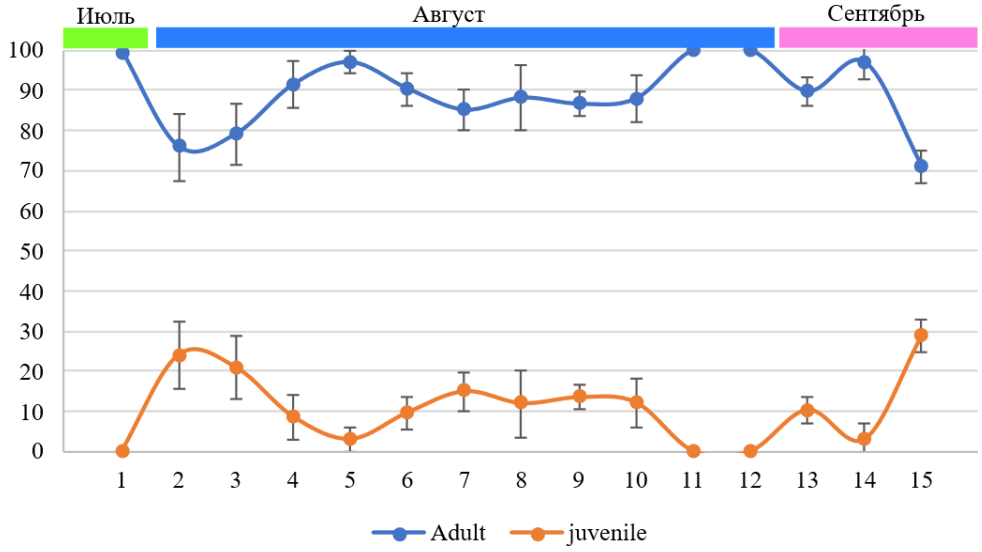


Рисунок 20. Возрастная структура рукокрылых (в % с 95% ДИ) в местах летне-осеннего роения. 1 – Долганская Яма (n=356), 2 – Таландинская (n=100), 3 – Монасатуйская (n=105), 4 – Хээтэй Мокрая (n=93), 5 – Соктуй-Милозанская (n=135), 6 – Мечта 2021 (n=209), 7 – Мечта 2018 (n=194), 8 – Аргалей-3 (n=59), 9 – Долганская Яма (n=486), 10 – Лургиканская (n=116), 11 – Жемчужная (n=119), 12 – Рождественская (n=110), 13 – Охотничья (n=290), 14 – Аргалей-3 (n=67), 15 – Долганская Яма (n=498).

5.1.7. Динамика состояния тела рукокрылых в местах роения

5.1.7.1. Динамика массы тела взрослых *P. ognevi*

Вначале было выполнено сравнение 7 выборок по массе тела взрослых самцов и самок *P. ognevi*. Масса тела самцов и самок *P. ognevi* достоверно различалась в обоих выборках в период весеннего роения, в конце августа (пещ.

Мечта) и середине сентября (пещ. Долганская Яма) (Таблица 5).

Таблица 5. Результаты теста Манна-Уитни при сравнении массы тела (г.) самцов и самок *P. ognevi* в каждой из выборок.

Апрель-Май		**Август**			**Сентябрь**	
Охотничья	**Долган. Яма**	**Долган. Яма**	**Таландин.**	**Мечта**	**Охотничья**	**Долган. Яма**
335,5 $P< 0{,}001$ N_1=73, N_2=25	210,5 $P< 0{,}001$ N_1=38, N_2=57	193,5 P=1 N_1=52, N_2=17	248,0 P=0,065 N_1=45, N_2=16	35,5 $P< 0{,}001$ N_1=30, N_2=26	143,0 P=1 N_1=56, N_2=18	50,0 $P< 0{,}001$ N_1=14, N_2=12

Примечание: цветом выделены выборки, где масса самцов достоверно отличалась от массы самок.

Масса тела взрослых самцов *P. ognevi* в период весеннего роения достоверно отличалась от остальных периодов и была самой низкой, составляя в среднем 6,99-7,18 г. (Рисунок 21). В период летне-осеннего роения масса взрослых самцов *P. ognevi* в пещ. Долганская Яма в сентябре достоверно отличалась от всех остальных выборок и была максимальной, составляя в среднем 9,76 г., а самое низкое среднее значение было 7,73 г. в штольне Таландинская в августе. Описательная статистика и результаты тестов Манна-Уитни по массе тела взрослых самцов *P. ognevi* приведены в Приложении 6.

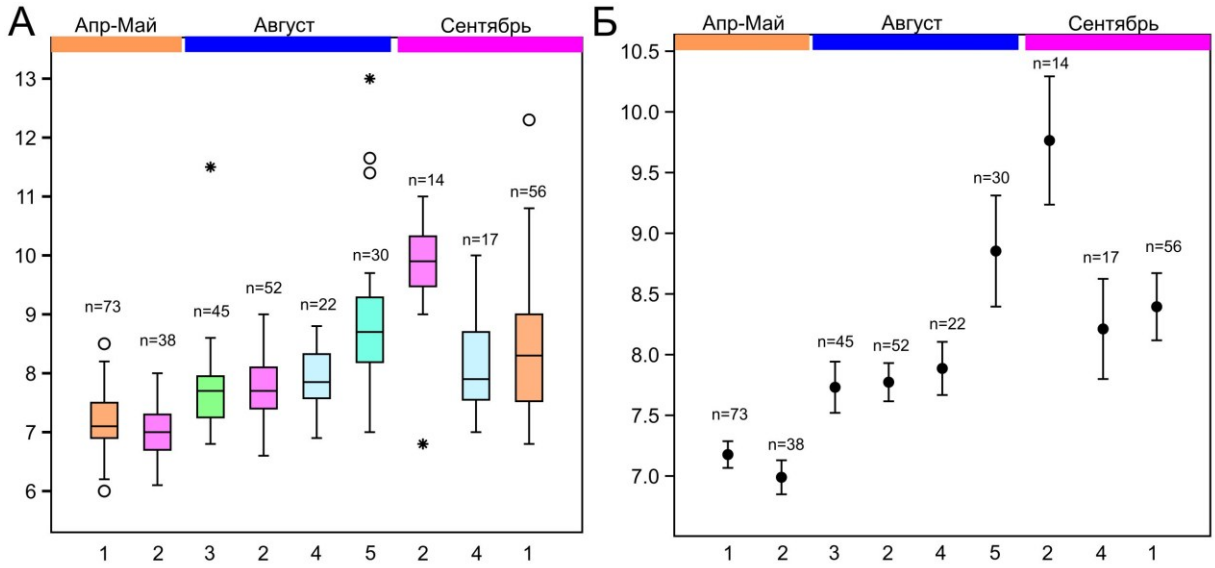


Рисунок 21. Динамика массы тела (г.) **взрослых самцов *P. ognevi*** в местах роения. Бокс-плоты: о – выбросы, * - экстремумы, усы – минимум и максимум без учёта выбросов и экстремумов (А); и средние значения с 95% ДИ (Б). 1 – Охотничья, 2 – Долганская Яма, 3 – Таландинская, 4 – Аргалей-3, 5 – Мечта 2018.

Масса тела взрослых самок *P. ognevi* в период весеннего роения достоверно не отличалась от таковой в первой половине августа (по большинству попарных сравнений), составляя в среднем от 7,72 до 8,45 г. (Рисунок 22, Приложение 7). В

период летне-осеннего роения масса взрослых самок *P. ognevi* в конце августа и сентябре достоверно отличалась от всех остальных выборок и была максимальной, составляя в среднем от 9,75 до 11,98 г.

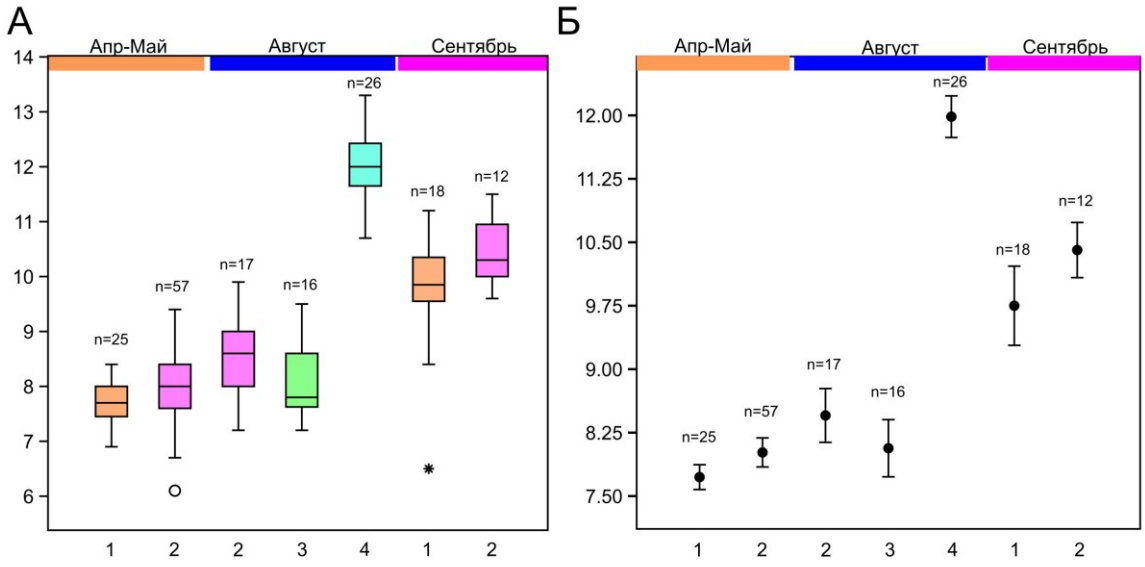


Рисунок 22. Динамика массы тела (г.) **взрослых самок *P. ognevi*** в местах роения. Бокс-плоты: о – выбросы, * - экстремумы (А) и средние значения с 95% ДИ (Б). 1 – Охотничья, 2 – Долганская Яма, 3 – Таландинская, 4 – Мечта 2018.

5.1.7.2. Динамика массы тела взрослых самцов *M. hilgendorfi*

Масса взрослых самцов *M. hilgendorfi* в сер. августа достоверно отличалась от таковой в конце августа и сентябре и была самой низкой (Рисунок 23, Приложение 8), составляя 8,96-9,04 г. В кон. августа и сентябре масса составляла 10,3-11,79 г.

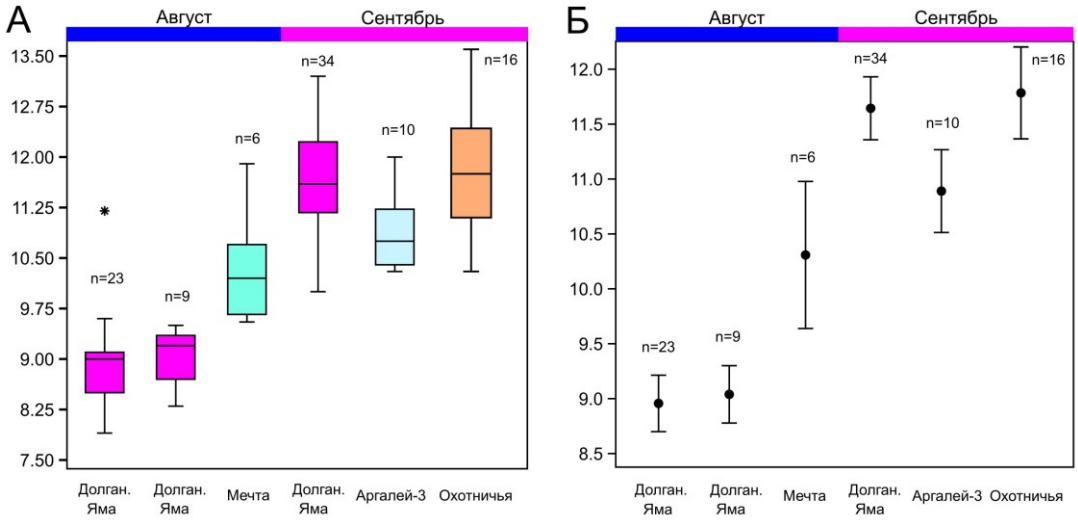


Рисунок 23. Динамика массы тела (г.) **взрослых самцов *M. hilgendorfi*** в местах роения. Бокс-плоты: * - экстремумы, усы – минимум и максимум без учёта выбросов и экстремумов (А); и средние значения с 95% ДИ (Б).

5.1.7.3. Динамика индексов состояния тела (BCI) взрослых *P. ognevi*

Так как для расчёта *BCI* используются значения массы тела и длины предплечья, сначала выполним сравнительный анализ по длине предплечья. Линейные размеры (длина предплечья) самцов и самок *P. ognevi* значимо различались лишь в двух выборках из семи – в Долганской Яме весной и Таландинской штольне в августе.

При сравнении выборок по длине предплечья взрослых самцов *P. ognevi* значимые различия наблюдались преимущественно между весенними и летне-осенними местами роения (результаты 5 значимых тестов из 7) (Приложение 9). Значимые различия наблюдались между местами роения, значительно удалёнными по широте (4 значимых теста из 7). При сравнении выборок по длине предплечья взрослых самок *P. ognevi* значимых различий не обнаружено ни в одной из исследуемых выборок (Приложение 12).

В случае *BCIsr*, рассчитанного по Speakman и Racey (1986), достоверные различия между самцами самками наблюдались в 4 выборках из 7 – в обоих местах весеннего роения, в Мечте в августе и Охотничьей в сентябре. В то же время, по *BCIvp*, рассчитанному по Васеньков, Потапов (2007), самцы и самки значимо различались лишь в Мечте в августе (Таблица 6).

Таблица 6. Результаты теста Манна-Уитни при сравнении длины предплечья (мм.) и индексов состояния тела (*BCIsr*, *BCIvp*) **взрослых самцов и самок *P. ognevi*** в каждой из выборок.

Апрель-Май		**Август**			**Сентябрь**	
Охотничья	**Долган. Яма**	**Долган. Яма**	**Таландин.**	**Мечта**	**Охотничья**	**Долган. Яма**
Длина предплечья (в мм.):						
643,5 P=1 N_1=73, N_2=25	500,5 P<0,001 N_1=38, N_2=57	224,5 P=0,375 N_1=52, N_2=17	82,0 P<0,001 N_1=45, N_2=16	206,0 P=1 N_1=30, N_2=25	190,5 P=0,182 N_1=56, N_2=17	37,0 P=1 N_1=14, N_2=12
Индекс состояния тела по Speakman, Racey, 1986 (BCIsr):						
424,0 P=0,008 N_1=73, N_2=25	279,5 P<0,001 N_1=38, N_2=57	245,0 P=0,930 N_1=52, N_2=17	338,0 P=1 N_1=45, N_2=16	33,0 P<0,001 N_1=30, N_2=25	121,0 P=0,003 N_1=56, N_2=17	71,5 P=1 N_1=14, N_2=12
Индекс состояния тела по Васеньков, Потапов, 2007 (BCIvp):						
721,0 P=1 N_1=73, N_2=25	668,0 P=0,197 N_1=38, N_2=57	379,0 P=1 N_1=52, N_2=17	199,0 P=1 N_1=45, N_2=16	43,0 P<0,001 N_1=30, N_2=25	225,0 P=0,981 N_1=56, N_2=17	68,0 P=1 N_1=14, N_2=12

Примечание: цветом выделены выборки, где показатели самцов достоверно отличалась от самок.

Индекс состояния тела *BCIsr* взрослых самцов *P. ognevi* составлял от 0,150 до 0,316, а средние значения колебались от 0,175 весной до 0,246 в сер. сентября (Рисунок 24). Значимые различия наблюдались между весенними и летне-осенними местами роения (результаты 14 из 22 значимых тестов), а также между разными периодами в летне-осенний период (август *vs.* кон. августа-сентябрь) (результаты 6 тестов из 22 значимых) (Приложение 10). И наконец, *BCIsr* в пещ. Долганская Яма в сер. сентября отличался от всех выборок, кроме Мечты в конце августа.

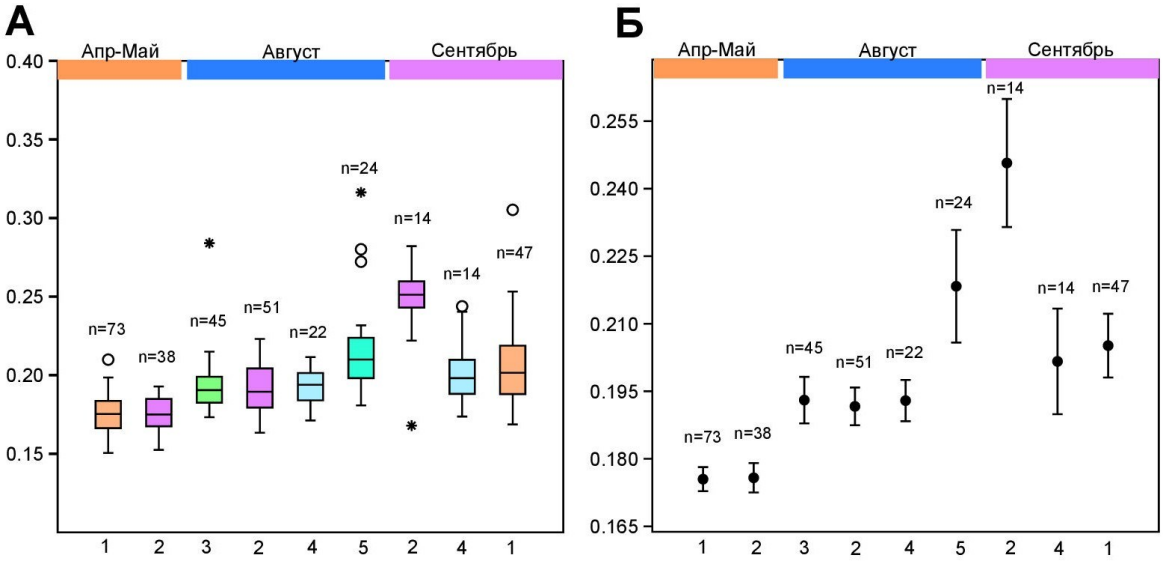


Рисунок 24. Динамика *BCIsr* (по Speakman и Racey) **взрослых самцов *P. ognevi*** в местах роения. Бокс-плоты: о – выбросы, * - экстремумы, усы – минимум и максимум без учёта выбросов и экстремумов (А); и средние значения с 95% ДИ (Б). 1 – Охотничья, 2 – Долганская Яма, 3 – Таландинская, 4 – Аргалей-3, 5 – Мечта 2018.

В свою очередь, индекс состояния тела *BCIvp* взрослых самцов *P. ognevi* составлял от 0,739 до 1,566, а средние значения колебались от 0,876 до 1,299 (Рисунок 25). Средние значения индекса *BCIvp* в большинстве выборок были ниже базового уровня 1,0 или близкими к нему.

Только в пещере Долганская Яма в сентябре среднее *BCIvp* заметно превышало базовый уровень на 30%, эта выборка значимо отличалась от всех исследуемых выборок. Данная выборка отличается комбинацией позднего периода и наиболее северной широтой расположения пещеры. Значимые различия наблюдались между весенними и летне-осенними местами роения (результаты 11 из 19 значимых тестов) (Приложение 11).

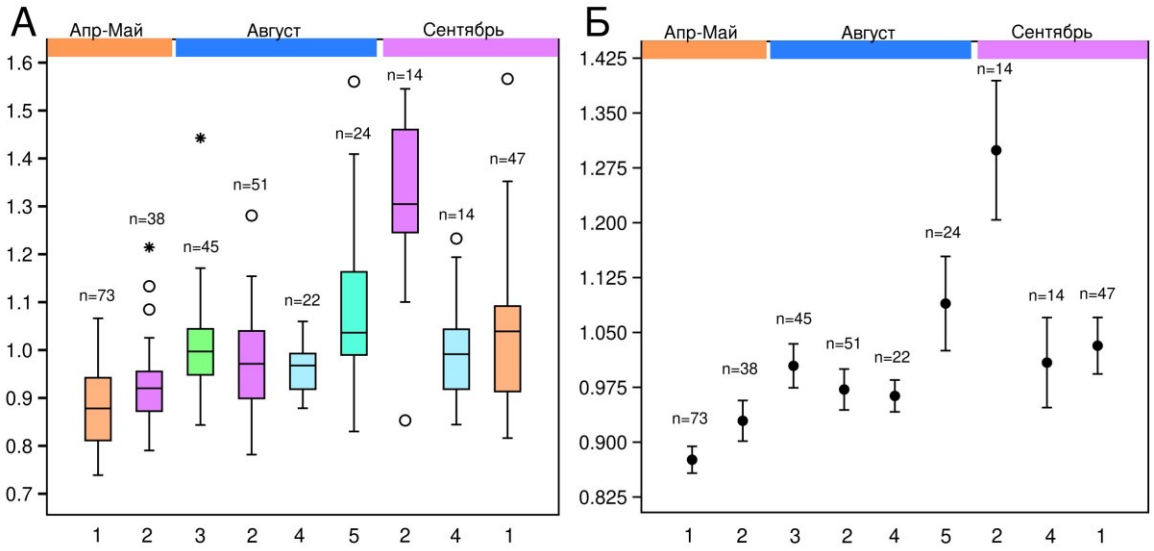


Рисунок 25. Динамика *BCIvp* (по Васенькову и Потапову) **взрослых самцов *P. ognevi*** в местах роения. Бокс-плоты: о – выбросы, * - экстремумы, усы – минимум и максимум без учёта выбросов и экстремумов (А); и средние значения с 95% ДИ (Б). 1 – Охотничья, 2 – Долганская Яма, 3 – Таландинская, 4 – Аргалей-3, 5 – Мечта 2018.

Индекс состояния тела *BCIsr* взрослых самок *P. ognevi* составлял от 0,153 до 0,320, а средние значения колебались от 0,186 весной до 0,287 в конце августа (Рисунок 26). Две выборки в весенний период значимо не отличались. Значимые различия наблюдались между весенними и летне осенними местами роения (результаты 7 тестов из 15 значимых тестов). Три выборки, соответствующие наиболее поздним периодам роения (кон. августа-сентябрь), значимо отличались от выборок в середине августа (Приложение 13).

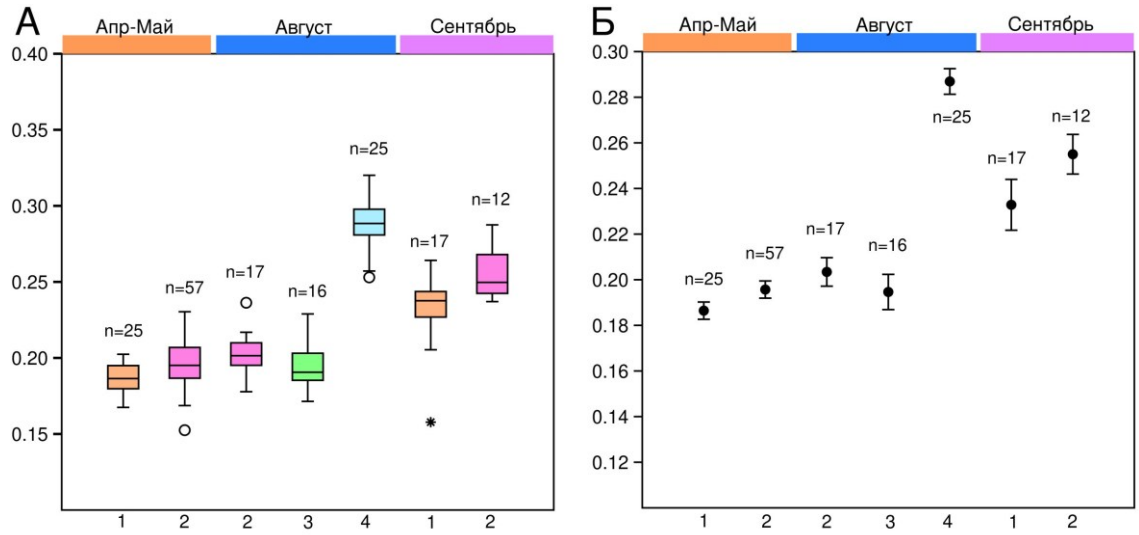


Рисунок 26. Динамика *BCIsr* (по Speakman и Racey) **взрослых самок *P. ognevi*** в местах роения. Бокс-плоты: о – выбросы, * - экстремумы (А) и средние значения с 95% ДИ (Б). 1 – Охотничья, 2 – Долганская Яма, 3 – Таландинская, 4 – Мечта 2018.

Индекс состояния тела *BCIvp* взрослых самок *P. ognevi* составлял от 0,775 до 1,642, а средние значения колебались от 0,907 весной до 1,385 в сентябре (Рисунок 27). Средние значения индекса *BCIvp* в более ранние периоды (весна, первая половина августа) были ниже базового уровня 1,0, тогда как в более поздние периоды (кон. августа-сентябрь) выше базового уровня на 11-39%. Большинство попарных тестов Манна-Уитни повторяет результаты для выборок по *BCIsr* (Приложение 14).

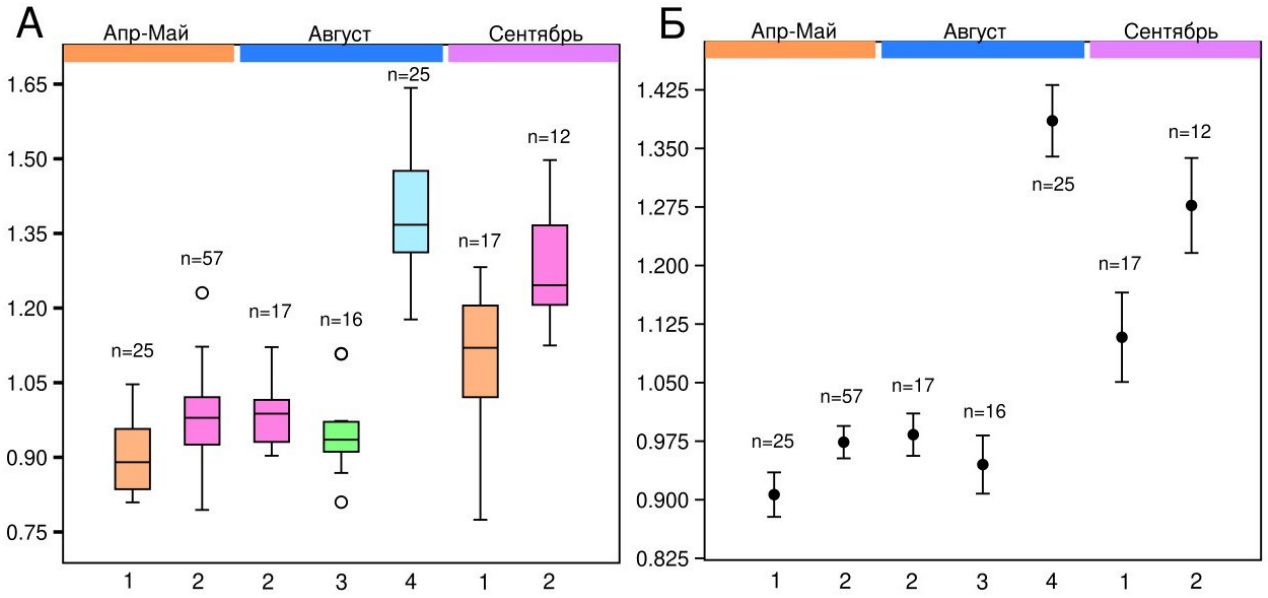


Рисунок 27. Динамика *BCIvp* (по Васенькову и Потапову) **взрослых самок *P. ognevi*** в местах роения. Бокс-плоты: o – выбросы, * - экстремумы (А) и средние значения с 95% ДИ (Б). 1 – Охотничья, 2 – Долганская Яма, 3 – Таландинская, 4 – Мечта 2018.

5.1.7.4. Динамика индексов состояния тела (*BCI*) взрослых самцов *M. hilgendorfi*

Сравнительный анализ выборок по длине предплечья взрослых самцов *M. hilgendorfi* показал наличие значимых различий между выборкой из Долганской Ямы и выборками из пещер Мечта, Аргалей-3 и Охотничья (4 теста из 4 значимых тестов) (Приложение 15). Индекс состояния тела *BCIsr* составлял от 0,216 до 0,351, а средние значения колебались от 0,236 в середине августа до 0,307 в сентябре (Рисунок 28). Значимые различия наблюдались для большинства попарных сравнений (Приложение 26).

Индекс состояния тела *BCIvp* составлял от 0,778 до 1,426, а средние

значения колебались от 0,903 в середине августа до 1,183 в середине сентября (Рисунок 29). Средние значения индекса *BCIvp* в более ранние периоды (вторая половина августа) были ниже базового уровня 1,0, тогда как в более поздние периоды (сер. сентября) выше базового уровня на 5-12%. Большинство попарных тестов Манна-Уитни повторяют результаты по *BCIsr* (Приложение 17).

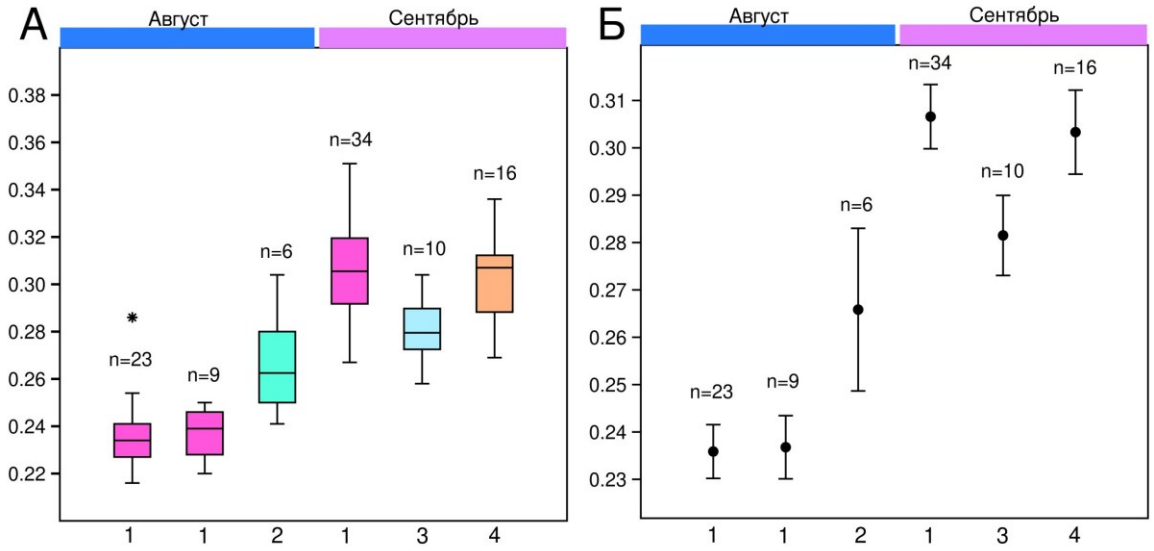


Рисунок 28. Динамика *BCIsr* (по Speakman и Racey) **взрослых самцов *M. hilgendorfi*** в местах роения. Бокс-плоты: * - экстремумы (значения, отстоящие от края бокса на 3 его длины и более), усы – минимум и максимум без учёта выбросов и экстремумов (А); и средние значения с 95% ДИ (Б). 1 – Долганская Яма, 2 – Мечта, 3 – Аргалей-3, 4 – Охотничья.

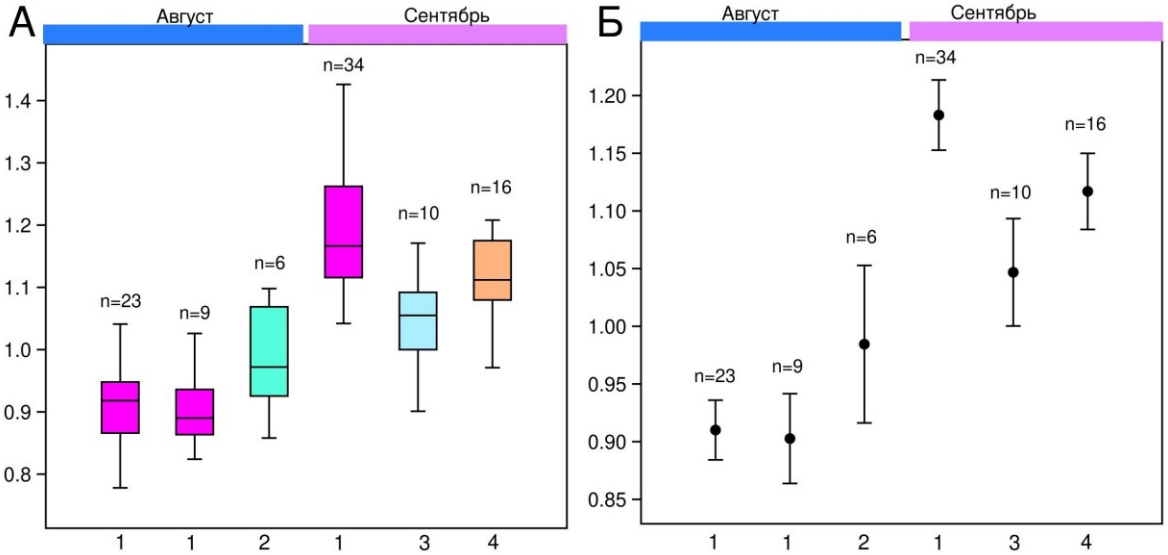


Рисунок 29. Динамика *BCIvp* (по Васенькову и Потапову) **взрослых самцов *M. hilgendorfi*** в местах роения. Бокс-плоты: * - экстремумы, усы – минимум и максимум без учёта выбросов и экстремумов (А); и средние значения с 95% ДИ (Б).

5.1.7.5. Корреляция массы и BCI рукокрылых в местах роения

Корреляционный анализ показателей взрослых самцов *P. ognevi*

обнаруживает сильную положительную корреляцию между массой и *BCIsr* (0,870-0,980), а также между разными индексами состояния тела *BCIsr* и *BCIvp* (0,727-0,922) во всех исследованных выборках (Таблица 7). В то же время между массой и *BCIvp* наблюдается преимущественно умеренная положительная корреляция.

Таблица 7. Значения коэффициентов корреляции Пирсона и Спирмена (rs) для выборок взрослых самцов *P. ognevi*.

Выборки/показатели	**Масса и *BCIsr***	**Масса и *BCIvp***	***BCIsr* и *BCIvp***
1. Охотничья (n=73)	0,924 *p*=0,0001	0,555 *p*=0,0001	0,831 *p*=0,0001
2. Долганская Яма (n=38)	0,870 *p*=0,0001	0,367 *p*=0,0254	0,727 *p*=0,0001
3. Таландинская (n=45)	0,936 *p*=0,0001	0,582 *p*=0,0001	0,804 *p*=0,0001
4. Долганская Яма (n=51)	0,956 *p*=0,0001	0,741 *p*=0,0001	0,904 *p*=0,0001
5. Аргалей-3 (n=22)	0,968 *p*=0,0001	0,597 *p*=0,0034	0,780 *p*=0,0001
6. Мечта (n=24)	0,931 *p*=0,0001	0,673 *p*=0,0005	0,877 *p*=0,0001
7. Долганская Яма (n=14)	0,889 *p*=0,0001	0,636 *p*=0,0171	0,890 *p*=0,0001
8. Аргалей-3 (n=14)	0,980 *p*=0,0001	0,828 *p*=0,0006	0,922 *p*=0,0001
9. Охотничья (n=47)	0,975 *p*=0,0001	0,791 *p*=0,0001	0,906 *p*=0,0001

Примечание: цветом выделены значения коэффициента Спирмена.

Корреляционный анализ для показателей взрослых самок *P. ognevi* демонстрирует схожую картину – сильная положительная корреляция массы и *BCIsr* (0,842-0,984), а также разных индексов состояния тела (0,705-0,903) для всех выборок, но при этом умеренная положительная корреляция массы и *BCIvp* для большинства выборок (Приложение 21). Для взрослых самцов *M. hilgendorfi* наблюдалась сильная положительная корреляция массы и *BCIsr* (0,762-0,981), сильная или умеренная положительная корреляция индексов *BCIsr* и *BCIvp* (0,638-0,921) и слабая или умеренная положительная корреляция массы и *BCIvp* (Приложение 18).

5.1.8. Кольцевание и регистрация повторных отловов рукокрылых

Всего в 7 местах весеннего (конец апреля-май) и летне-осеннего роения

(конец июля-сентябрь) было окольцовано 1204 особи. Доля особей, окольцованных в другом месяце и более времени назад, от числа отловленных особей колебалась от 2,6% до 13,4% (Таблица 8). В пещерах Охотничья в апреле, Мечта в конце августа, Аргалей-3 в конце августа и сентябре среди повторно отловленных особей преобладали или были только *P. ognevi*. В то же время в пещере Мечта в сер. августа среди повторно отловленных особей преобладали *M. sibiricus*, а в конце августа 2023 г. – преобладали *M. petax* и *P. ognevi*.

Таблица 8. Статистика кольцевания и регистрации повторных отловов рукокрылых.

Пещеры/штольни, месяц, год, кол-во отловленных особей		**Окольцованные особи**		**Повторные отловы**	**Структура повторов по годам, прошедших с момента кольцевания; нижняя строка - % возврата от пула колец соответствующего года**						
		Кол-во / Доля от числа отловленных в %		**Кол-во / Доля от числа отловленных в %, виды**	**0**	**1**	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**
Охотничья, Апрель 2019 г.	116	95	81,9	7 / 6,0 *P. ognevi* (4) *E. nilssonii* (2) *M. hilgendorfi* (1)	-	5 3,0	-	2 1,4	-	-	-
Долганская Яма Май 2018 г.	781	94	12,0	0 / 0	0	0	-	-	-	-	-
Аргалей-3 Май 2016 г.	27	18	66,7	0 / 0	-	0	0	-	-	-	-
Долганская Яма Июль 2022 г.	356	283	79,5	0 / 0	-	-	-	-	-	-	-
Мечта Август 2021 г.	209	88	42,1	17 / 8,1 *M. sibiricus* (12) *M. petax* (5)	-	-	-	4 3,3	2 2,3	8 12,5	3 10,0
Мечта Август 2018 г.	194	120	61,9	5 / 2,6 *P. ognevi* (4) *M. petax* (1)	4 1,7	1 1,1	-	-	-	-	-
Мечта Август 2023 г.	175	4	2,3	14 / 8,0 *P. ognevi* (7) *M. petax* (7)	-	-	2 0,9	-	-	9 7,5	3 3,4
Аргалей-3 Август 2019 г. n=59	59	52	88,1	4 / 6,8 *P. ognevi* (4)	-	-	-	2 11,1	-	1 3,6	-
Долганская Яма Август 2018 г.	964	138	14,3	1 / 0,1 *P. ognevi*	-	1 1,0	-	-	-	-	-
Лургиканская Август 2021 г.	139	23	16,5	0 / 0	-	-	-	-	-	-	-
Соктуй-Милозан. Август 2021 г.	43	39	90,7	0 / 0	-	-	-	-	-	-	-
Таландинская Август 2018 г.	100	80	80,0	0 / 0	-	-	-	-	-	-	-
Охотничья Сентябрь 2016 г.	145	30	20,7	0 / 0	-	-	-	-	-	-	-
Долганская Яма Сентябрь 2017 г.	498	98	19,7	0 / 0	-	-	-	-	-	-	-
Аргалей-3 Сентябрь 2019 г.	67	42	62,7	9 / 13,4 *P. ognevi* (9)	5 8,5	-	-	3 16,7	1 16,7	-	-
Всего:		**1204**									

5.2. Связь роения и филогеографических структур популяций

В исследованных местах роения мы неоднократно регистрировали увеличенные эпидидимисы (придатки семенников) у самцов рукокрылых, что свидетельствует о возможном спаривании в этот период. Смешение разных генетических линий в местах роения подтверждается различными данными по филогеографическим структурам ночниц. Так, большинство уникальных гаплотипов западной гаплогруппы *Myotis longicaudatus* найдено в местах роения в Прибайкалье и только в месте роения в Приангарье пересекаются ареалы двух широко распространённых гаплотипов *E4* и *E8* (см. раздел 5.3.1). В свою очередь, контактная зона западной и восточной гаплогрупп сибирской ночницы (*M. sibiricus*) выявлена в месте роения на севере Бурятии (см. раздел 5.4.1).

В случае с филогеографической структурой *M. petax* выделяется несколько локалитетов с относительно большой выборкой, относящихся к местам роения и летним выводковым колониям. Гаплотипы из места роения на севере Бурятии образуют не менее 4-х отдельных субклад на деревьях, в то время как особи из летних колоний образуют компактные субклады (см. раздел 5.5), что говорит о более высоком генетическом разнообразии в месте роения.

Таким образом, доказательства смешения разных генетических вариантов рукокрылых в местах роения можно объединить в следующую схему:

1. Контактная зона гаплогрупп (линий);
2. Морфо-молекулярное несоответствие;
3. Высокое генетическое разнообразие.

Далее подробно рассмотрим филогеографические паттерны каждого из трёх модельных видов ночниц.

5.3. Филогеография *Myotis longicaudatus*

5.3.1. Реконструкция филогеографического паттерна *M. longicaudatus*

Филогенетический анализ по гену *cyt b* мтДНК выявил наиболее базальное положение *M. l. longicaudatus* внутри вида. Единственной кладой с высокой поддержкой (>90) была *M. l. eniseensis*. Медианная сеть гаплотипов показала

разделение на две основные гаплогруппы, восточную и западную, и включала 20 гаплотипов по всему ареалу вида (Рисунок 30). Большинство гаплотипов были разделены только одним мутационным шагом. Анализ AMOVA (по попарным различиям) показал, что 69,67% генетической изменчивости обусловлено различиями между двумя основными гаплогруппами, а меж- и внутрипопуляционная изменчивость объясняет 18,30% и 12,03% генетической изменчивости, соответственно. Генетическая дифференциация между двумя основными гаплогруппами составляла 0,918% (0,927% K2P), между материковыми и островными образцами восточной гаплогруппы – 0,465%, а среди популяций была высокой (F_{ST}=0,879) и значимой (p=0,000). Попарные значения F_{ST} составляли 0,664-0,714 (0,000≤p≤0,006) между материковыми и различными островными популяциями восточной гаплогруппы и 0,439 (p=0,000) среди популяций западной гаплогруппы.

Западная гаплогруппа. Приблизительный ареал гаплогруппы простирается от Северо-Западного Алтая и верховьев р. Оби на восток до Большого Хингана, на юг включая таежную зону и прилегающие лесостепные районы Монголии. Один экземпляр *M. longicaudatus* обнаружен в бассейне Среднего Амура. Большинство образцов (81%) принадлежало к гаплотипам *E4* и *E8*, при этом их ареалы перекрывались только в пещере Аргалей-3, расположенной в Приангарье и являющейся местом роения рукокрылых. Гаплотип *E4* был широко распространен в Прибайкалье, Забайкалье и Северной Монголии, а гаплотип *E8* — на западном краю ареала вида, на Алтае, в Кузнецком Алатау и Красноярском крае. Популяция в Прибайкалье и Забайкалье содержала пять уникальных гаплотипов, обнаруженные преимущественно в местах роения.

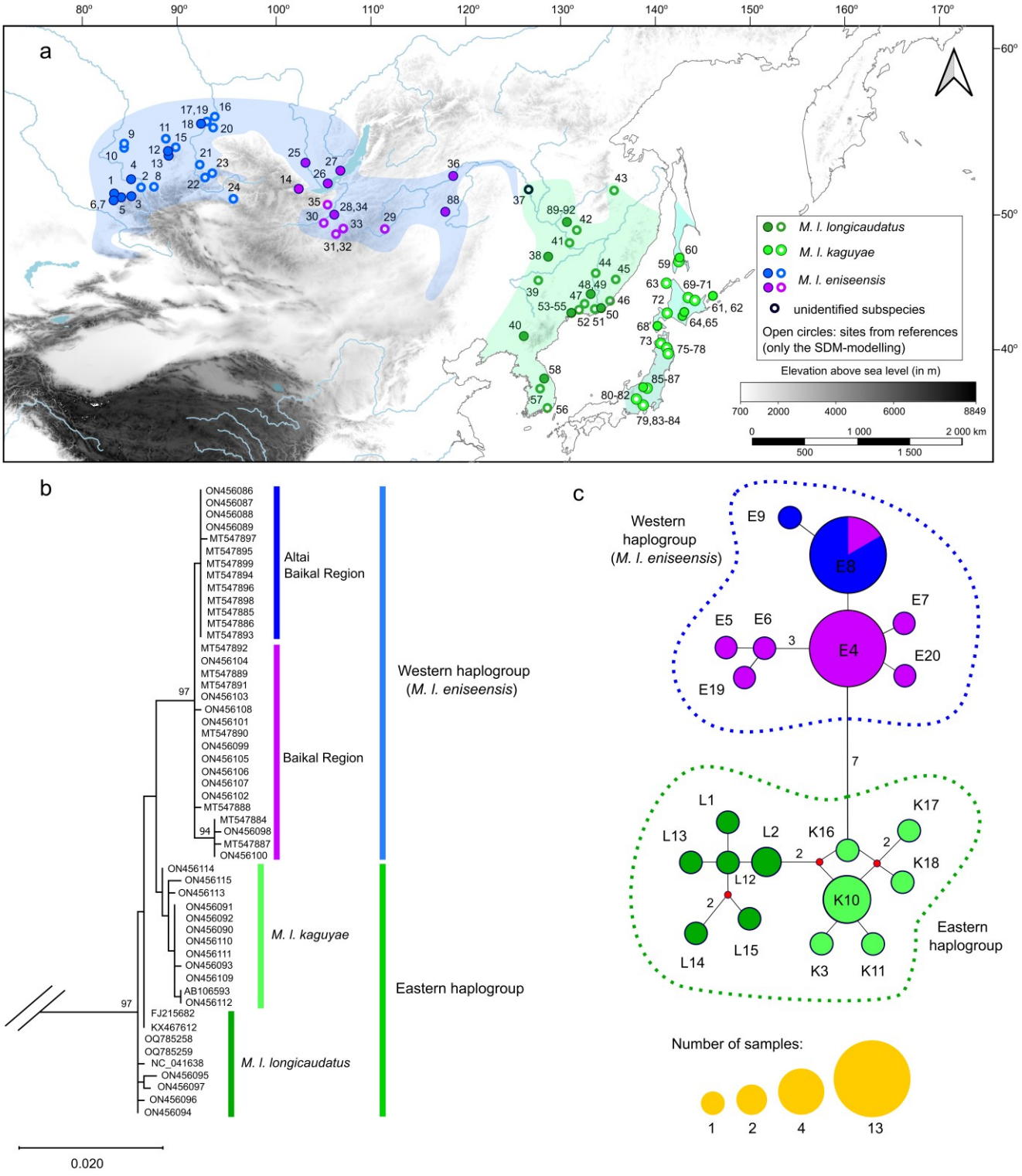


Рисунок 30**.** Карта, показывающая приблизительные ареалы подвидов *M. longicaudatus* по данным SDM-моделирования (Kazakov et al., 2025), места сбора образцов и места находок (пустые) из литературных источников (a); источник данных о гидрографии и рельефе: ESRI, Open Street Maps (Adjusted); Projection: WGS 84. Дерево максимального правдоподобия (ML), основанное на 55 последовательностях *cyt b* (1140 п.н.) *M. longicaudatus* и внешних групп (b), и медианная сеть гаплотипов *cyt b M. longicaudatus* (c); цветовая кодировка дана в зависимости от географических зон; размер круга соответствует количеству образцов, а числа показывают число мутаций, разделяющих гаплотипы.

Восточная гаплогруппа. Приблизительный ареал на материке включает Корейский полуостров, равнину Сунляо (провинции Ляонин, Цзилинь и Хэйлунцзян Китая), Сихотэ-Алинь (Приморский край России) и бассейн среднего и нижнего течений р. Амур. Островные популяции распространены на островах Хонсю, Хоккайдо, Сахалин, Кунашир (Курильские острова) и Рисири. Особи, отловленные в северной и южной частях равнины Сунляо на расстоянии 700 км друг от друга, принадлежали к одному и тому же гаплотипу. В то же время в южном Приморье в радиусе 150 км обнаружено четыре уникальных гаплотипа. Мы выявили три уникальных гаплотипа на о. Хонсю, два гаплотипа на о. Хоккайдо, один из них зафиксирован также на о. Кунашир.

До последнего времени зон контакта западной и восточной гаплогрупп *M. longicaudatus* обнаружить не удавалось. Впервые обнаружена зона контакта в бассейне Среднего Амура (Архаринский мун. округ Амурской области). Из 4-х исследованных локалитетов гаплотип западной гаплогруппы был обнаружен только в одном локалитете, составляя 12,5% от числа генотипированных особей.

Результаты анализа распределения попарных генетических дистанций (Mismatch Distribution) для гаплогрупп *M. longicaudatus* показаны на Рисунке 31.

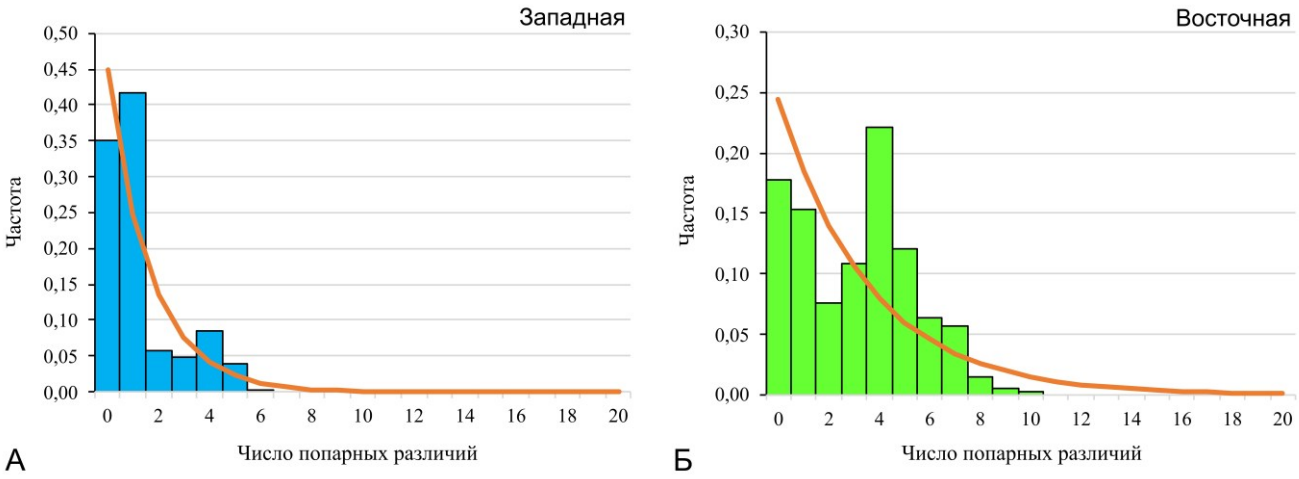


Рисунок 31. Графики распределения попарных генетических дистанций для гаплогрупп *M. longicaudatus*. Столбцы показывают наблюдаемые значения, кривая линия – ожидаемое распределение дистанций.

Для западной гаплогруппы характерно унимодальное распределение, при котором большинство попарных различий находится в области низких

генетических дистанций. Данное распределение соответствует ожидаемому и свидетельствует о недавней экспансии и низком генетическом разнообразии. Для восточной гаплогруппы характерно мультимодальное распределение попарных дистанций, не соответствующее ожидаемому как в случае модели Growth-Decline, так и Constant Population Size. Данное распределение отражает подразделённость гаплогруппы на материковые и островные популяции.

Индексы генетического разнообразия, например, число полиморфных сайтов, гаплотипическое разнообразие и нуклеотидное разнообразие (Таблица 9), свидетельствовали о более высоком генетическом разнообразии в восточной гаплогруппе по сравнению с западной гаплогруппой. Результаты теста Таджимы на нейтральность для каждой из гаплогрупп были незначимыми.

Таблица 9. Генетическое разнообразие гаплогрупп ***M. longicaudatus*** и результаты тестов на нейтральность эволюции, основанные на последовательностях гена *cyt b* мтДНК.

№	**Индексы и тесты на нейтральность**	***Западная гаплогруппа***	***Восточная гаплогруппа***	**Всего**
1	Число последовательностей	44	29	73
2	Число полиморфных сайтов, S	9	16	31
3	Число гаплотипов, h	8	12	20
4	Гаплотипическое (генное) разнообразие, Hd ± SD	0,714 ± 0,05	0,905 ± 0,05	0,885 ± 0,03
5	Нуклеотидное разнообразие, Pi ± SD	1,36 ± 0,29 $\times 10^{-3}$	3,12 ± 0.,38 $\times 10^{-3}$	5,48 ± 0,39 $\times 10^{-3}$
6	Среднее число нуклеотидных различий, k	1,523	3,495	6,145
7	Theta (на сиквенс) от S, Theta-W	2,253	4,447	6,860
8	Tajima's D тест	-0,999 $p > 0,1$	-0,786 $p > 0,1$	-0,346 $p > 0,1$
9	Fu’s F_s тест*	-2,197 p=0,062	**-4,088** p=0,012	-3,242 p=0,020
10	Fay and Wu's H тест	-0,77962 p=0,161	-2,03695 p=0,128	-4,86307 p=0,118
11	Нормализованный Fay and Wu's Hn тест	0,48584	-0,75249	-1,16884

Примечание: *p*-уровень должен быть менее 0,02.

Реконструкции демографической истории гаплогрупп *M. longicaudatus* показали, что возраст восточной гаплогруппы превышает возраст западной гаплогруппы. Для обоих гаплогрупп отмечается этап роста эффективного размера

(экспансия) (Рисунок 32), который закончился для восточной гаплогруппы выходом на плато, в то время как продолжается у западной гаплогруппы.

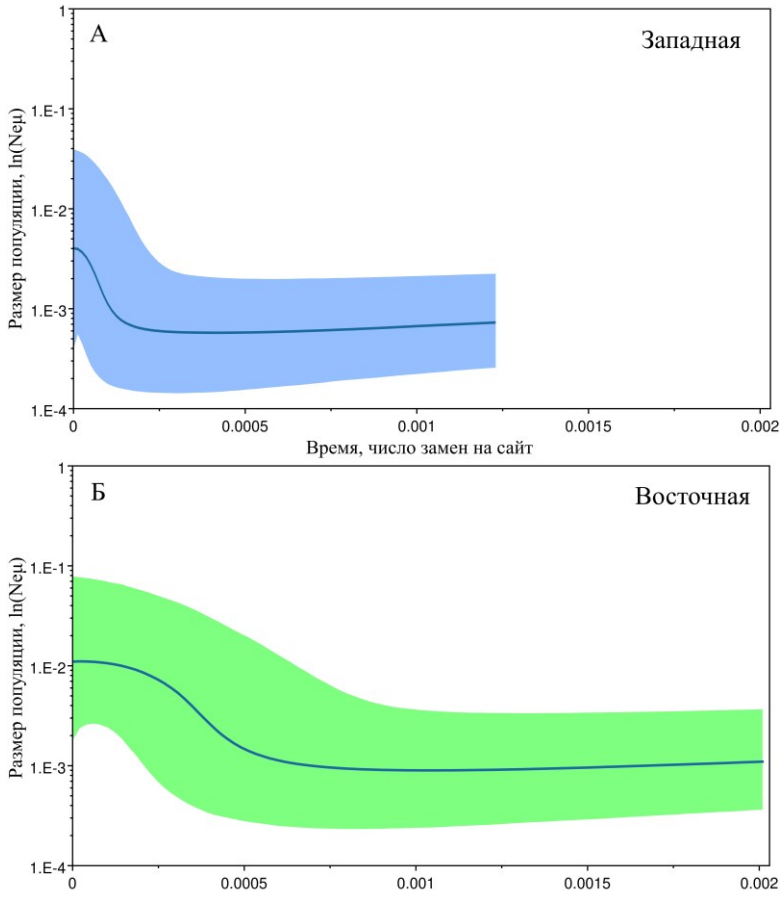


Рисунок 32. Bayesian Skyline Plot для гаплогрупп *M. longicaudatus*. Полужирная линия – медиана, цветные поля – ограничивают верхний и нижний пределы 95% HPD.

Байесов скайлайн, построенный для суммарной выборки *M. longicaudatus*, также предполагает относительно недавно начавшуюся экспансию вида (Рисунок 33).

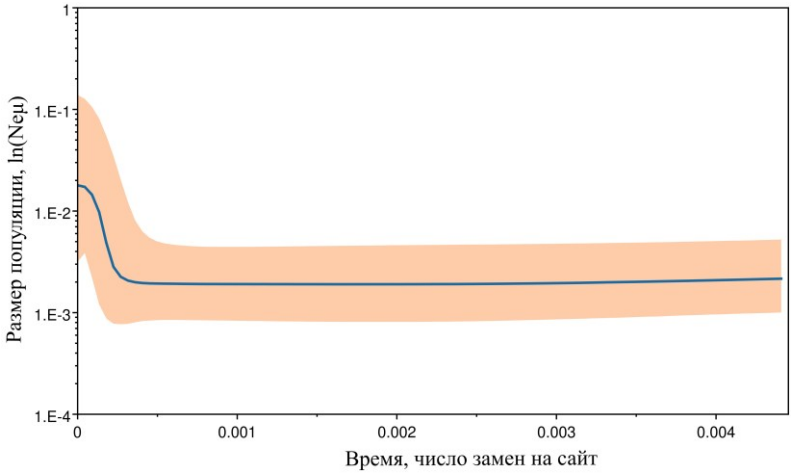


Рисунок 33. Bayesian Skyline Plot для *M. longicaudatus*. Полужирная линия – медиана, цветные поля – ограничивают верхний и нижний пределы 95% HPD.

5.3.2. Морфометрические анализы *M. longicaudatus*

Для сравнения с филогеографическим паттерном были выполнены морфометрические анализы черепа и зубов *M. longicaudatus* в рамках работы Kazakov с соавт. (2025). Всего было измерено 85 черепов *M. longicaudatus*, включая голотипы всех трех признанных подвидов. В анализируемом наборе присутствовали как самцы, так и самки, но с высокой диспропорцией между различными географическими выборками. Предварительный анализ всей выборки не выявил полового диморфизма внутри вида ($p > 0{,}3$), поэтому отклонения по полу были исключены из окончательного анализа. Минимальные, максимальные и средние значения измерений черепа и зубов приведены в Приложении 19. Морфометрические данные были довольно плохо факторизованы: общий вклад первых четырех факторов в общую дисперсию составил менее 70%, что указывает на низкие морфологические различия между географическими выборками *M. longicaudatus*. Тем не менее, в пространстве первых двух главных компонент, несмотря на широкое перекрытие географических выборок, можно было наблюдать тенденцию к разделению, по крайней мере, восточной (*longicaudatus* и *kaguyae*) и западной (*eniseensis*) рас (Рисунок 34).

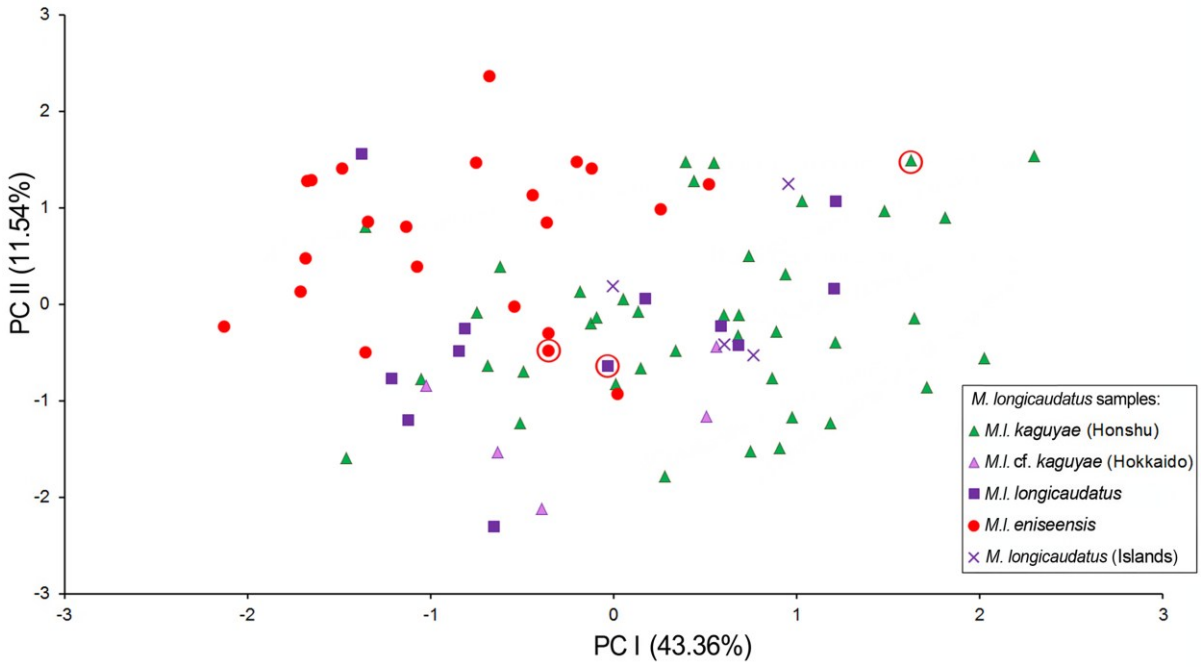


Рисунок 34. Двумерная диаграмма рассеяния для первых двух факторов анализа главных компонентов, основанного на 22 измерениях черепа и зубов *M. longicaudatus* (*n*=83). Голотипы трех признанных подвидов отмечены красными кружками.

В то же время животные с Сахалина и Кунашира были четко связаны с восточными выборками. Первая главная компонента сильно коррелировала с общим размером черепа, при этом значительный вклад вносили кондило-базальная длина (CBL), кондило-канинная длина (CCL), длина нижней челюсти, длины зубных рядов; вторая главная компонента наиболее сильно коррелировала с шириной коронки M2 (M2W) (Приложение 20).

В рамках анализа DFA в обучающую выборку вошли пять географических выборок, а именно: «северный Хонсю», «центральный и западный Хонсю», «Хоккайдо», «Приморье» и «центрально-южная Сибирь». Образцы из Забайкалья, Тункинской долины, Сахалина и Кунашира, а также несколько образцов с неизвестным местонахождением на Хонсю были включены в анализ как неопределенные. Географические выборки были лучше разделены результатами дискриминантного анализа (Рисунок 35). Здесь также наблюдалось значительное перекрытие, но бóльшая часть образцов, представляющих тот или иной признанный подвид, были разделены.

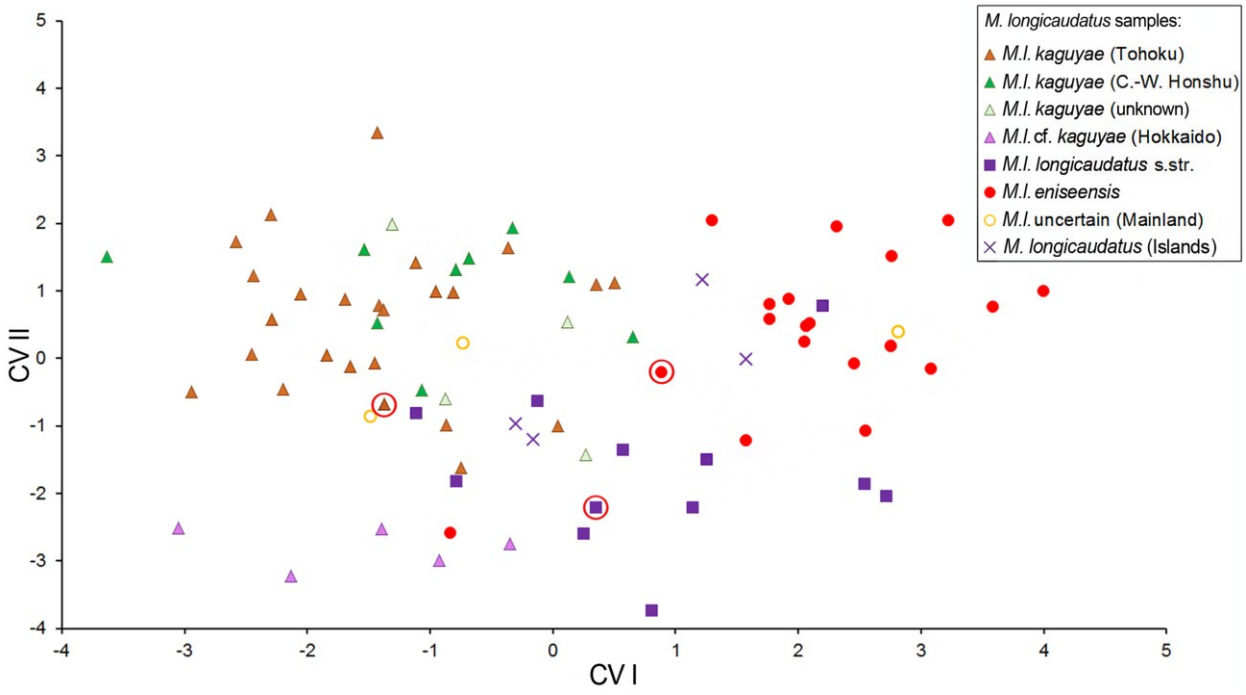


Рисунок 35. Двумерная диаграмма рассеяния для первой и второй канонических переменных дискриминантного анализа, рассчитанного для 22 измерений черепа и зубов *M. longicaudatus* (*n*=83). Голотипы трех признанных подвидов отмечены красными кружками.

Незначимые различия ($p > 0,1$, квадрат расстояния Махаланобиса между центроидами около 5,2) присутствовали только между двумя выборками с острова Хонсю. Остальные выборки были разделены в большей степени ($p < 0,05$). Различия между выборкой «Сибирь» и всеми остальными были наибольшими среди использованных обучающих наборов (Приложение 4). Относительно большие различия между выборкой с Хоккайдо и остальными выборками могут быть артефактом небольшого размера этой выборки. Несмотря на явную тенденцию к разделению географических рас *M. longicaudatus*, отдельные экземпляры глубоко увязли в «чужих» выборках. Например, экземпляр из Новосибирской области определенно был ближе к *M. l. longicaudatus*, чем к *M. l. eniseensis*; однако с точки зрения расстояний Махаланобиса этот экземпляр был далек от всех выборок. Экземпляр из Тункинской долины (Бурятия) был однозначно связан с *M. l. eniseensis*, хотя его расстояние от всех остальных выборок также было довольно большим. Экземпляры из Забайкалья, отловленные в месте роения (пещера Лургиканская), неожиданно оказались похожими на животных с острова Хонсю (и в любом случае принадлежали скорее к восточной, чем к западной расе). Экземпляр с Сахалина был почти на равном расстоянии от всех остальных выборок, хотя формально его отнесли скорее к западной расе. Экземпляры с о. Кунашир (Курильские острова) также не были однозначно связаны ни с одной из выборок по расстоянию от их центроидов; с учетом апостериорных вероятностей все они были формально классифицированы как восточные.

5.4. Филогеография *Myotis sibiricus*

5.4.1. Реконструкция филогеографического паттерна *M. sibiricus*

Медианная сеть гаплотипов по гену *Cyt b* мтДНК показала разделение на 3 основные гаплогруппы, названные западной, восточной и островной, и включала 44 гаплотипа по всему ареалу вида (Рисунок 36). Большинство гаплотипов были разделены только одним мутационным шагом. Генетическая дифференциация между западной и восточной гаплогруппами составляла 0,34%, между западной и

островной гаплогруппами – 0,61%, а между восточной и островной гаплогруппами – 0,49% (даны *p*-дистанции). Средние внутригрупповые *p*-дистанции для гаплогрупп составляли 0.0924, 0.1993, 0.1715%, соответственно.

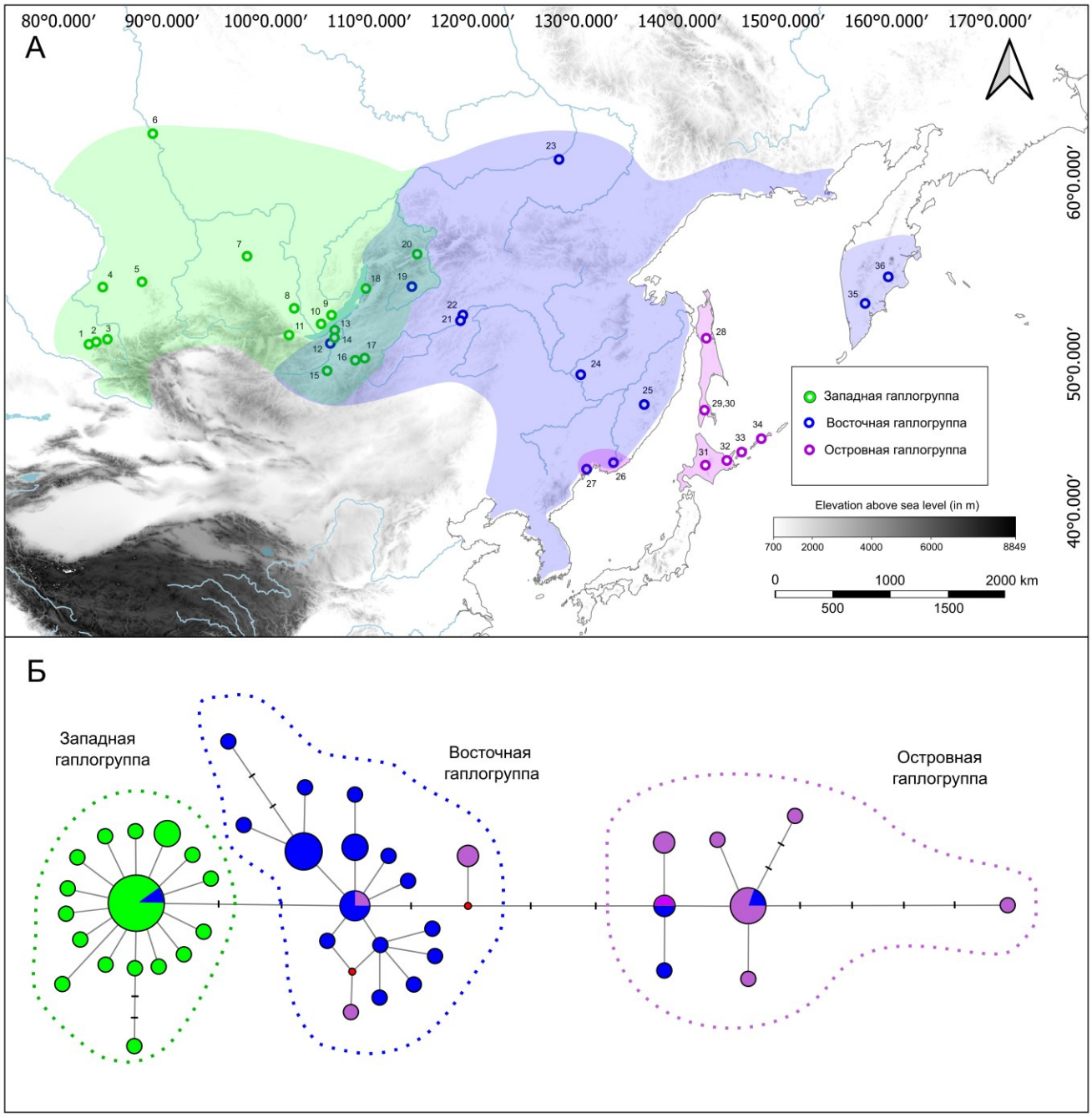


Рисунок 36. Карта, показывающая предполагаемые ареалы гаплогрупп *M. sibiricus* и места сбора образцов (А). Медианная сеть гаплотипов по гену *cyt b* мтДНК *M. sibiricus* (Б); цветовая кодировка дана в зависимости от географических зон; размер круга соответствует количеству образцов.

Западная гаплогруппа. Приблизительный ареал гаплогруппы простирается от северо-запада Алтайских гор и верхнего течения р. Оби на восток до долины р. Витим, Яблонового хребта и Хэнтэй-Даурского нагорья, на юге включает

таёжные и лесостепные зоны северной Монголии. Гаплогруппа имеет звёздчатую форму, центральный гаплотип включает большинство образцов (54,5%), широко распространён в пределах ареала гаплогруппы и окружён большим количеством синглетных гаплотипов. Подобный паттерн свидетельствует о недавней экспансии.

Восточная гаплогруппа. Гаплогруппа распространена от долины р. Селенга и р. Витим на восток до Тихого океана, включая Камчатку, на север включая среднее течение р. Лена. Также, вероятно, населяет северо-восточные провинции Китая и Корейский полуостров, но материал из этих регионов не был исследован. Единичные гаплотипы обнаружены на о. Хоккайдо и о. Кунашир (Курильские острова). В структуре восточной гаплогруппы сложно выделить центральный гаплотип. Самое большое количество образцов (26,7%) относится к гаплотипу, распространённому в Забайкалье и в бассейне Среднего Амура.

Островная гаплогруппа. Гаплотипы этой гаплогруппы обнаружены на о. Хоккайдо, о. Итуруп, о. Сахалин и в южном Приморье.

Долина р. Селенга на юге и долина р. Витим на севере являются зоной контакта западной и восточной гаплогрупп. Необходимо отметить, что на севере разные гаплогруппы контактируют в пещере Долганская Яма, являющейся местом роения. В то же время о. Хоккайдо, о. Сахалин, Курильские острова и южное Приморье населяют и восточная, и островная гаплогруппы. При этом бóльшую часть генотипированных особей (73%) на островах составляют всё же гаплотипы островной гаплогруппы, а бóльшую часть в материковой части Дальнего Востока составляют гаплотипы восточной гаплогруппы (87%).

Индексы генетического разнообразия для различных гаплогрупп представлены в Таблице 10. Западная гаплогруппа отличается более низкими значениями гаплотипического разнообразия, нуклеотидного разнообразия и среднего числа нуклеотидных различий. Значения теста Таджимы на нейтральность эволюции были отрицательными и статистически значимыми только для Западной гаплогруппы, что исключает действие эффекта «бутылочного горлышка» и может свидетельствовать об экспансии или действии

отрицательного (очищающего) отбора. Значение теста Fu’s Fs для Западной гаплогруппы было отрицательным, что в свою очередь исключает отрицательный отбор. Для Восточной и Островной гаплогрупп значения теста Таджимы тоже были < 0, но статистически незначимы.

Таблица 10. Генетическое разнообразие гаплогрупп ***M. sibiricus*** и результаты тестов на нейтральность эволюции, основанные на последовательностях гена *cyt b* мтДНК.

№	**Индексы и тесты на нейтральность**	***Западная гаплогруппа***	***Восточная гаплогруппа***	***Островная гаплогруппа***	**Всего**
1	Число последовательностей	44	30	15	89
2	Число полиморфных сайтов, S	20	18	11	49
3	Число гаплотипов, h	19	17	8	44
4	Гаплотипическое (генное) разнообразие, Hd ± SD	0,705±0,078	0,913±0,038	0,838±0,085	0,915±0,023
5	Нуклеотидное разнообразие, Pi ± SD	0,92±0,17 $\times 10^{-3}$	1,99±0,23 $\times 10^{-3}$	1,71±0,43 $\times 10^{-3}$	3,23±0,22 $\times 10^{-3}$
6	Среднее число нуклеотидных различий, k	1,037	2,237	1,924	3,627
7	Theta (на сиквенс) от S, Theta-W	4,598	4,544	3,383	9,683
8	Tajima's D тест	**-2,52094** $P < 0,001$	-1,74869 $P > 0,05$	-1,66248 $P > 0,05$	-2,03675 $P < 0,05$
9	Fu’s F_s тест*	-23,115 p=0,000	-12,730 p=0,000	-3,225 p=0,018	-42,663 p=0,000
10	Fay and Wu's H тест	-14,438 p=0,000	-9,867 p=0,002	-1,133 p=0,151	-27,883 p=0,000
11	Нормализованный Fay and Wu's Hn тест	-4,71266	-3,48151	-0,55670	-4,57316

Результаты анализа распределения попарных генетический дистанций (Mismatch Distribution) для гаплогрупп *M. sibiricus* показаны на Рисунке 37. Как для Западной, так и для Восточной гаплогрупп характерно унимодальное распределение, при котором большинство попарных различий находится в области низких генетических дистанций, что свидетельствует о низком генетическом разнообразии. Наблюдаемые распределения соответствуют ожидаемому в случае модели Growth-Decline. Для Островной гаплогруппы анализ не проводился в связи с низкой выборкой.

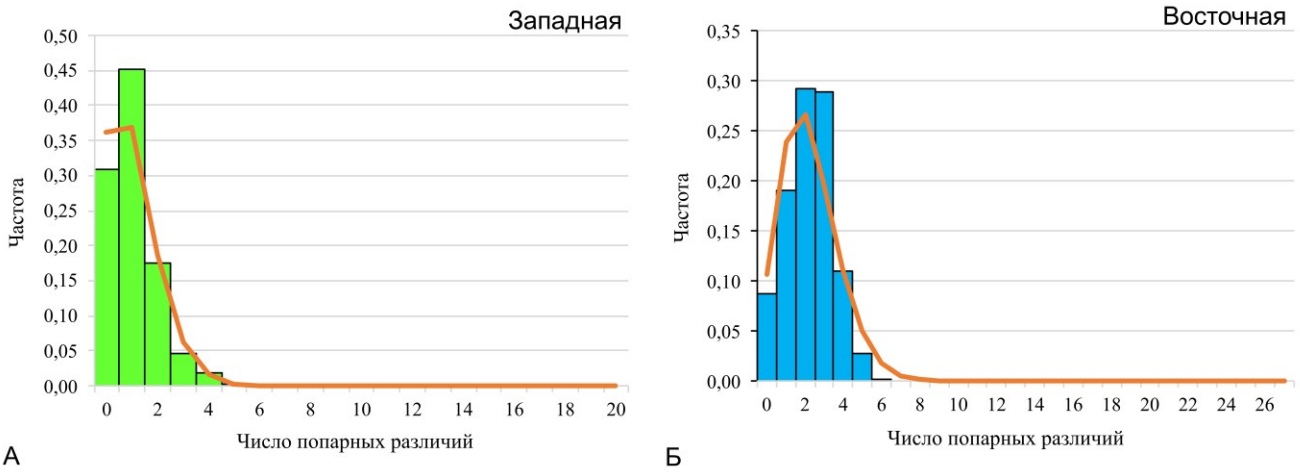


Рисунок 37. Графики распределения попарных генетических дистанций для гаплогрупп *M. sibiricus*. Столбцы показывают наблюдаемые значения, кривая линия – ожидаемое распределение дистанций согласно модели Growth-Decline.

Байесовы скайлайны (Bayesian Skyline), построенные для гаплогрупп *M. sibiricus*, обнаруживают, что возраст восточной гаплогруппы превышает возраст западной гаплогруппы (Рисунок 38).

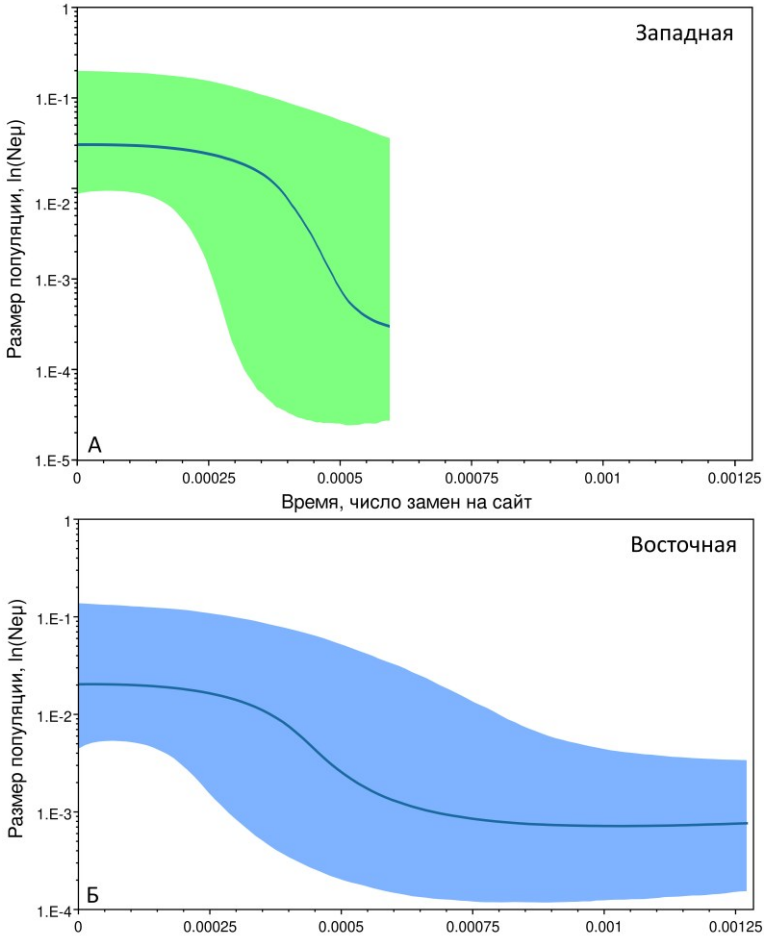


Рисунок 38. Bayesian Skyline Plot для гаплогрупп *M. sibiricus*. Полужирная линия – медиана, цветные поля – ограничивают верхний и нижний пределы 95% HPD.

У обоих гаплогрупп наблюдается рост эффективного размера (экспансия) в прошлом, который закончился выходом медиан на плато. Значительных различий медиан эффективного размера между западной и восточной гаплогруппами не наблюдается.

Байесов скайлайн, построенный для суммарной выборки *M. sibiricus* (т.е. с учётом островной гаплогруппы), также предполагает резкий рост эффективного размера с выходом на плато к настоящему времени (Рисунок 39).

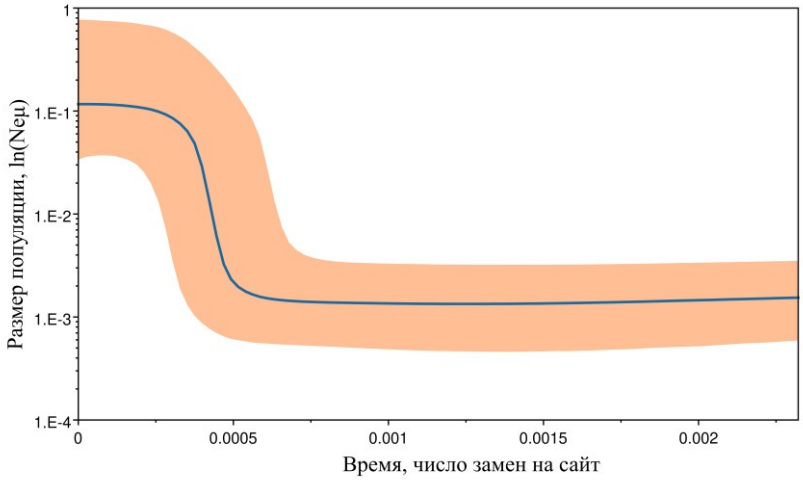


Рисунок 39. Bayesian Skyline Plot для *M. sibiricus*. Полужирная линия – медиана, цветные поля – ограничивают верхний и нижний пределы 95% HPD.

5.4.2. Морфометрические анализы *M. sibiricus*

Для сравнения филогеографического паттерна с морфометрической изменчивостью были выполнены анализы, основанные на 18 измерениях черепа и зубов *M. sibiricus* (Рисунок 40). В общей выборке присутствовало оба пола: 26 самок (30,9%) и 43 самца (51,2%). Для 15 экземпляров (17,9%) пол был не определён. Предварительный анализ всей выборки не выявил полового диморфизма внутри вида (p от 0,104 до 0,927), поэтому отклонения по полу были исключены из окончательного анализа. Для расчета квадратов расстояний Махаланобиса и апостериорных вероятностей в рамках анализа дискриминантной функции (DFA) в обучающую выборку вошли следующие географические выборки: «Западная Сибирь» (Томская обл. и Респ. Алтай), «Центральная Сибирь» (Тыва, Хакасия и Красноярский край), «Забайкалье» (Иркутская обл.,

Бурятия, Забайкальский край и Монголия), «Охотская» (север Хабаровского края и Магаданская обл.), «Камчатка», «Приморье» и «Острова» (Хоккайдо, Сахалин, Кунашир, Итуруп и Шикотан).

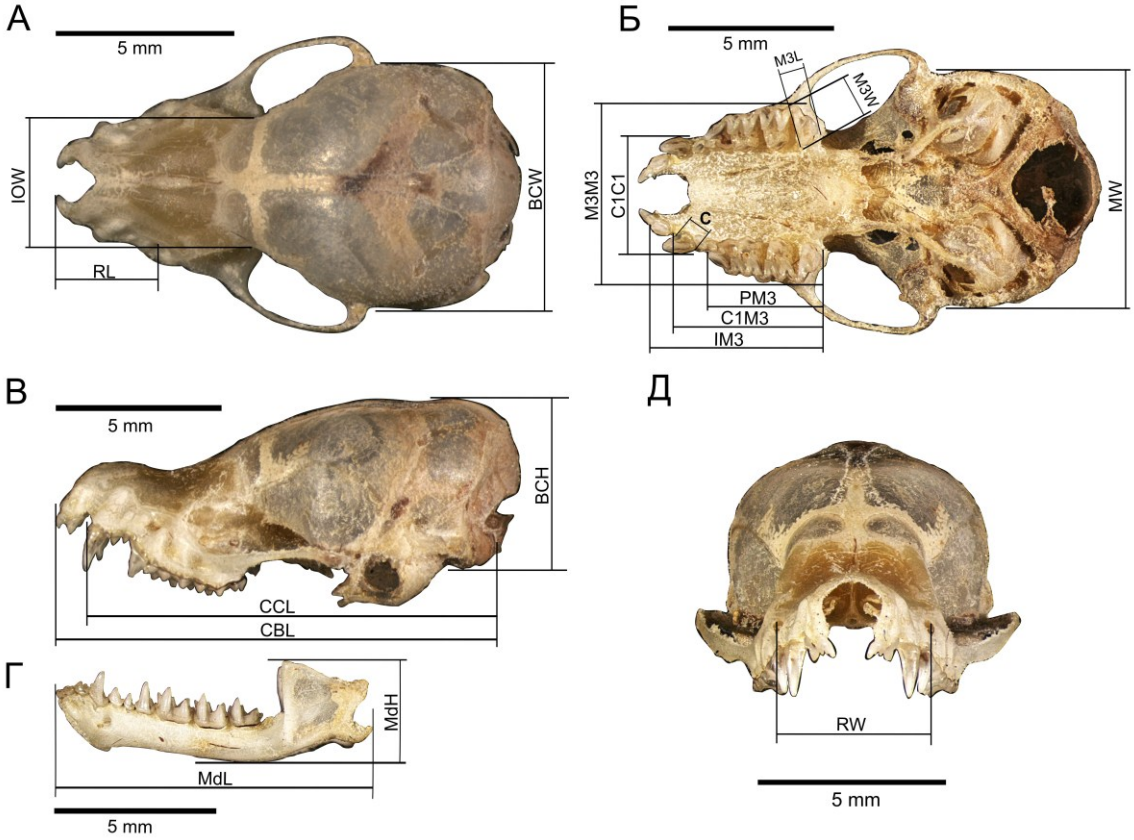


Рисунок 40. Череп *M. sibiricus* (TA21003), Иркутская область, январь 2021 г. (А – дорсальный вид, Б – вентральный вид, В – вид сбоку, Г – нижняя челюсть, Д – вид спереди).

Результаты анализа показали низкую достоверность различий ($p > 0,05$) для большинства межгрупповых сравнений (Таблица 11).

Таблица 11. Значимость различий (*p*-уровень) между географическими выборками *M. sibiricus*, рассчитанная в ходе пошагового дискриминантного анализа.

№	Выборки	N	1	2	3	4	5	6	7
1	Западная Сибирь	12		5,85	6,22	8,04	6,15	12,56	8,68
2	Центральная Сибирь	21	0,030		6,66	4,13	8,39	7,60	6,26
3	Забайкалье	12	0,085	0,012		5,74	6,21	8,33	3,51
4	Охотская	11	0,024	0,227	0,153		3,11	4,89	5,14
5	Камчатка	8	0,235	0,017	0,227	0,867		10,66	7,32
6	Приморье	7	0,006	0,059	0,091	0,574	0,060		4,84
7	Острова	13	0,007	0,013	0,527	0,205	0,098	0,522	
Всего:		84							

В качестве альтернативного подхода к анализу мы разбили общую выборку на 3 группы в соответствии с закономерностями распространения митохондриальных гаплогрупп. Выборки из Западной и Центральной Сибири были объединены в группу «Западная», выборки из Хабаровского края, Магаданской обл. и Камчатки – в группу «Восточная», выборки из Приморья и с островов – в группу «Островная» (=*gracilis*). Экземпляры из Забайкалья были включены в анализ как неопределенные.

Второй анализ выявил лучшее, чем в предыдущем случае, разделение выборок, хотя и со значительным перекрытием (Рисунок 41). Экземпляры из Забайкалья находились в разных группах, и в тоже время часть экземпляров из Забайкалья попадала в область перекрытия.

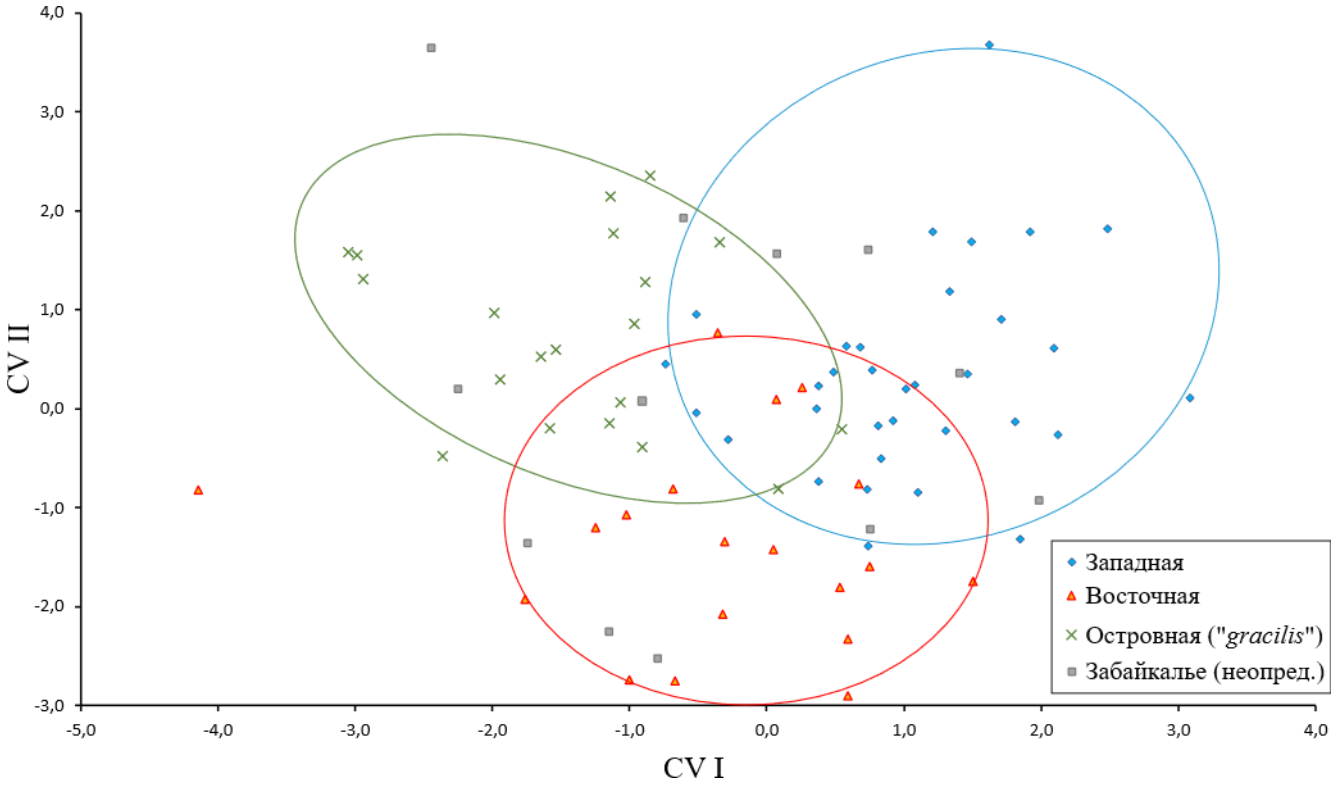


Рисунок 41. Двумерная диаграмма рассеяния для первой и второй канонических переменных дискриминантного анализа, рассчитанного для 18 измерений черепа и зубов *M. sibiricus* (*n*=84).

Разделение групп подтверждается значениями *p*-уровня (< 0,01) между группами (Таблица 12). Минимальные, максимальные и средние значения измерений черепа и зубов для каждой группы приведены в Приложении 21. Доля корректной классификации исследованных экземпляров составляла от 68,4 до

87,9% для каждой из морфологических выборок.

Таблица 12. Значимость различий (*p*-уровень, ниже диагонали), квадраты расстояний Махаланобиса (выше диагонали) между морфологическими выборками *M. sibiricus*, рассчитанные в ходе пошагового дискриминантного анализа (А), и матрица классификации (Б).

Группы	**N**	**А**			**Б**			
		Зап.	**Вост.**	**Остр.**	**%**	**Зап.**	**Вост.**	**Остр.**
Западная	33		4,858	6,071	87,9	**29**	1	3
Восточная	19	0,006		5,586	68,4	4	**13**	2
Островная	20	0,0006	0,0108		85,0	1	2	**17**
Всего:	72				81,9			

5 экземпляров из числа неверно классифицированных были отнесены к той или иной группе на основании апостериорных вероятностей лишь формально, т.к. были почти на равном расстоянии от центроидов всех выборок. Квадраты расстояний Махаланобиса между группами составляли от 4,86 до 6,07.

Первая каноническая переменная имела умеренную положительную корреляцию (0,356-0,610) с 15 промерами черепа и зубов, например, с кондило-канинной длиной (CCL) (0,505), шириной мастоидной области (MW) (0,503), высотой мозговой капсулы (BCH) (0,553), шириной между наружными краями последних верхних коренных (M3M3) (0,610) и длиной нижней челюсти до заднего края сочленовного отростка (MdL) (0,513). В то же время вторая каноническая переменная имела преимущественно слабую отрицательную корреляцию (-0,027…-0,296) с промерами.

5.5. Реконструкция филогеографического паттерна *Myotis petax*

Филогенетические анализы на основе последовательностей контрольного региона (CR) мтДНК как методом максимального правдоподобия (ML), так и байесовским методом выявили глубоко дивергентные деревья. На обоих деревьях выделяется 5 основных генетических линий, названных *Siberia*, *Amur*, *Okhotsk*, *Korea* и *Japan* (Приложение 22). Клады, соответствующие генетическим линиям, имеют высокие bootstrap поддержки (74-100%) и апостериорные вероятности (0,913-0,999). Наиболее дивергентные генетические линии – *Korea* и *Japan*. Линия

Korea на байесовском дереве занимает базальное положение по отношению к остальным линиям с высокой апостериорной вероятностью 0,999. Далее на байесовском дереве с высокой апостериорной вероятностью отделяется линия *Japan*. Деревья также различаются и в части филогенетических отношений трёх материковых линий *Siberia*, *Amur* и *Okhotsk*. Так ML дерево разделяется на линию *Siberia*, с одной стороны, и линии *Amur* и *Okhotsk*, с другой стороны. На байесовском дереве, напротив, сначала отделяется линия *Okhotsk* с высокой апостериорной вероятностью, но при этом сестринское положение клад *Siberia* и *Amur* имеет низкую поддержку. Также необходимо отметить, что неясным остаётся положение одной особи из Приморского края (пещера Спасская) – на ML дереве она относится к линии *Okhotsk* с поддержкой 71%, а на байесовском дереве ближе к линии *Amur* с низкой апостериорной вероятностью.

Медианная сеть гаплотипов по контрольному региону мтДНК *M. petax* обнаруживает разделение на 5 основных гаплогрупп (Рисунок 42), соответствующих генетическим линиям в филогенетических реконструкциях и включающих 123 гаплотипа по всему изученному ареалу вида. Выделяются несколько субклад внутри гаплогрупп *Siberia* и *Amur*, имеющие на деревьях высокие bootstrap поддержки (89-100) и апостериорные вероятности (0,850-0,994). Ареалы линий *Korea* и *Japan* ограничены Корейским полуостровом и о. Кунашир (Курилы).

Приблизительный ареал линии *Siberia* простирается от верхнего и среднего течений р. Оби и северо-запада Алтайских гор на запад до Яблонового хребта, на юг до центральной Монголии (аймак Уверхангай), а также на южном Сихоте-Алине и в предгорьях Чёрных гор (Приморский край). Единичные экземпляры обнаружены на центральном Сихоте-Алине и в нижнем течении р. Амур (Хабаровский край). Доля гаплотипов линии *Siberia* на южном Сихоте Алине и в предгорьях Чёрных гор составляла от 50% до 100% в каждом из семи мест сбора (в среднем 91%), тогда как на центральном Сихоте-Алине и в нижнем течении р. Амур составляла от 0% до 50% в каждом из трёх мест сбора (в среднем 25% среди локалитетов и 12,5% среди генотипированных особей).

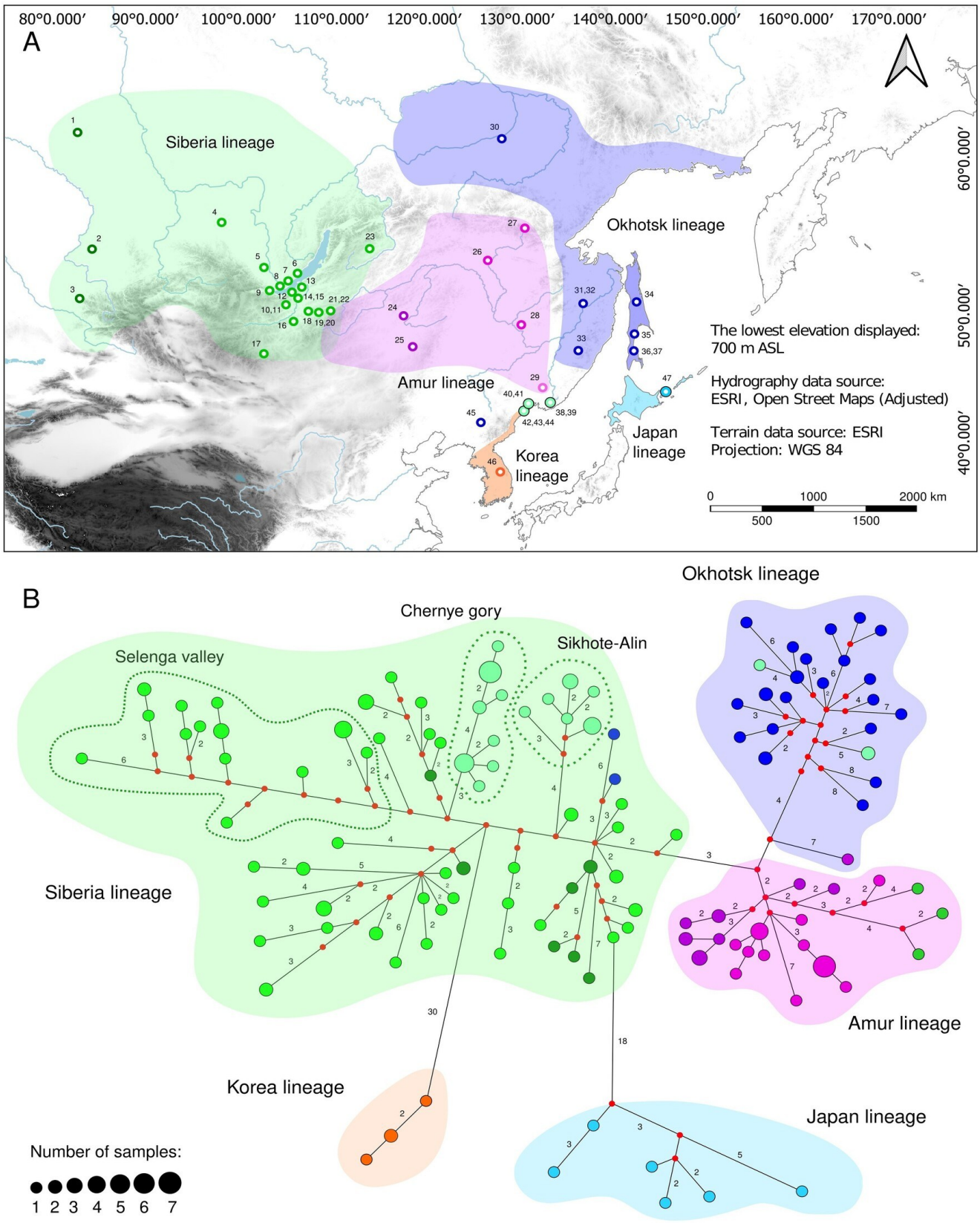


Рисунок 42. Карта, показывающая приблизительные ареалы генетических линий *M. petax* (зелёный, сиреневый, синий, голубой и оранжевый) и места отлова животных (a). Медианная сеть гаплотипов контрольного региона мтДНК *M. petax* (b); цветовая кодировка дана в зависимости от географических зон; размер круга соответствует количеству образцов, а числа показывают число мутаций, разделяющих гаплотипы.

Линия *Okhotsk* распространена от центрального Сихоте-Алиня и Нижнего Амура (Хабаровский край) до среднего течения р. Лена (Якутия) на северо-западе, а также на о. Сахалин. Единичные экземпляры обнаружены на южном Сихоте-Алине, в предгорьях Чёрных гор (Приморье) и провинции Цзилинь в Китае. Доля гаплотипов линии *Okhotsk* на центральном Сихоте-Алине и в нижнем течении р. Амур составляла от 50% до 100% в каждом из трёх мест сбора (в среднем 75% среди локалитетов и 87,5% среди генотипированных особей), в то время как на южном Сихоте-Алине и в предгорьях Чёрных гор – от 0% до 50% в каждом из семи мест сбора (в среднем 9%).

Линия *Amur* распространена от Яблонового хребта и восточной Монголии (аймак Дорнод) до долины р. Уссури и оз. Ханка на востоке, а также до Станового хребта на севере. Западный край ареала линии *Amur* и восточный край ареала линии *Siberia* являются зоной контакта этих линий *M. petax*. Здесь в долине р. Чикой (один из крупных притоков р. Селенга) доля гаплотипов линии *Amur* составляла от 0% до 50% в каждом из четырёх мест отлова (в среднем 21% среди локалитетов и 29% среди генотипированных особей), а доля гаплотипов линии *Siberia* составляла от 50% до 100% (в среднем 79% среди локалитетов и 71% среди генотипированных особей).

Генетическая дифференциация между выявленными линиями составляла от 1,84% до 4,76% (*p*-дистанции), K2P дистанции составляли от 1,88% до 5,00%. Средние *p*-дистанции внутри каждой из генетических линий варьировали от 0,80% до 1,12%, а K2P дистанции составляли 0,88-1,15%.

Индексы генетического разнообразия для различных генетических линий представлены в Таблице 13. Значения индексов и тестов на нейтральность эволюции для линий *Korea* и *Japan* не будут обсуждаться по причине низкой выборки. Линии *Siberia* и *Okhotsk* имеют более высокие количество полиморфных сайтов, среднее число нуклеотидных различий и нуклеотидное разнообразие, по сравнению с линией *Amur*. По гаплотипическому разнообразию линии *Siberia*, *Okhotsk* и *Amur* значимо не различаются. Значения теста Таджимы на нейтральность эволюции были статистически незначимыми для всех

генетических линий. Значения теста Фу (Fs) были отрицательными и статистически значимыми для генетических линий *Siberia* и *Okhotsk*.

Линия *Siberia* имеет самые высокие значения индексов демографической и пространственной экспансии (τ_d и τ_s), в то время как линия *Amur* отличается самым низким значением индекса демографической экспансии.

Таблица 13. Генетическое разнообразие линий ***M. petax*** и результаты тестов на нейтральность эволюции, основанные на последовательностях контрольного региона мтДНК.

Индексы/ тесты	***Siberia***	***Amur***	***Okhotsk***	***Japan***	***Korea***	**Всего**
N	103	47	28	6	4	188
h	69	21	24	6	3	123
S	107	44	69	18	3	183
k±SE	9,836±0,401	7,644±0,765	10,302±1,688	7,067±4,829	1,500±0,536	16,339±0,609
Hd±SD	0,988±0,004	0,945±0,024	0,989±0,012	1,000±0,096	0,833±0,222	0,993±0,002
Pi±SD	11,1±0,4 $\times 10^{-3}$	8,7±0,8 $\times 10^{-3}$	11,7±1,2 $\times 10^{-3}$	8,0±1,4 $\times 10^{-3}$	1,7±0,6 $\times 10^{-3}$	18,6±0,8 $\times 10^{-3}$
Theta-W	20,588	10,684	17,731	7,883	1,636	31,855
Tajima's D тест	-1.715 *P* > 0,05	-1,087 *P* > 0,10	-1,666 *P* > 0,05	-0,644 *P* > 0,10	-0,754 *P* > 0,10	-1,589 *P* > 0,05
Fu's Fs тест*	**-34,252 *p*=0,000**	-5,385 *p*=0,037	**-10,578 *p*=0,002**	-1,521 *p*=0,102	-0,288 *p*=0,271	-106,084 *p*=0,000
τ_d	8,585	4,713	6,888	6,141	1,5	9,509
τ_s	9,672	6,127	6,416	7,983	1,299	6,300

Примечание: N – число последовательностей, h – число гаплотипов, S – число полиморфных сайтов, k – среднее число нуклеотидных различий, Hd – гаплотипическое (генное) разнообразие, Pi –нуклеотидное разнообразие, Theta-W – Theta (на сиквенс) от S, τd и τs – индексы демографической и пространственной экспансии (время экспансии в mutation units).

Результаты анализа распределения попарных генетический дистанций (Mismatch Distribution) для линий *M. petax* показаны на Рисунке 43. Для линии *Siberia*, распространённой только в Сибири, т.е. за исключением гаплотипов из Приморья, характерно унимодальное распределение попарных дистанций, имеющее колоколообразную форму и соответствующее ожидаемому в случае модели Growth-Decline. Данное распределение свидетельствует о недавней быстрой экспансии популяций линии *Siberia*. Похожее распределение дистанций наблюдается и для линии *Okhotsk*. В свою очередь субклады линии *Siberia*, распространённые в Приморье, имеют выраженно мультимодальное распределение дистанций, что не соответствует ожидаемому распределению как в случае модели Growth-Decline, так и Constant Population Size. Аналогично и для линии *Amur* наблюдается скорее мультимодальное распределение дистанций, что

может свидетельствовать о стабильности в течение длительного времени или более высокой структурированности.

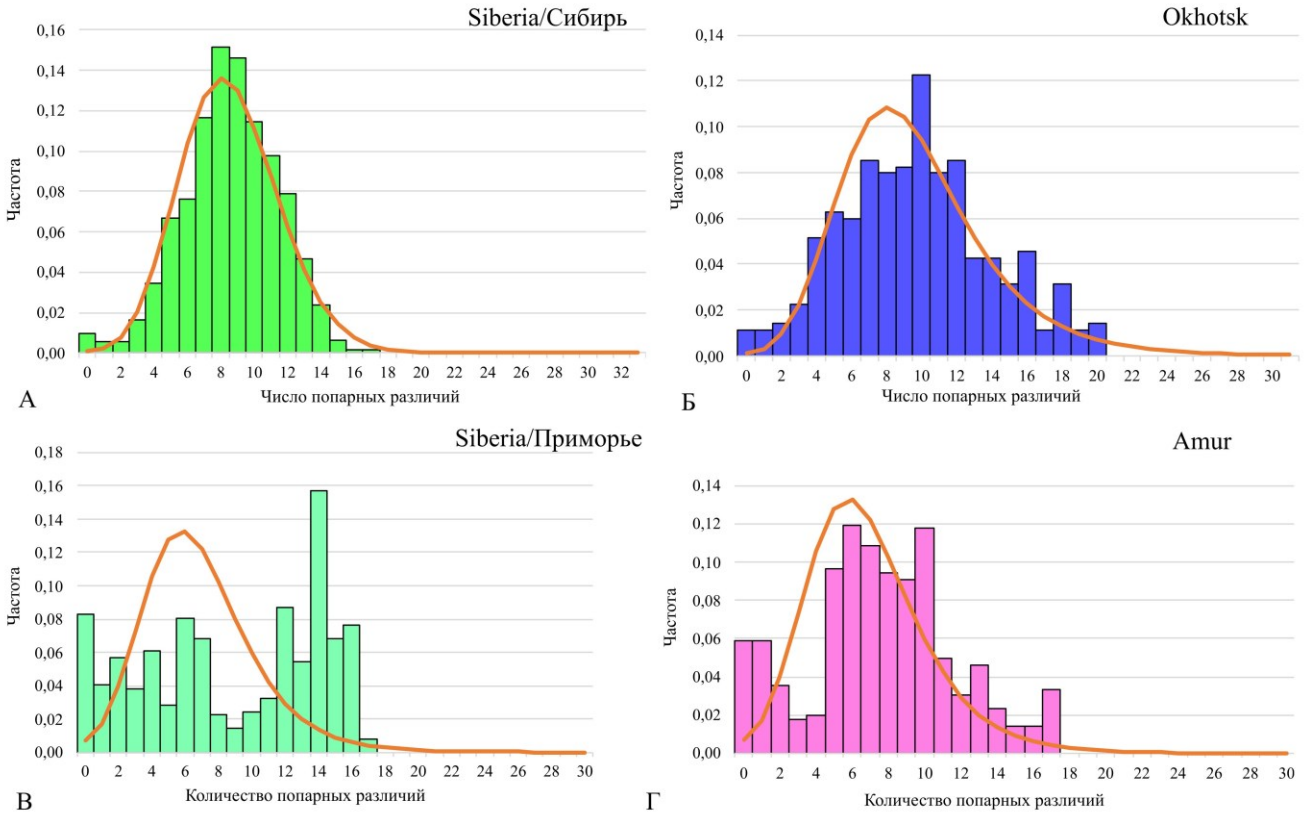


Рисунок 43. Графики распределения попарных генетических дистанций для разных линий *M. petax*. Столбцы показывают наблюдаемые значения, кривая линия – ожидаемое распределение дистанций согласно модели Growth-Decline.

Реконструкция демографической истории генетической линии *Siberia M. petax* демонстрирует рост эффективного размера популяций, населяющих регионы Сибири, в прошлом с последующим выходом на плато (Рисунок 44). В то время как результаты анализа для популяций из Приморья показывают стабильность эффективного размера. В настоящее время значение медианы эффективного размера популяций из Сибири превышает таковое для популяций из Приморья.

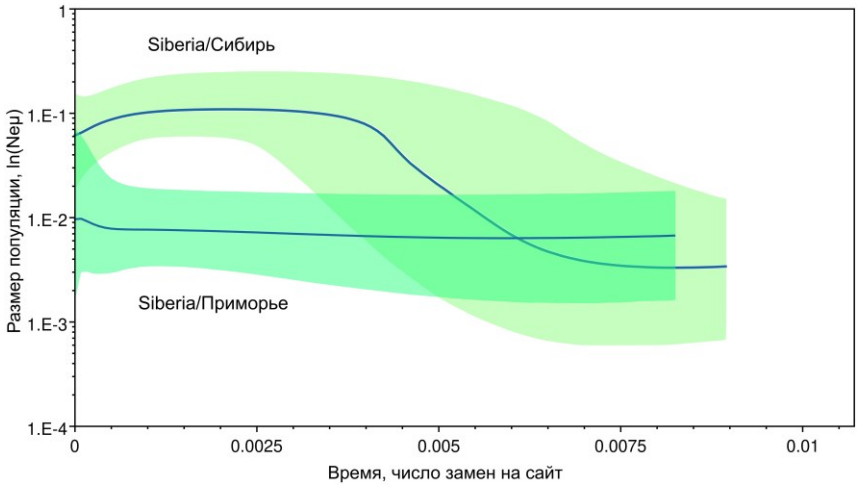


Рисунок 44. Bayesian Skyline Plot для генетической линии *Siberia M. petax*. Полужирная линия – медиана, цветные поля – ограничивают верхний и нижний пределы 95% HPD.

Байесовы скайлайны для генетических линий *Okhotsk* и *Amur* также обнаруживают этап роста эффективного размера популяций, который более выражен у линии *Amur* (Рисунок 45).

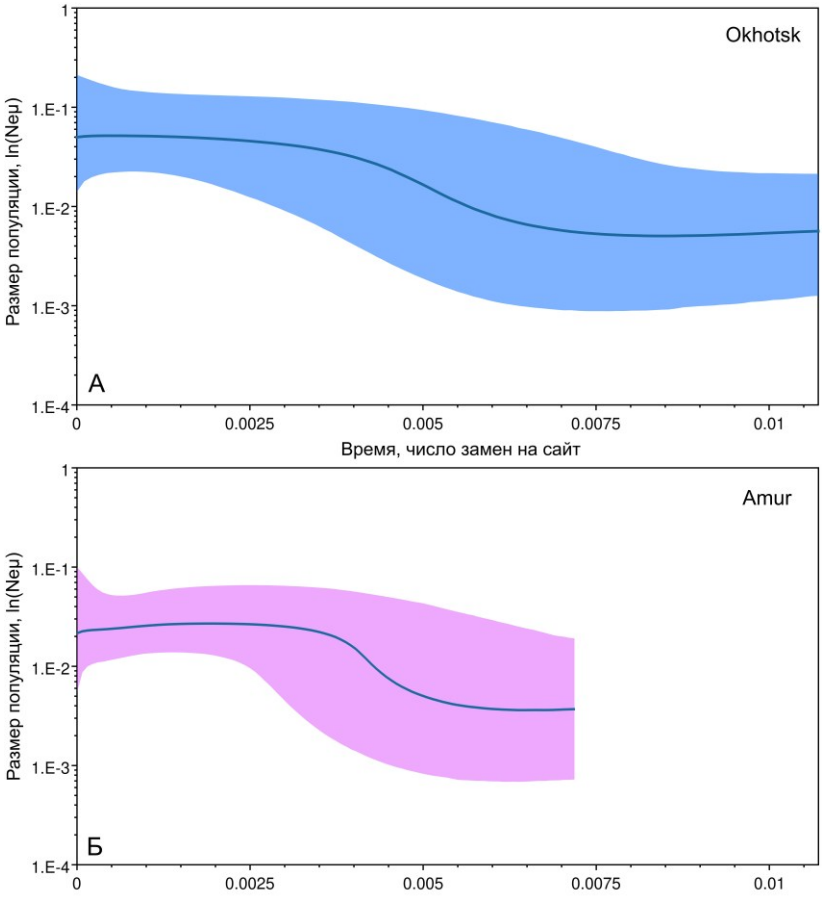


Рисунок 45. Bayesian Skyline Plot для генетических линий *Okhotsk* и *Amur M. petax*. Полужирная линия – медиана, цветные поля – ограничивают верхний и нижний пределы 95% HPD.

Байесов скайлайн, построенный для суммарной выборки *M. petax*, предполагает резкий рост эффективного размера в недавнем прошлом, который сменяется трендом на снижение эффективного размера в настоящее время (Рисунок 46).

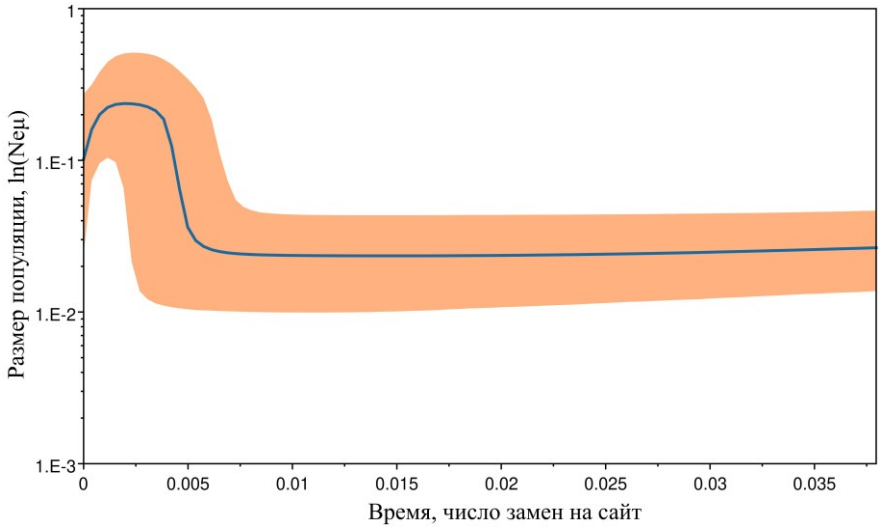


Рисунок 46. Bayesian Skyline Plot для *M. petax*. Полужирная линия – медиана, цветные поля – ограничивают верхний и нижний пределы 95% HPD.

6. ОБСУЖДЕНИЕ

6.1. Обилие видов и его динамика в местах летне-осеннего роения

Во всех исследованных пещерах Красноярского края, Иркутской обл., Респ. Бурятия, Хабаровского края и восточной части Забайкальского края *P. ognevi* был доминирующим или субдоминантным видом в период роения, как в летние, так и в осенние месяцы. Результаты наших наблюдений принципиально отличаются от данных по Европе и Уралу, где в местах роения чаще доминировали разные *Myotis* spp., например, *M. nattereri*, *M. mystacinus*, *M. daubentonii*, *M. brandtii* и *M. dasycneme* (Parsons et al., 2003; Большаков и др., 2005; Rivers et al., 2006; Šuba et al. 2008; Piksa et al., 2011). Только в исследовании Piksa и соавт. (2011) *Plecotus auritus* был одним из доминирующих видов (25%) в сезон роения в низкогорье Польши. По данным наблюдений в пещерах Южного Урала обилие *P. auritus* в первой половине августа составляло от 13 до 57% (пещеры Надежда, Дивья и Шумиха), а в начале сентября – 17% (пещера Сказка) (Большаков и др., 2005). Росина (2004) исследовала летнее население рукокрылых у пещер северо-западного Алтая с июня по август, но к сожалению, приводит данные суммарно по всем месяцам за три года наблюдений. Так, доля *P. ognevi* в пещерах Старокаракольская, Музейная и Титюхина составляла 6,4, 19,1 и 60,0%, соответственно. В свою очередь, *Myotis* spp. составляли 93,6, 75,0 и 40%, соответственно. Среди *Myotis* spp. преобладали *M. petax* и *M. sibiricus*. В пещере Старокаракольская отмечена очень высокая доля *M. longicaudatus* 25,6%.

Результаты моего исследования показали, что пики активности *M. longicaudatus*, одного из видов, для которых исследованы филогеографические паттерны, наблюдались во второй половине августа в пещерах Аргалей-3, Лургиканская и Монасатуйская (8,5; 8,6 и 11,4%, соответственно), а в остальных местах доли этого вида составляли не более 3,6%. Самые высокие доли *M. sibiricus* зафиксированы в пещерах Долганская Яма в конце июля и Мечта в сер. августа (17,4 и 25,8%, соответственно), в то время как во всех остальных исследованных местах роения доля этого вида не поднималась выше 9%. И наконец, *M. petax* может доминировать на более ранних этапах сезона роения в

местах, расположенных в таёжной зоне (37,1; 49,4%), а в августе – в местах, расположенных в степной зоне ЮВ Забайкалья (52,6; 63,4%). Остаётся открытым вопрос связано ли это с разным географическим местоположением пещер (и/или ландшафтами) или различием в репродуктивной биологии генетических линий *Siberia* и *Amur* (и подвидов *M. p. petax* и *M. p. loukashkini*, соответственно).

Данные по обилию видов в пещерах юго-востока Забайкальского края, где в течение второй декады августа преобладали *Myotis* spp. (*M. petax* или *M. davidii*), в большей степени согласуются с данными по Европе и Южному Уралу в части доминирования *Myotis* spp. *M. davidii* зарегистрирована в местах роения впервые, составляя от 21,5 до 59,1%. В других частях её ареала, в Европе и на Южном Урале, в местах роения не обнаружена.

Панютин (1974) приводит данные по активности рукокрылых у пещеры Приисковая в Приморском крае. Так, в конце сентября в процессе визуального наблюдения у привходовой воронки пещеры автор насчитал около 50-70 особей *M. hilgendorfi* и *P. ognevi*. Позже в этом месте у входа в пещеру было отловлено около 100 особей *M. hilgendorfi*.

Обилие *Eptesicus nilssonii* в Сибири было самым низким, составляя от 0.0 до 5.5%. В то время как в большинстве мест роения в Европе *E. nilssonii* также был малочисленным видом, недавнее исследование Piksa и Brzuskowski (2026) показало доминирование этого вида (46,9-63,1%) у ледяной пещеры, расположенной в высокогорье Карпатских гор (1715 м н.у.м.) в Польше.

6.2. Соотношение полов у рукокрылых в местах летне-осеннего роения

Как и в большинстве исследований, проведенных в Европе (Parsons et al., 2003b; Rivers et al., 2006; Piksa et al., 2011; Kohyt et al., 2016) и на Южном Урале (Большаков и др. 2005), мы наблюдали преобладание самцов над самками в большинстве мест роения. У доминантного вида *Plecotus ognevi* снижение доли самцов и, соответственно, повышение доли самок наблюдалось в более поздние периоды по сравнению с более ранними. Так, в пещерах Мечта в конце августа и Долганская Яма в сентябре соотношение полов *P. ognevi* приближалось к

равновесному (1:1), что, вероятно, является признаком снижения пика спаривания и маркером приближения периода гибернации. Погодные условия в районах этих мест роения в эти периоды были наиболее суровыми – низкие температуры воздуха в сумеречные и ночные часы, сильный ветер (Мечта) и частые ливни (Долганская Яма). Подобный тренд отчасти наблюдался и у *M. petax*, но так как вид был более малочисленным, доля самцов могла не отличаться достоверно от доли самок из-за низкой выборки. Известно, что равное соотношение полов (или даже некоторое преобладание самок) у рукокрылых наблюдалось главным образом в период гибернации (Ботвинкин, 2002). Таким образом, в ситуации, когда при соотношении полов 9:1, интенсивность спаривания будет очевидно низкой вследствие низкой доли самок, а соотношение полов 1:1 является маркером приближения гибернации, мы предполагаем, что пик спаривания в местах роения достигается при соотношении полов 7:3.

Для сравнения рассмотрим данные по соотношению полов викарирующих видов *M. brandtii* и *M. daubentonii* в Европе. Доля самцов и *M. brandtii* и *M. daubentonii* в течение периода роения в Англии (с начала августа по начало ноября) составляла от 80 до 90%, как и у большинства остальных видов (Glover, Altringham 2008). Соотношение полов *M. brandtii* в разных местах роения в Польше всегда достоверно отличалось от равновесного, доля самцов составляла от 60 до 90%. Доля самцов *M. brandtii* была достоверно выше в местах роения, расположенных на средних высотах, по сравнению с таковыми, расположенными на низких высотах (Piksa et al., 2011). Доля самцов *M. daubentonii* в местах роения в Польше составляла около 80%. В пещерах Южного Урала с июля по сентябрь также наблюдалось преобладание самцов, так доля самцов *M. brandtii* составляла около 77%, а доля самцов *M. daubentonii* – около 87% (Снитько 2004).

В пещерах северо-запада Алтая в июне-августе также преобладали самцы, а доля самок составляли около 20% у *P. ognevi*, *M. longicaudatus* и *M. petax* (Росина 2004).

6.3. Возрастная структура рукокрылых в местах летне-осеннего роения

Доля взрослых особей была достоверно выше, чем доля сеголетков в большинстве исследований, проведённых в Европе, что коррелирует с данными полученными мною. Так, доля взрослых особей в местах роения составляла 78%, 67,1-98,3% в Англии (Parsons et al. 2003b; Glover, Altringham 2008), 85,7%-94,1%, 73,1-98,8% в Польше (Furmankiewicz 2008; Piksa, Brzuskowski 2026). Самая высокая доля сеголетков наблюдалась, например, у *M. brandtii* (21,4%) и *M. mystacinus* (32,9%) в Англии, у *M. mystacinus* (26,9%) в Польше. Пик активности сеголетков в местах роения в Европе регистрировали в сентябре для таких видов, как *M. nattereri*, *M. daubentonii* и *M. mystacinus* (Whitaker, 1998; Снитько, 2004; Rivers et al. 2006). В местах роения на Южном Урале суммарно среди всех видов рукокрылых наблюдалось всего около 4% сеголетков (Снитько, 2004).

6.4. Обилие видов и соотношение полов в местах весеннего роения

Исследований весеннего роения рукокрылых гораздо меньше, чем исследований роения в летне-осенний период. Показано, что *P. auritus* в Германии демонстрирует бимодальный паттерн активности, при котором первый пик активности приходится на март-апрель. Установлено, что размер придатков семенников *P. auritus* уменьшаются в течение весеннего роения, что рассматривается как доказательство спаривания. Позднее, в мае-июне, *P. auritus* не был зарегистрирован в месте роения. Кроме *P. auritus*, были зарегистрированы *M. myotis*, *M. nattereri* и *E. nilssonii*. У видов *P. auritus*, *M. nattereri* и *E. nilssonii* в марте-апреле преобладали самцы, тогда как у *M. myotis* оба пола были представлены примерно в равной степени (Pfeiffer, Mayer, 2013).

Furmankiewicz (2008) исследовала весеннее роение рукокрылых в Польше. Весеннее роение наблюдалось со второй недели марта по середину апреля. Доля самцов *P. auritus* была гораздо выше доли самок. Наблюдалось социальное взаимодействие *P. auritus*, включая вокализацию, преследование и спаривание. Помимо *P. auritus*, в местах роения были отмечены *B. barbastellus*, *M. nattereri*, *M. daubentonii* и *E. nilssonii*, но только в течение 2-3 недель, и они не проявляли

социальной активности, хотя все они были многочисленны зимой. Автор считает, что весенняя активность этих видов, по-видимому, связана с выходом из гибернации и расселением и, таким образом, только *P. auritus* роится весной.

В двух местах весеннего роения, исследованных нами в Сибири, преобладал *P. ognevi*, являющийся викарирующим видом *P. auritus*. Эти данные могут свидетельствовать о схожей репродуктивной биологии этих двух видов. Различие в соотношении полов *P. ognevi* между пещерами Долганская Яма и Охотничья может быть связано с их географическим положением. Так, расстояние между этими пещерами составляет около 600 км по прямой и, следовательно, приход весны в Долганской Яме, расположенной северней, смещается на более поздние сроки. Таким образом, весенняя активность в пещере Долганская Яма может быть связана лишь с выходом из гибернации, а в пещере Охотничья – уже непосредственно с роением. Разница в сроках появления рукокрылых весной была ранее зафиксирована между югом и севером Западной Сибири (Берников, 2009).

6.5. Роение *vs* гибернация: сравнение встречаемости и обилия видов

В пещерах Байкальского региона в зимний период зарегистрировано 8 видов рукокрылых: *M. sibiricus*, *M. petax*, *M. ikonnikovi*, *M. longicaudatus*, *M. davidii*, *P. ognevi*, *M. hilgendorfi* и *E. nilssonii*. В Красноярском крае на зимовках зарегистрирована также *M. dasycneme*, но при этом не встречается *M. davidii*. Сравним паттерны обилия видов рукокрылых в местах летне-осеннего роения и гибернации. 6 из 13 исследованных мест роения (Жемчужная, Мечта, Охотничья, Долганская Яма, Лургинканская и Соктуй-Милозанская) являются и местами гибернации рукокрылых. Но для пещер Охотничья и Лургиканская опубликованные репрезентативные данные по зимовкам отсутствуют. По результатам визуальных учётов в пещерах Жемчужная, Мечта, Долганская Яма и Сóктуй-Милозанская в зимний период зарегистрировано 66, 89, 726 и около 200 особей рукокрылых, соответственно (Оводов, 1974; Ботвинкин и др. 2014; Ботвинкин 2002; Баженов 2023). В этих 4-х пещерах преобладали *Myotis* spp., составляя 53, 96.6, 86.7 и 95%, соответственно. Среди выборочно определённых

до вида рукокрылых в пещерах Мечта и Долганская Яма преобладали *M. sibiricus*, в пещере Сóктуй-Милозанская – *M. petax* (79%). Доля *P. ognevi* в этих пещерах составляла 27.3, 3.4, 13.2 и 5%, соответственно. Подобный паттерн обилия видов регистрировался и в других пещерах Сибири, например, в пещерах Аргараканская (Иркутская обл.), Баджейская, Большая Орешная, Партизанская, Казыреевская-2, Дивногорская-1, Кубинская (Красноярский край) и др. (Ботвинкин 2002; Хританков, Оводов 2001; Жиленко и др. 2019) (Рисунок 47). Таким образом, в большинстве мест гибернации рукокрылых в Восточной Сибири от Красноярского края до Республики Бурятия доминируют *Myotis* spp. и, в частности, *M. sibiricus*, что не соответствует паттерну обилия видов в местах летне-осеннего роения в этом регионе.

В свою очередь, обилие видов в период гибернации в пещере Сóктуй-Милозанская соответствует таковому в период летне-осеннего роения в трёх пещерах юго-востока Забайкальского края, где доминировали *Myotis* spp. (*M. petax* или *M. davidii*).

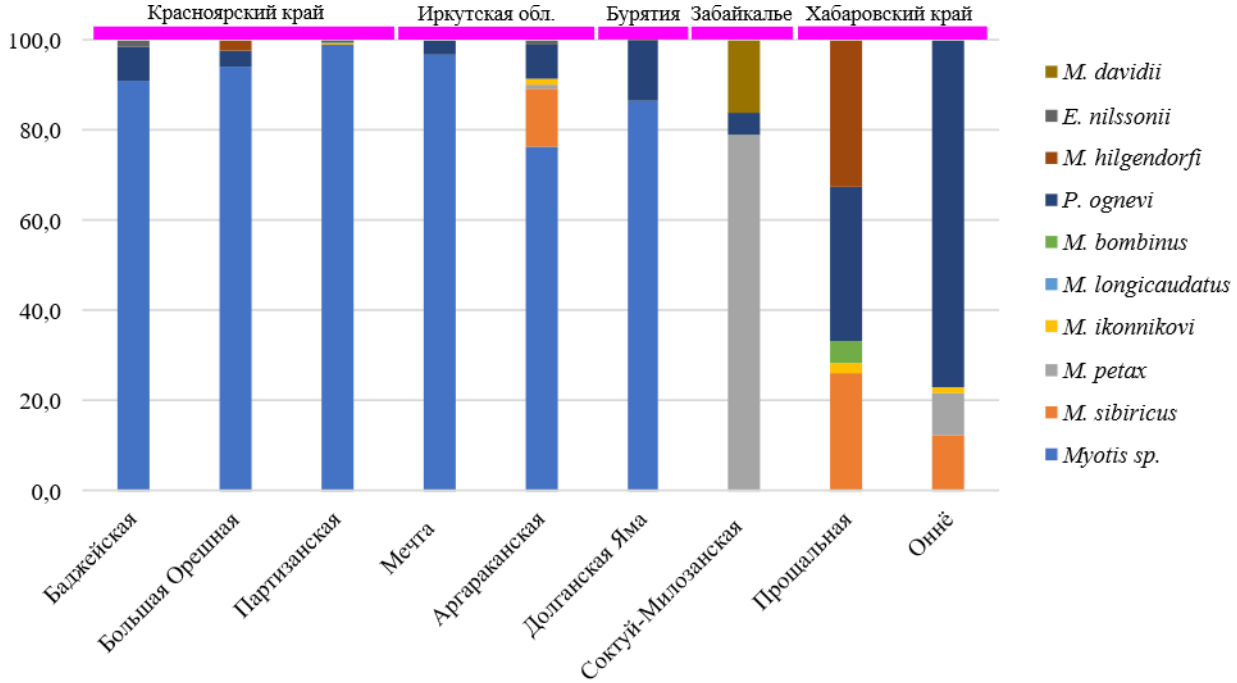


Рисунок 47. Обилие видов рукокрылых (в %) в некоторых местах гибернации в Сибири и на Дальнем Востоке по литературным данным (Жиленко и др. 2019; Ботвинкин и др. 2014; Ботвинкин 2002; Баженов 2023; Тиунов 1997).

В пещерах Хабаровского края в зимний период зарегистрировано 6 видов

рукокрылых: *M. sibiricus*, *M. petax*, *M. ikonnikovi*, *M. bombinus*, *P. ognevi* и *M. hilgendorfi* (Тиунов 1997). В пещерах Прощальная и Оннё доминировал *P. ognevi*, (34.1 и 76.9%, соответственно), что в какой-то мере соотносится с паттерном обилия видов в штольне Таландинская в период роения. Но необходимо отметить, что и данные по роению и данные по зимовкам рукокрылых в Хабаровском крае достаточно ограниченны.

6.6. Роение *vs* субфоссильные остатки: сравнение встречаемости и обилия видов

Репрезентативные данные по субфоссильным остаткам рукокрылых из голоценового танатоценоза, собранных преимущественно с поверхности грунта у основания стен гротов, известны для целого ряда пещер Восточной Сибири и Дальнего Востока (Оводов, 1974; Тиунов, 1997; Филиппов, Тиунов, 1999; Ботвинкин, 2002; Клементьев и др. 2016). В литературе неоднократно поднимался вопрос о несоответствии количественного соотношения видов ныне зимующих рукокрылых и их субфоссильных остатков в пещерах. Для сравнительного анализа соотношения видов рукокрылых в период роения и их субфоссильных остатков использовались данные только с достаточно большой выборкой.

Так, в пещерах Красноярского края, Иркутской обл. и Респ. Бурятия обнаружены субфоссильные остатки 9 видов рукокрылых: *M. sibiricus*, *M. petax*, *M. ikonnikovi*, *M. longicaudatus*, *M. dasycneme*, *M. bombinus*, *P. ognevi*, *M. hilgendorfi* и *E. nilssonii*. Субфоссилии *M. dasycneme* известны из пещер Красноярского края, а субфоссилии *M. bombinus* – из пещер Иркутской обл. На Рисунке 48 мы видим, что доля субфоссилий *P. ognevi* в пещерах Сибири составляла от 33.3% до 67.7%. Самые высокие значения для этого вида – 63.8, 58, 63.4 и 67.7 – отмечены в пещерах Байкальского региона, что коррелирует с данными о доминировании *P. ognevi* у пещер в период роения. Доля субфоссилий *M. sibiricus* составляла от 2.2 до 37.3% (в среднем 15.3%), *M. petax* – от 0 до 56.5% (в среднем 8.3%), *M. longicaudatus* – от 0 до 13% (в среднем 2.3%).

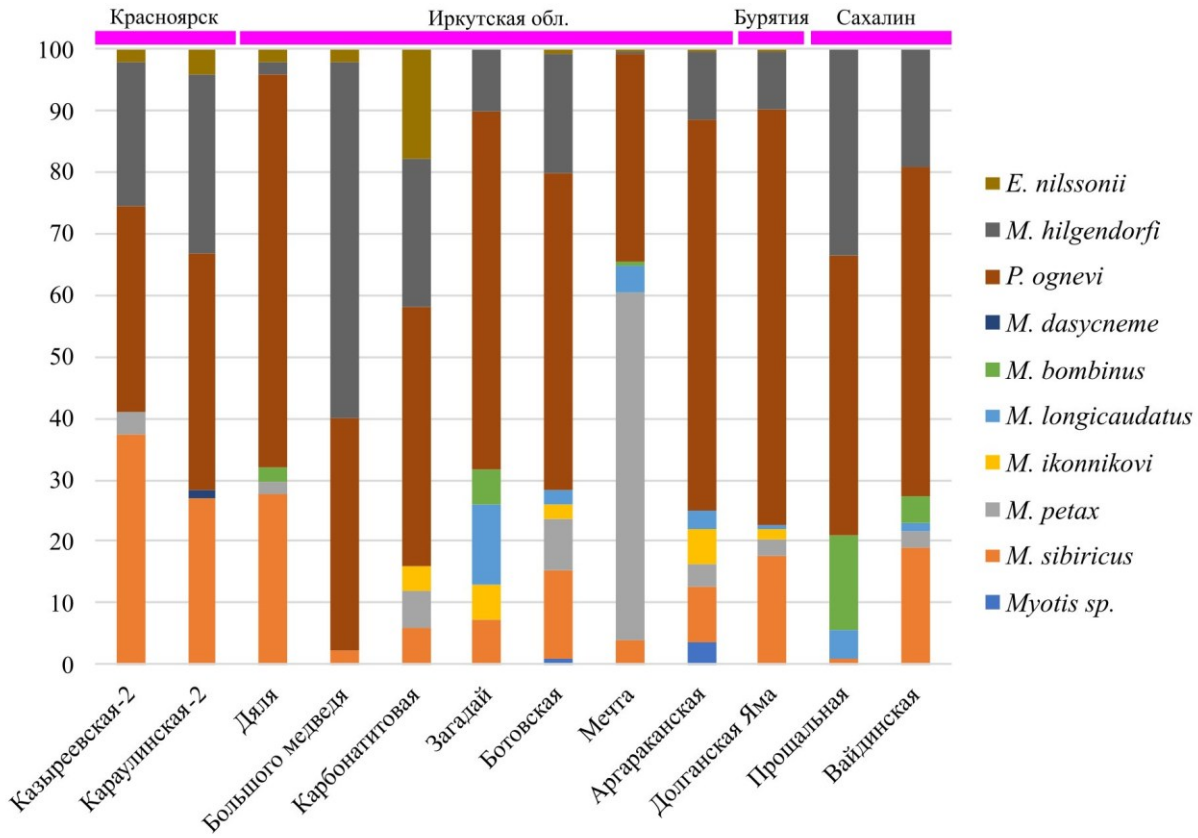


Рисунок 48. Субфоссильные остатки рукокрылых в пещерах Сибири и Дальнего Востока по литературным данным (Оводов 1974; Тиунов 1997; Филиппов, Тиунов 1999; Ботвинкин 2002; Клементьев и др. 2016).

Более ограниченные данные по субфоссилиям в Хабаровском крае и на Сахалине также демонстрируют преобладание *P. ognevi*.

Также необходимо отметить, что доли субфоссилий *M. hilgendorfi* в пещерах Сибири, Казыреевская-2, Карбонатитовая, Загадай, Ботовская, Аргараканская и Долганская Яма, составляли от 9.2 до 24.0%, что соответствует обилию этого вида в период роения (7.6-18.3%) в этом регионе.

6.7. Динамика состояния тела рукокрылых в местах летне-осеннего роения

В большинстве случаев масса, *BCIsr* и *BCIvp* взрослых самцов и самок *P. ognevi* в период весеннего роения значимо отличались от таковых в период летне-осеннего роения, а более ранние периоды (с начала по середину августа) от более поздних периодов (кон. августа-сентябрь). Но необходимо отметить, у самок *P. ognevi* весенние выборки не отличались выборки из штольни Таландинская в начале августа, что вероятно связано с истощением ресурсов самок в период

размножения.

Накопление жира и увеличение массы тела у рукокрылых невозможно в пик спаривания, поскольку самцы в местах роения тратят большое количество энергетических ресурсов на вокализацию, преследование самки и копуляцию для достижения репродуктивного успеха (Rivers et al., 2006; Kohyt et al., 2016). Например, у взрослых самцов *Barbastella barbastellus* в Европе самые низкие значения *BCIsr* наблюдались в пик роения (Gottfried, 2009). Аналогично, у взрослых самцов *M. daubentonii* самая низкая масса тела была зафиксирована в пик активности взрослых самок (Encarnação et al., 2004; Rughetti, Toffoli, 2014). По аналогии, у *P. auritus* потеря массы тела была связана с интенсивным спариванием (Entwistle et al., 1998). Также было показано, что увеличение массы тела взрослых самцов *M. nattereri* происходило после пика роения (Kohyt et al., 2016).

В исследовании Ignaczak с соавт. (2019) оценивался вклад различных факторов в динамику *BCIsr* рукокрылых в течение сезона роения в Польше. У двух видов *P. auritus* и *B. barbastellus* пол был наиболее влиятельным фактором, тогда как дата отлова была менее значима. Среди изученных видов самцы и самки различались по влиянию конкретных факторов на *BCIsr*, за исключением *M. bechsteinii*. У видов *M. nattereri*, *M. bechsteinii* и *P. auritus* (foliage gleaners) более высокая доля самцов коррелировала с более высоким *BCI*, в то время как у *M. daubentonii* и *B. barbastellus* она коррелировала с более низким *BCI* у самок. Последнее связывают с узкой трофической нишей этих видов. У большинства видов репродуктивное состояние самцов либо не оказывало никакого, либо оказывало незначительное положительное влияние на их *BCI*. Увеличение размера придатков семенников приводило к значительному снижению *BCIsr* только у самцов *M. daubentonii*. У *P. auritus* была обнаружена небольшая отрицательная корреляция между репродуктивным статусом самцов и *BCIsr*. Для большинства видов накопление жира происходило при более низкой температуре (с меньшим количеством доступной добычи), но с использованием оцепенения.

6.8. Роящиеся виды ночниц: сравнение филогеографических паттернов с морфометрической изменчивостью

В данной работе для видов ночниц *Myotis longicaudatus*, *M. sibiricus* и *M. petax*, участвующих в роении у пещер в Сибири и на Дальнем Востоке, были получены филогеографические паттерны по маркерам мтДНК (см. разделы 5.3.1, 5.4.1, 5.5). Исследуемые виды ночниц широко распространены в Сибири и на Дальнем Востоке и отличаются относительно высокими показателями встречаемости и/или обилия в регионе. В рамках интегративного подхода к исследованию рукокрылых мы поставили задачу сравнить полученные филогеографические паттерны ночниц с их морфометрической изменчивостью и, соответственно, попробовать связать их с описанными подвидами. Для достижения поставленной задачи были самостоятельно выполнены морфометрические анализы для *M. longicaudatus* и *M. sibiricus* (см. разделы 5.3.2, 5.4.2) с широким географическим охватом. Ниже представлен сравнительный анализ для каждого из трёх исследуемых видов ночниц.

6.8.1. Сравнение филогеографического паттерна с морфометрическими анализами *M. longicaudatus*

В литературе обычно выделяют 3 подвида *Myotis longicaudatus*, отличающихся по морфометрическим параметрам черепа и зубов. *M. longicaudatus* Ognev, 1927, изначально был описан из Приморского края как отдельный вид (Ognev 1927, 1928), но позже был признан подвидом *M. frater* G.M. Allen, 1923 на основании сходства опубликованных измерений (Ellerman and Morrison-Scott 1951). Позже сибирские популяции были описаны как подвид «*M. f. eniseensis*» (Tsytsulina, Strelkov 2001). Подвид *M. l. kaguyae* (как «*M. f. kaguyae*») был описан из Японии, с северной части о. Хонсю (Imaizumi 1956).

В целом, морфометрические и молекулярные данные сходятся и не противоречат наличию трех подвидов *M. longicaudatus*, несмотря на довольно низкую общую изменчивость внутри вида. Можно отметить, что по пропорциям черепа и зубов мы наблюдаем наиболее очевидные различия между западными и

восточными *M. longicaudatus* (т.е. между *eniseensis* и другими проанализированными выборками). В то же время, по-видимому, масштаб индивидуальной изменчивости достаточно велик по отношению к географической изменчивости, так что отдельные выборки во всех случаях существенно перекрываются. Этим, возможно, и объясняется положение отдельных экземпляров, заметно отличающееся от ожидаемого.

Морфологическое сходство экземпляров из Забайкалья с восточными *M. longicaudatus* противоречит молекулярным данным. Данные экземпляры были отловлены в пещере Лургинканская, являющейся местом роения рукокрылых и следовательно «горячей точкой» потока генов, где могла произойти гибридизация между двумя подвидами. Статус *M. l. eniseensis* не вызывает сомнений, и границы его распространения определены, в то время как граница между *M. l. longicaudatus* и *M. l. kaguyae* выглядит размытой.

Результаты моделирования распространения вида (SDM), выполненные в рамках работы Kazakov с соавт. (2025), также согласуются с морфометрическими и молекулярными данными, предсказывая подходящие ареалы для западных *M. longicaudatus* (*M. l. eniseensis*) к западу от Большого Хингана и для восточных (*M. l. longicaudatus*) к востоку от него. Прогнозируемое распределение подходящих условий для *M. l. longicaudatus*, согласно SDM-моделированию, соответствует нескольким экорегионам (Olson et al. 2001). К ним относятся лиственные леса Центральной Кореи и Северо-Восточной Китайской равнины (провинции Ляонин, Цзилинь и Хэйлунцзян Китая), уссурийские широколиственные и смешанные леса, маньчжурские смешанные леса (в основном провинция Ляонин, в меньшей степени провинции Цзилинь и Хэйлунцзян Китая и Амурская область России), охотско-маньчжурская тайга на северных и северо-восточных окраинах ареала подвида (юг Хабаровского края России), а также Суйфун-Ханкайские луга и лесные луга, Амурская луговая степь. В свою очередь, подходящие области для *M. l. eniseensis* соответствуют таким экорегионам, как Восточно-Сибирская тайга, Саянские горные хвойные леса, Западно-Сибирские гемибореальные леса, Алтайский горные лес/лесостепь, Южно-Сибирская лесостепь и Казахская

лесостепь.

Хотя «западные» и «восточные» морфологические подвиды/формы описаны как минимум у пяти видов рукокрылых (*M. longicaudatus*, *M. sibiricus*, *M. petax*, *Murina hilgendorfi* и *Vespertilio sinensis*) умеренной зоны Восточной Палеарктики (Стрелков, 1983; Tsytsulina, Strelkov 2001; Kruskop, 2004; Kruskop, 2005), палеоклиматические, климатические и топографические закономерности их распространения ранее не изучались. Таким образом, впервые показано, что хр. Большой Хинган может рассматриваться как граница распространения каждого из двух материковых подвидов *M. longicaudatus*. Большой Хинган протянулся с северо-востока на юго-запад на 1200 км, его крутые восточные склоны врезаются в равнину Сунляо, а западные склоны плавно переходят в Монгольское нагорье. Восточные склоны Большого Хингана блокируют летний морской муссон, формируя контраст осадков между влажным лесным биомом и полузасушливым луговым биомом. Холодно-умеренный хвойный лесной покров на севере постепенно переходит в средне-умеренный луговой ландшафт на юге (Fu et al. 2018; Zheng et al. 2008).

6.8.2. Сравнение филогеографического паттерна с морфометрической изменчивостью *M. sibiricus*

Myotis sibiricus из всех регионов своего ареала в современном понимании изначально был включён в состав *Vespertilio mystacinus* (*M. mystacinus* s. l.). Позже, *M. sibiricus* был включён в состав *M. brandtii* s. l. после выделения последнего из состава *M. mystacinus* s. l. в качестве самостоятельного вида (Стрелков, Бунтова, 1982). Как подвид, *Vespertilio mystacinus sibiricus*, отличающийся бóльшими общими размерами и соотношением длин второй и третьей фаланг третьего пальца, был описан из окр. Томска (Кащенко, 1905). В свою очередь, подвид *M. mystacinus gracilis* (позже интерпретированный как *M. brandtii gracilis*), отличающийся более мелкими размерами черепа, был описан из окр. Владивостока (Ognev, 1927). В Японии (на о. Хоккайдо) эту форму нередко рассматривали как самостоятельный вид (Yoshiyuki, 1989). Неоднородность *M.*

brandtii s. l. на Дальнем Востоке России по морфометрическим параметрам черепа и зубов была ранее показана Кузякиным (1950), Стрелковым (1983) и Тиуновым (1989, 1997).

Так, анализ на основании таких параметров, как общая и кондилобазальная длина черепа, ширина мозговой капсулы, скуловая ширина, высота черепа, длина верхнего и нижнего ряда зубов, показал разделение на 2 группы – первая группа включала выборки из Приморья, юга Хабаровского края и Сахалина, а вторая группа выборки с севера Хабаровского края, Камчатки и Средней Сибири (Тиунов, 1997). Но дискриминантный анализ (DFA) или анализ главных компонент (PCA) с использованием 18-22 измерений черепа и зубов (как принято в современных исследованиях) и с широким охватом географии не проводились. Таким образом, на сегодняшний день в литературе для *M. sibiricus* приводится 2 подвида – номинативный *M. s. sibiricus* и *M. s. gracilis*.

Проведенный в данной работе морфометрический анализ, основанный на 18 измерениях черепа и зубов, выявил 3 морфологические группы *M. sibiricus*. При использовании в дискриминантном анализе (DFA) региональных выборок большинство различий между ними было незначимым ($p > 0{,}05$), что может быть связано с маленьким размером выборок. «Западная» группа соответствует номинативному подвиду *M. s. sibiricus*, а «островная» группа – подвиду *M. s. gracilis*. Третья группа «восточная» ранее не выделялась. Экземпляры из Бурятии и Забайкальского края относятся к разным морфологическим группам. В целом результаты морфометрического анализа *M. sibiricus* согласуются с филогеографическим паттерном по мтДНК.

Наш биогеографический сценарий предполагает непродолжительную изоляцию *M. sibiricus* в трёх разных рефугиумах. Происхождение островной гаплогруппы *M. sibiricus*, вероятно, связано с изоляцией в «японском рефугиуме», а западной и восточной гаплогрупп – в рефугиумах в материковой части ареала вида. Потепление климата после последнего ледникового максимума могло привести к экспансии и реколонизации островов восточной гаплогруппой, а Приморья – островной гаплогруппой. В Сибири же экспансия привела к

появлению зоны контакта восточной и западной гаплогрупп на территории Бурятии.

6.8.3. Сравнение филогеографического паттерна с морфометрическими анализами *M. petax*

На основании морфометрических данных ранее было описано 4 подвида *M. petax* – *M. p. petax* Hollister, 1912, *M. p. ussuriensis* Ognev, 1927, *M. p. loukashkini* Shamel, 1942 и *M. p. chasanensis* Tiunov, 1997, различающихся по комплексу краниометрических параметров (Тиунов, 1997; Kruskop, 2004; Matveev et al., 2005), в то же время границы между ними не вполне определены. Так, в работе Kruskop (2004) *M. p. loukashkini* объединялся с *M. p. chasanensis* в один подвид.

Наиболее полные морфометрические анализы, основанные на 15 измерениях черепа и зубов *M. petax*, были выполнены в рамках работы Gorobeyko с соавт. (2025). На первом этапе авторы сравнили средние значения краниометрических параметров в общей выборке самцов (n=62) и самок (n=79), чтобы убедиться в отсутствии полового диморфизма. Значимых различий ($p > 0,01$) между полами по каким-либо из изученных промеров обнаружено не было, что позволило использовать выборки, не разделенные по полу, в дальнейшем анализе географической изменчивости. Для этой цели 168 особей из 41 локалитета были географически объединены в 18 локальных выборок. Далее авторы последовательно объединяли локальные выборки с использованием анализа ANOVA Краскела-Уоллиса и обучающих выборок в пошаговом анализе дискриминантных функций (DFA).

В результате канонического анализа финальных выборок было выявлено пять морфологических групп, обозначенных названиями географических регионов, где эти группы обнаружены – Western Siberia, Baikal-Amur, Far East, Lower Amur и Khasan. На диаграмме рассеяния морфологические группы разделены по первой канонической переменной на два отдельных кластера без перекрытия (Рисунок 49). Группы Lower Amur и Khasan входят в первый кластер, а группы Western Siberia, Baikal-Amur и Far East — во второй кластер. Группы

первого кластера хорошо разделены третьей канонической переменной, в то время как группы второго кластера сильно перекрываются.

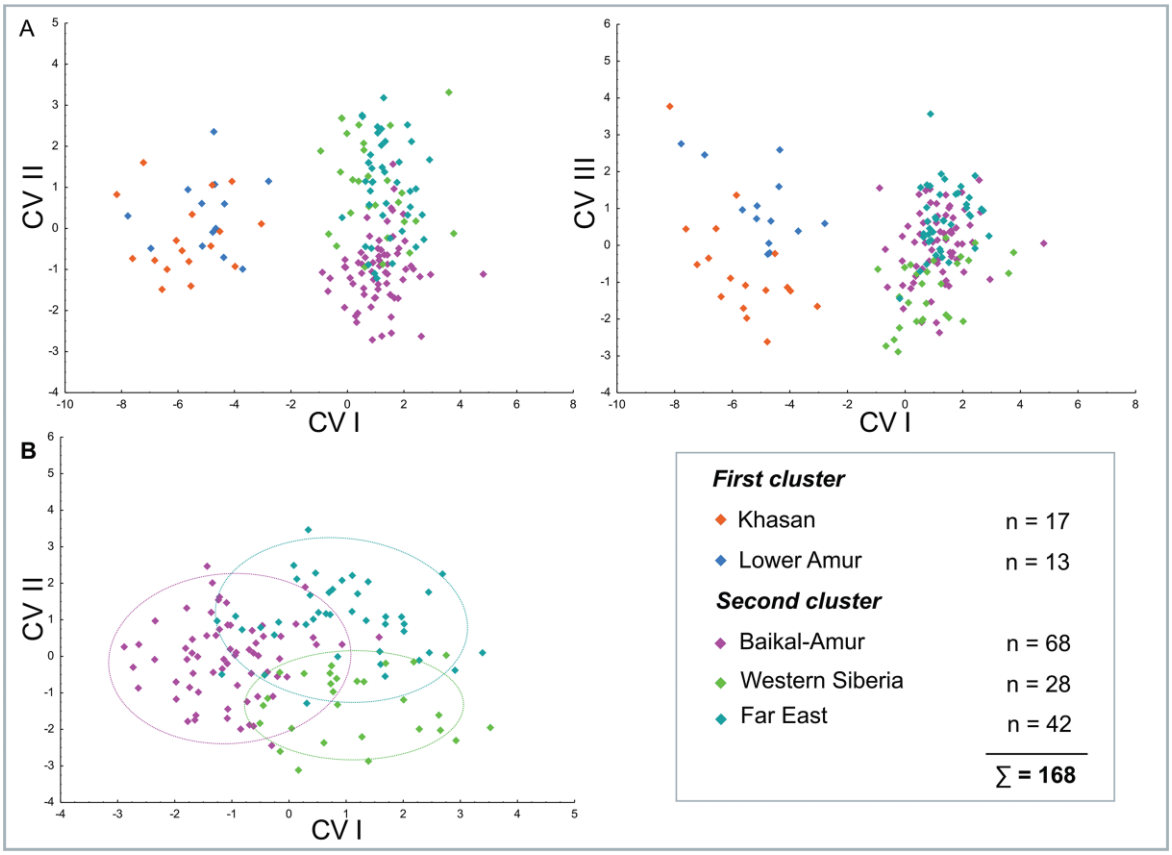


Рисунок 49. Двумерная диаграмма рассеяния для канонических переменных дискриминантного анализа (DFA). A – все группы (CV I относительно CV II и CV III); B – только группы второго кластера (CV I относительно CV II) (по Gorobeyko et al., 2025).

Для каждой морфологической группы процент корректной идентификации исследованных экземпляров был достаточно высок, что также подтверждается надежными значениями *p*-уровня между группами. Средние расстояния Махаланобиса между группами внутри обоих кластеров были относительно небольшими (4,73–8,79), но между группами в разных кластерах расстояния были на порядок выше (41,37–53,11).

Первая каноническая переменная имеет высокую положительную корреляцию с кондило-базальной длиной черепа (CBL), длиной верхнего ряда зубов (включая резцы) (IM3), длиной нижней челюсти до конца углового отростка (MdL) и расстоянием между наружными гранями клыков (C1C1), а также отрицательную корреляцию с кондило-канинной длиной черепа (CCL), шириной мозговой капсулы (BCW) и шириной ростральной части черепа (RW). Напротив,

вторая каноническая переменная имеет положительную корреляцию с кондило-канинной длиной черепа (CCL), ширина мастоидной области (MW) и длиной нижней челюсти до конца углового отростка (MdL), а также отрицательную корреляцию с шириной мозговой капсулы (BCW), длиной ростральной части (RL) и длиной основания коронки клыка (C). И наконец, третья каноническая переменная положительно коррелировала с кондило-канинной длиной черепа (CCL), межглазничной шириной (IOW), шириной между наружными краями последних верхних коренных зубов (M3M3) и длиной верхнего ряда зубов (включая резцы) (IM3), а также отрицательно коррелировал с ширина мастоидной области (MW), шириной мозговой капсулы (BCW) и шириной ростральной части (RW). Канонический анализ, проведенный только для групп второго кластера, показал значительно лучшее разделение групп *Western Siberia*, *Baikal-Amur* и *Far East* по первой и второй каноническим переменным.

В диссертации Горобейко (2022) на более ограниченной географической выборке было выявлено 7 генетических линий (I-VII) по контрольному региону мтДНК. 4 из них (I, IV, V, VII) соотносятся с линиями *Siberia*, *Okhotsk*, *Amur* и *Korea*. Линии II (пещера Спасская, Приморье) и VI (СВ Китай) были выделены в качестве отдельных генетических линий ошибочно и при расширении анализируемой выборки вошли в состав линий *Amur* и *Okhotsk*, соответственно, с высокими поддержками. Что касается линии III из диссертации Горобейко, тоже из пещеры Спасская, то её статус остаётся неясным, т.к. положение этой линии на байесовском и ML деревьях разное. Сезон, когда были отловлены экземпляры в пещере Спасская, расположенной в районе оз. Ханка, приходится на раннюю весну. Таким образом, пещера Спасская может быть местом весеннего роения, что требует проведения дальнейших исследований.

Предполагаемые ареалы выявленных генетических линий и морфологических групп соотносятся лишь частично, поэтому рассмотрим все возникшие их комбинации, обозначенные цифрами от I до XII (Рисунок 50).

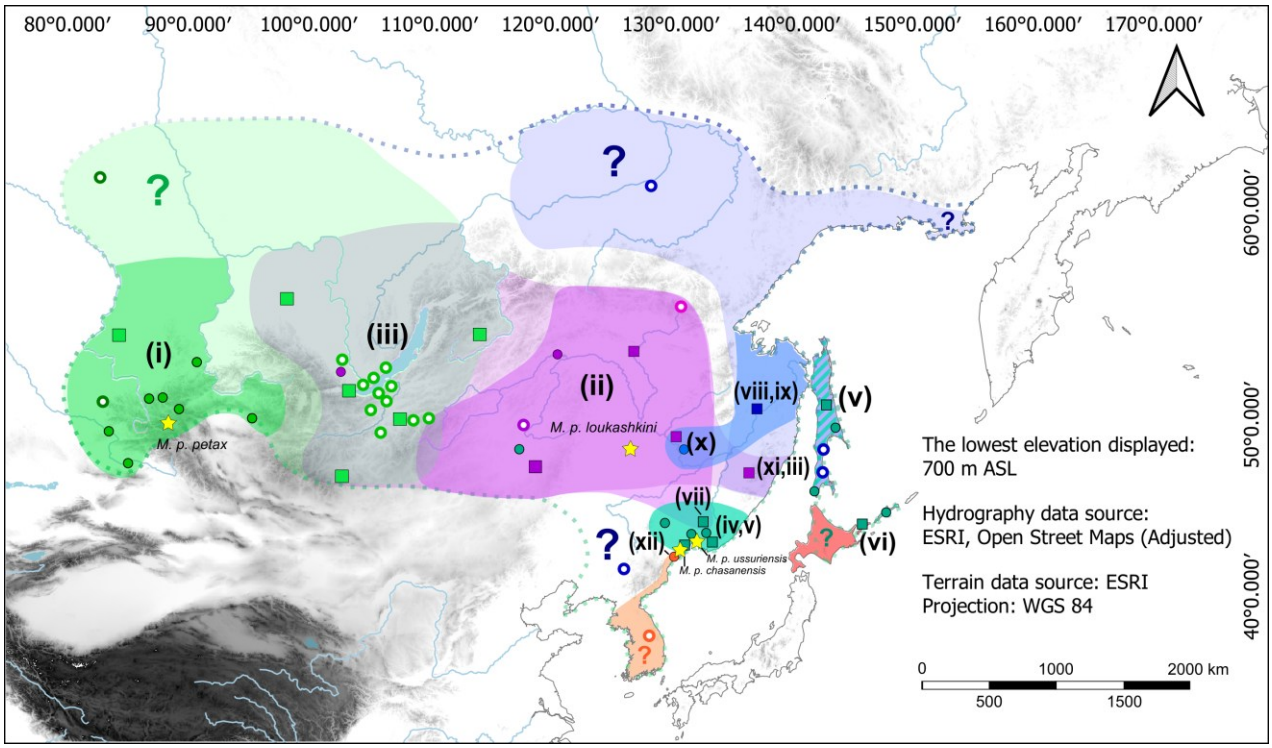


Рисунок 50. Комбинации (I-XII) ареалов генетических линий и морфологических групп *M. petax*. Звездочками обозначены типовые местонахождения подвидов. Пустые и заполненные круги обозначают локалитеты, откуда были получены только генетические или только морфологические данные, соответственно. Квадраты обозначают локалитеты, откуда были изучены как генетические, так и морфологические данные.

(i) *M. petax*, распространённые от северо-восточного Казахстана и долины р. Оби до долины р. Енисей, а также включая северо-запад Алтайских гор и Западный Саян, относятся к генетической линии *Siberia* и морфологической группе *Western Siberia*. Вероятно, популяции из этих регионов относятся к подвиду *M. p. petax*, описанному из степи северо-запада Алтайских гор (Респ. Алтай) (Hollister 1912).

(ii) *M. petax*, распространённые от Яблонового хребта и северо-восточной Монголии на восток до долины р. Уссури и на север до Станового хребта, относятся к генетической линии *Amur* и морфологической группе *Baikal-Amur*. Эти популяции могут относиться к подвиду *M. p. loukashkini*, описанному из провинции Хэйлунцзян в Китае (Shamel, 1942). Так, измерения черепа голотипа и паратипа *M. p. loukashkini* находятся в пределах изменчивости морфологической группы *Baikal-Amur*. Также подобное сочетание линии и морфологической

группы зафиксировано в г. Тайшете (Иркутская обл.), что может быть связано со случайным заносом.

(iii) *M. petax*, распространённые от Восточного Саяна и центральной Монголии (аймак Уверхангай) на восток до Яблонового хребта и Станового нагорья, а также один экземпляр на центральном Сихоте-Алине, относятся к митохондриальной линии *Siberia* и морфологической группе *Baikal-Amur*. Популяции из этих регионов, вероятно, представляют собой результат гибридизации подвидов *M. p. petax* (i) и *M. p. loukashkini* (ii).

Одним из возможных сценариев в ходе гибридизации подвидов могло быть замещение митохондриального генома *M. p. loukashkini* на митохондриальный геном *M. p. petax*.

Например, среди других видов рукокрылых несовпадение ареалов двух митохондриальных линий и двух морфологических форм выявлено у *Eptesicus serotinus* (Artyushin et al., 2009, 2012). В то же время для *Sorex araneus* показано несовпадение ареалов митохондриальных линий и хромосомных рас (Raspopova et al., 2020). Диссонанс между митохондриальным и ядерным (микросателлиты) наборами данных может объясняться филопатрией самок и расселением самцов, как предложено для *M. pilosus* (Lu et al., 2013).

(iv) Подавляющее большинство экземпляров *M. petax* из южного Сихоте-Алиня и предгорий Чёрных гор относятся к генетической линии *Siberia* и морфологической группе *Far East*. Gorobeyko с соавт. (2025) предполагают, что данная комбинация может быть характерна для подвида *M. p. ussuriensis*, описанного на этой территории, но данный вопрос остаётся открытым.

(v) *M. petax* на о. Сахалин, а также единичные экземпляры на юге Приморья (южный Сихоте-Алинь и предгорья Чёрных гор) и возможно прилегающих районов Китая относятся к линии *Okhotsk* и морфологической группе *Far East*. Тоже могут представлять подвид *M. p. ussuriensis* Ognev, 1927.

(vi) *M. petax* с о. Кунашир относятся к линии *Japan* и морфологической группе *Far East*. Отсутствуют данные по CR мтДНК с о. Хоккайдо. Одним из возможных сценариев может быть гибридизация животных, населявших

Хоккайдо и Кунашир (линия *Japan*), с животными с о. Сахалин (линия *Okhotsk*) вследствие расселения последних.

Maeda (1985) отнес *M. petax* из Хоккайдо, Сахалина и Кунашира к подвиду *M. p. ussuriensis* и писал, что не увидел достоверных отличий ни по каким промерам черепа, кроме высоты мозговой капсулы. Остатки *M. petax* идентифицированы в позднеплейстоценовых отложениях о. Хонсю, но в послеледниковье на Хонсю вид не сохранился (Yoon et al., 1984).

(vii) Один экземпляр с юга Приморья (пещера Спасская) относится к линии *Amur* и морфологической группе *Far East* и может являться гибридом подвидов *M. p. loukashkini* и *M. p. ussuriensis* на границе их распространения.

(viii) Большинство *M. petax* из Нижнего Амура (район Комсомольска-на-Амуре) относятся к линии *Okhotsk* и морфологической группе *Lower Amur*. И лишь один экземпляр из этого региона относится к линии *Siberia* и морфологическую группе *Lower Amur* (ix).

(x) Часть экземпляров *M. petax* из Среднего Амура (Хинганский заповедник) относятся к митохондриальной линии *Amur* и морфологической форме *Lower Amur*.

(xi) Большинство экземпляров *M. petax* из центрального Сихоте-Алиня (пещера Прощальная) относятся к линии *Okhotsk* и морфологической группе *Baikal-Amur*, что может свидетельствовать о гибридизации *M. p. loukashkini* с другой формой на границе их ареалов.

(xii) Для экземпляров, относящихся к линии *Korea* (Респ. Корея), краниометрическая изменчивость остаётся неизученной. В то же время для экземпляров, относящихся к морфологической группе *Khasan* (известны только с оз. Хасан) и ранее описанных как *M. p. chasanensis*, остаётся неизученной генетическая изменчивость. Но возможно все эти экземпляры относятся к подвиду *M. p. chasanensis*, описанному из южного Приморья (пгт. Краскино) (Тиунов, 1997), или к гибридам *M. p. chasanensis* и других форм, населяющих юг Приморья, что требует дальнейшего изучения. В некоторых публикациях подвид *M. p. chasanensis* был сведен к синониму *M. p. loukashkini* (Крускоп 2004), однако

данные, полученные в работе Gorobeyko с соавт. (2025), не подтверждают такое объединение. Согласно морфометрическим данным (Yoon et al. 2010), экземпляры из провинций Южной Кореи в среднем крупнее, чем другие *M. petax* (Горобейко и др. 2021). Происхождение генетической линии *Korea* и подвида *M. p. chasanensis* вероятно связано с изоляцией на Корейском полуострове, где потенциальным барьером могли выступать Маньчжуро-Корейские горы. При этом расселение *M. p. chasanensis* из «корейского рефугиума» вдоль побережья Японского моря могло привести к появлению этого подвида на юге Приморья России (оз. Хасан и предгорья Чёрных гор).

Природные местообитания и, в частности, места кормления *M. petax* связаны с различными типами водоёмов (озёра, пруды) и водотоков (реки) (Тиунов, 1997; Ботвинкин, 2002; Didorenko et al., 2022). Границы приблизительных ареалов линий совпадают с крупными водоразделами северо-восточной Азии. Так, восточной границей линии *Siberia* и западной границей линии *Amur*, по-видимому, являются Яблоновый хребет и Хэнтэй-Даурское нагорье. Обе горные системы являются водоразделами Ледовитого и Тихого океанов. Северной границей ареала линии *Amur* является Становой хребет, ещё один водораздел Ледовитого и Тихого океанов. Таким образом, приблизительный ареал линии *Amur* по большей части совпадает с бассейном реки Амур, за исключением Нижнего Амура.

На Южном Сихоте-Алине и в предгорьях Чёрных гор (и возможно провинции Цзилинь Китая) распространена преимущественно генетическая линия *Siberia*, гаплотипы линии *Okhotsk* распространены здесь мозаично. Гаплотипы линий *Siberia* и *Okhotsk* обнаружены вместе в том числе в пещере Приморский Великан, являющейся местом роения рукокрылых (Панютин, 1974). Таким образом, характер распределения этих двух линий вероятно представляет градиент, где в южной части преобладают гаплотипы линии *Siberia*, но по мере продвижения на север вдоль Сихоте-Алиня распределение меняется в обратную сторону, и на центральном Сихоте-Алине и севернее преобладают гаплотипы

линии *Okhotsk*. Вопрос о специфической генетической линии для подвида *M. p. ussuriensis* остаётся спорным.

6.9. Сравнение филогеографических паттернов исследуемых видов *Myotis* и других видов рукокрылых

Филогеографические паттерны исследуемых видов ночниц (*Myotis*) включают от 2 до 5 гаплогрупп (линий). Западные гаплогруппы (и линия *Siberia* у *M. petax*) населяют преимущественно Сибирь (включая Забайкалье), а восточные гаплогруппы и линии *Amur*, *Okhotsk*, *Japan* и *Korea* (*M. petax*) – населяют дальневосточные регионы. Популяции, населяющие западную часть ареалов, отличаются более низкими показателями генетического разнообразия. Зоны контакта между западными и восточными гаплогруппами обнаружены на территории Забайкалья для двух из трёх исследуемых видов. Выявленные островные субклада и гаплогруппы в Японии свидетельствуют о влиянии островной изоляции в процессе эволюционных историй этих видов ночниц. Реконструкции демографических историй выявили относительно недавний рост эффективного размера популяций для всех исследуемых видов и их гаплогрупп по отдельности.

Филогеографический паттерн длиннохвостой ночницы с дифференциацией между гаплогруппами около 1% может быть отнесён к I типу по Avise (2000). Паттерн сибирской ночницы в части взаимного распределения восточной и островной гаплогрупп относится к IV типу, при этом закономерности распространения восточной и западной гаплогрупп – наиболее близки к III типу. И наконец, паттерн восточной ночницы вновь по большей части соответствует I типу (не считая ситуации в южном Приморье).

Ранее для 3-х исследуемых видов ночниц были получены последовательности *Cox*1 мтДНК (Kruskop et al., 2012; Gorobeyko et al., 2020). Все выборки имеют ограниченный географический охват по сравнению с нашими оригинальными данными. Филогеографическая структура по *Cox*1 для длиннохвостой и сибирской ночниц в целом соответствует паттернам,

полученным нами по гену *Cyt b* (Рисунок 51).

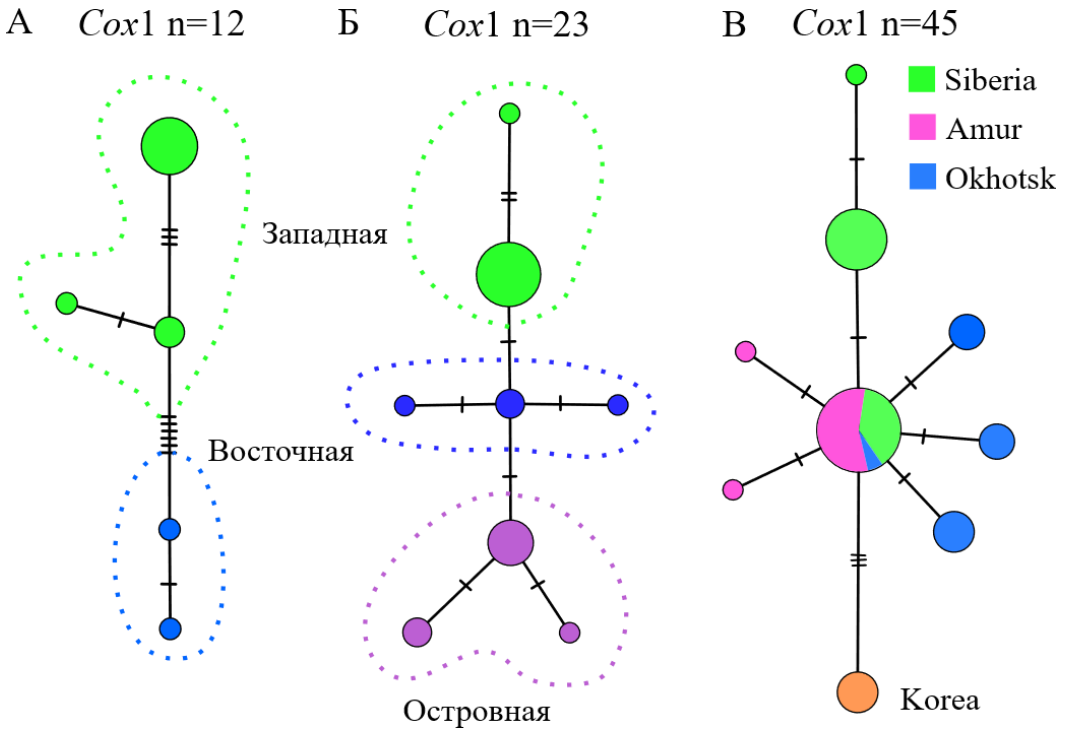


Рисунок 51. Медианные сети гаплотипов фрагмента гена *Cox*1 мтДНК *M. longicaudatus* (А), *M. sibiricus* (Б) и *M. petax* (В) (оригинальные, по данным Kruskop et al., 2012; Gorobeyko et al., 2020).

В свою очередь паттерн по *Cox*1 восточной ночницы отличается крайне низкой дифференцией – многие образцы относятся к одному гаплотипу G1, в то время как по контрольному региону мтДНК эти образцы разделяются на генетические линии *Siberia* и *Amur* со средней *p*-дистанцией 1,8%. Таким образом, разрешение маркера (скорость накопления замен) *Cox*1 значительно ниже по сравнению с контрольным регионом, что делает последний наиболее подходящим инструментом для реконструкции филогеографической структуры *M. petax*.

Мы собрали данные по последовательностям митохондриальных маркеров (*Cyt b*, *Cox*1, *ND*1, tRNAs-CR) видов рукокрылых, обитающих в Сибири и/или на Дальнем Востоке. По размеру выборки выделяются 2 набора данных (*Cyt b*, *Cox*1) для *Myotis ikonnikovi* и набор данных по *Cyt b* для *Vespertilio sinensis* (Таблица 14). Исследование генетической структуры популяций *M. ikonnikovi* имеет ограниченный географический охват, т.к. включает только Южную Корею и Японию (Park et al., 2019). В свою очередь, исследование по популяционной генетике *V. sinensis* также ограниченно только Японским архипелагом (Kamiyama,

Kawai, 2025). Размер выборок по остальным видам составлял от 6 до 33 последовательностей.

Таблица 14. Количество последовательностей маркеров мтДНК, полученных для разных видов рукокрылых Сибири и Дальнего Востока и депонированных в GenBank NCBI.

Виды рукокрылых	***Cyt b***	***Cox*1**	***ND1***	**tRNAs-CR**
Myotis ikonnikovi	**63**	**58**	15	-
Myotis macrodactylus	23*	6*	7*	12
Myotis bombinus	11*	11*	-	-
Murina hilgendorfi	33	11	-	-
Murina ussuriensis	-	12*	-	19*
Plecotus ognevi	24**	**77**	19	-
Hypsugo alashanicus	15*	14*	10*	-
Vespertilio sinensis	**52**	9	-	-

Примечание: * с учётом данных по митохондриальным геномам; ** только последовательности длиной не менее 700 п.о.

Японские гаплогруппы (генетические линии) выявлены у сибирско-дальневосточного вида *M. ikonnikovi* (*Cyt b*, *ND1*) (Park et al., 2019) и у дальневосточного вида *Myotis macrodactylus* (Kim et al., 2016; Горобейко и др., 2025) (Рисунок 52). Островная линия *M. macrodactylus* отличается более высокими показателями генетического разнообразия, чем континентальная.

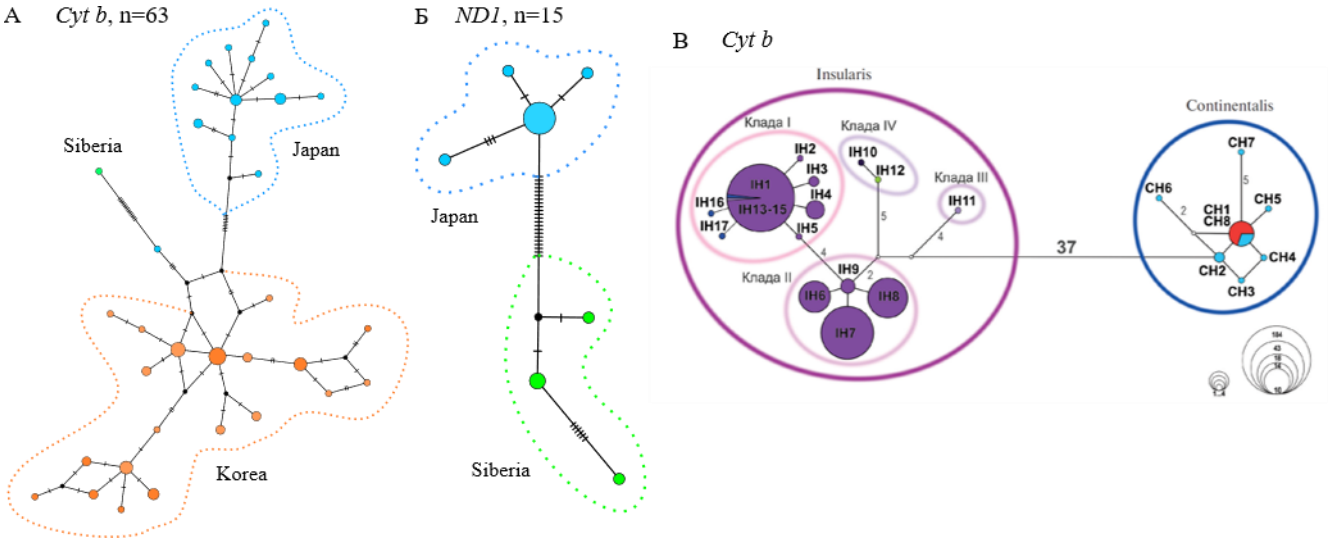


Рисунок 52. Медианные сети гаплотипов *M. ikonnikovi* (А, Б: оригинальные, по данным из GenBank) и *M. macrodactylus* (В: по Горобейко и др., 2025).

Гаплогруппы, распространённые только на Корейском полуострове, известны для *Myotis bombinus* и *Hypsugo alashanicus* (Рисунок 53).

Таким образом, выявление отдельных гаплогрупп в Японии и на Корейском полуострове у разных видов рукокрылых умеренной зоны Восточной

Палеарктики может свидетельствовать о влиянии одинаковых палеоклиматических событий и/или барьеров в ходе их эволюционных историй.

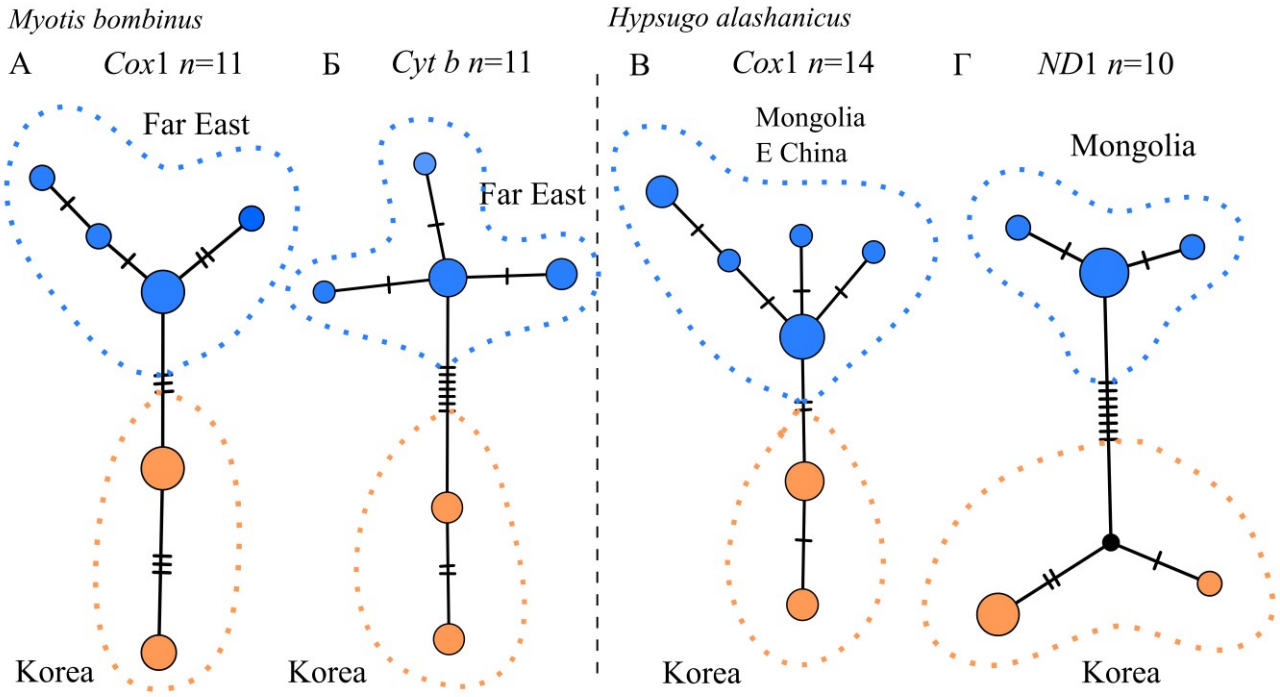


Рисунок 53. Медианные сети гаплотипов *M. bombinus* (А, Б: оригинальные, по данным из GenBank) и *H. alashanicus* (В, Г: оригинальные, по данным из GenBank).

Так, в последний ледниковый максимум (*LGM*), продлившийся с 26,5 тыс. до 19 тыс. лет назад, в северной Евразии преобладали безлесные биомы, что могло привести к отступлению видов рукокрылых в древесные рефугиумы. Известно, что отдельные участки тайги (Cold evergreen needle-leaved forest) и листопадных лесов (Cold deciduous forest) сохранялись в нескольких местах и, в частности, в Японии (Binney et al., 2017), в горах Чанбайшань и на Корейском полуострове (Bao et al., 2015). Недревесные функциональные типы растений доминировали вплоть до 15 тыс. лет до н.э. В период между 15 и 8 тыс. лет до н.э. недревесные типы растительности сокращались, а лиственные древесные типы расширялись (Binney et al., 2017), что могло привести к расширению ареалов как исследуемых видов ночниц, так и ряда других видов рукокрылых этого региона.

В целом филогеографические паттерны рукокрылых, населяющих северо-восточную Палеарктику, обнаруживают более низкое генетическое разнообразие в западной части ареалов по сравнению с восточной частью (у некоторых видов:

материковая *vs.* островная). Расселение видов рукокрылых, вероятно, происходило с востока на запад, поэтому Западная Сибирь (в том числе северо-запад Алтая) была населена позже всех. Сибирские гаплогруппы исследуемых видов ночниц и выявление нескольких материковых линий (*Amur*, *Okhotsk*) у *M. petax* на Дальнем Востоке, вероятно, свидетельствуют о существовании в прошлом и других рефугиумов (возможно микрорефугиумов), помимо макрорефугиумов в Японии и на Корейском полуострове. Но полученные паттерны не отвечают на вопрос о местоположении таких дополнительных микрорефугиумов в Сибири и на Дальнем Востоке, поэтому данный вопрос требует дальнейших исследований.

7. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В данном исследовании впервые детально изучено явление роения у рукокрылых северо-восточной Азии, которое для этого региона прежде лишь кратко упоминалось в литературе. В ходе исследования роения у пещер впервые выявлены паттерны обилия видов, соотношения полов, возрастной структуры и динамики состояния тела рукокрылых в Сибири. В местах роения в Байкальском регионе зарегистрированы все известные для этой территории виды рукокрылых, кроме *Myotis bombinus*. Показано, что обилие видов в местах роения имеет как временные (июль-август-сентябрь), так и географические закономерности (таёжная и степная зоны). Выявлены места роения с наиболее высоким обилием *Myotis longicaudatus*, *M. sibiricus* и *M. petax*. Роение играет важную роль в поддержании генетического разнообразия популяций и формировании структуры популяций. Например, у *M. longicaudatus* только в месте роения (пещера Аргалей-3) контактируют 2 самых распространённых гаплотипа (E4 и E8). В свою очередь, западная и восточная гаплогруппы *M. sibiricus* тоже контактируют в месте роения на севере Бурятии (пещера Долганская Яма). Изучение роли роения в формировании популяционной структуры у видов рукокрылых в Сибири и на Дальнем Востоке является актуальной задачей дальнейших исследований.

Результаты, полученные в данной работе, значительно расширяют представление о филогеографии рукокрылых Сибири и Дальнего Востока, на примере трёх широко распространённых видов ночниц: *M. longicaudatus*, *M. sibiricus* и *M. petax*. Выявленные филогеографические паттерны имеют как сходства, так и различия. Например, у всех трёх исследованных видов выявлена дифференциация, связанная с островной изоляцией: островная субклада у *M. longicaudatus*, гаплогруппа у *M. sibiricus* и генетическая линия у *M. petax*. Западные гаплогруппы *M. longicaudatus* и *M. sibiricus* и линия Siberia *M. petax* распространены преимущественно в Сибири. В то же время, восточные гаплогруппы *M. longicaudatus* и *M. sibiricus*, а также линии Amur, Okhotsk и Korea *M. petax* – населяют дальневосточные регионы. Впервые обнаружены зоны контакта гаплогрупп/линий у всех трёх исследованных видов *Myotis* spp., причём

они не совпадают. Остаётся открытым вопрос о взаимосвязи паттернов с палеоклиматическими событиями в процессе эволюционных историй этих видов в плейстоцене.

Полученные данные расширяют представления о распространении рукокрылых в Сибири и на Дальнем Востоке. Новые локалитеты выявлены практически для всех видов, для которых было исследовано явление роения, и для видов, для которых изучены филогеографические паттерны. Наиболее значимыми представляются новые находки *M. longicaudatus*, которая была впервые обнаружена в различных районах Забайкальского края, до недавнего времени считавшегося самым протяжённым разрывом в ареале этого вида. Также, *M. longicaudatus* была впервые зарегистрирована на о. Кунашир.

8. ВЫВОДЫ

1. Явление роения широко распространено у рукокрылых в северо-восточной Палеарктике и, очевидно, играет не меньшую роль, чем в Западной Палеарктике. Ушан Огнёва (*Plecotus ognevi*) был доминирующим видом в большинстве мест роения с июля по сентябрь, за исключением пещер в юго-восточном Забайкалье. Преобладание ушанов является отличительным признаком роения в Сибири по сравнению с Европой.

2. В большинстве мест роения с июля по сентябрь самцы преобладали над самками, а взрослые особи над молодыми, что коррелирует с данными по половозрастной структуре рукокрылых в период роения в Европе.

3. В местах роения у исследованных видов ночниц обнаружены зоны контакта гаплогрупп, морфо-молекулярное несоответствие и более высокое генетическое разнообразие, что свидетельствует о важной роли роения в формировании генетической структуры популяций рукокрылых.

4. Филогеографические паттерны ночниц *Myotis longicaudatus*, *M. sibiricus* и *M. petax* по маркерам мтДНК включают от 2 до 5 гаплогрупп и отличаются более низким генетическим разнообразием в западной части ареалов; контактные зоны «западных» и «восточных» гаплогрупп обнаружены в Забайкалье (*M. sibiricus* и *M. petax*) и в бассейне Среднего Амура (*M. longicaudatus*).

5. Филогеографические структуры *M. longicaudatus* и *M. sibiricus* согласуются с морфометрической изменчивостью. При этом граница между подвидами *M. l. longicaudatus* и *M. l. kaguyae* размыта. Форму «*gracilis*» стоит считать подвидом в составе *M. sibiricus*. Филогеографический паттерн *M. petax* лишь частично согласуется с морфометрической изменчивостью и выделяемыми подвидам, что возможно связано с широкими контактными зонами и гибридизацией.

6. Для многих видов рукокрылых Сибири и Дальнего Востока характерно наличие «западных» и «восточных» гаплогрупп, происхождение которых, вероятно, связано с изоляцией в ледниковых рефугиумах, а современные ареалы – с послеледниковой экспансией.

9. СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ АВТОРОМ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Публикации в рецензируемых научных изданиях, рекомендованных ВАК и индексируемых базами данных Scopus и Web of Science:

Kazakov D., Shumkina A., Botvinkin A., Morozov O. Bat swarming in the eastern Palaearctic (Eastern Siberia) // Acta Chiropterologica. – 2018. – V. 20. – No. 2. – P. 427-438. DOI: 10.3161/15081109ACC2018.20.2.013

Kazakov D. V., Artyushin I. V., Khabilov T. K., Tadzhibaeva D. E., Kruskop S. V. Back to life and to taxonomy: new record and reassessment of *Myotis bucharensis* (Chiroptera: Vespertilionidae) // Zootaxa. – 2020. – V. 4878. – No. 1. – P. 129-144. DOI: 10.11646/zootaxa.4878.1.5

Gorobeyko U. V., Kartavtseva I. V., Sheremetyeva I. N., **Kazakov D. V.**, Guskov V. Yu. DNA-barcoding and a new data about karyotype of *Myotis petax* (Chiroptera, Vespertilionidae) in the Russian Far East // Comparative Cytogenetics. – 2020. – V. 14. – No. 4. – P. 483-500. DOI: 10.3897/CompCytogen.v14i4.54955

Gorobeyko U. V., Sheremetyeva I. N., **Kazakov D. V.**, Guskov V. Yu. A new type of tandem repeats in *Myotis petax* (Chiroptera, Vespertilionidae) mitochondrial control region // Molecular Biology Reports. – 2023. – Vol. 50. – No. 6. – P. 1-10. DOI: 10.1007/s11033-023-08468-4

Kazakov D. V., Kruskop S. V., Kawai K., Gorban A. A., Gorobeyko U. V. Phylogeography, morphometry and the species distribution modelling in *Myotis longicaudatus* (Chiroptera, Vespertilionidae) in the Eastern Palaearctic // Mammal Research. – 2025. – Vol. 70. – P. 127-140. DOI: 10.1007/s13364-025-00782-5

Gorobeyko U. V., **Kazakov D. V.**, Kadetova A. A., Sheremetyeva I. N., Guskov V. Yu., Kartavtseva I. V., Dokuchaev N. E., Zakharov E. S., Kruskop S. V. Intraspecific structure of *Myotis petax* Hollister, 1912 (Chiroptera: Vespertilionidae) based on mitochondrial DNA and morphological data // Vertebrate Zoology. – 2025. – Vol. 75. – P. 87-106. DOI: 10.3897/vz.75.e134683

Публикации в рецензируемых научных изданиях, рекомендованных ВАК и индексируемых базой данных РИНЦ и/или RSCI:

Казаков Д. В., Шумкина А. П., Ботвинкин А. Д., Морозов О. Н. Сибирский трубконос (*Murina hilgendorfi* Gray, 1842) в Прибайкалье: новые аспекты биологии // Известия Иркутского государственного университета. Серия: Биология. Экология. – 2016. – Т. 17. – С. 63-75.

Казаков Д. В., Суворова А., Павлова К. П. Рукокрылые Зейского заповедника // Амурский зоологический журнал. – 2017. – Т. 9. – № 2. – С. 112-118.

Ботвинкин А. Д., Осинцев А. В., **Казаков Д. В.**, Шумкина А. П., Тиунов М. П. Первые

наблюдения за летучими мышами в девственной пещере (пещера Чекановского, Восточная Сибирь) // Известия Иркутского государственного университета. Серия: Биология. Экология. – 2022. – Т. 40. – С. 42-53. DOI: 10.26516/2073-3372.2022.40.42

Публикации в других рецензируемых научных изданиях, индексируемых базой данных РИНЦ:

Ботвинкин А. Д, Шумкина А. П., **Казаков Д. В.** Новые данные о зимовках рукокрылых в пещерах Иркутской области // Байкальский зоологический журнал. – 2014. – Т. 1 (14). – С. 95-99.

Казаков Д. В. Летние наблюдения за рукокрылыми в предгорье хребта Хамар-Дабан // Байкальский зоологический журнал. – 2014. – Т. 15. – № 2. – С. 110-111.

Казаков Д. В. Новые данные по рукокрылым Баргузинского заповедника // Plecotus et al. – 2015. – № 18. – С. 54-59.

Ботвинкин А. Д., Беликов Д. С., **Казаков Д. В**., Матвеев В. А., Росина В. В., Хатсон А. М., Шумкина А. П. Разнообразие и относительное обилие рукокрылых в южном Прибайкалье в местообитаниях с различной степенью урбанизации // Байкальский зоологический журнал. – 2016. – Т. 19. – № 2. – С. 101-106.

Казаков Д. В., Горобейко У. В. Новая находка уссурийского трубконоса (*Murina ussuriensis*) в Приамурье и обзор известных аспектов экологии вида // Plecotus et al. – 2018. – № 21. – С. 79-83.

Публикации в материалах конференций:

Казаков Д. В., Перетолчина Т. Е. Генетическое разнообразие ушана Огнёва (*Plecotus ognevi*) в Сибири и на Дальнем Востоке // Принципы экологии: Материалы II международной конференции «Популяционная экология животных», посвящённой памяти академика И. А. Шилова. – 2016. – Т. 5. – № 3 (19). – С. 57.

Казаков Д. В., Шумкина А. П., Горобейко У. В., Ботвинкин А.Д., Морозов О.Н. Сворминг рукокрылых в Сибири и на Дальнем Востоке // Материалы VIII-ой Международной конференции "Экологические особенности биологического разнообразия" / отв. ред. А. С. Саидов. – Душанбе: Изд. учр. «Дониш», 2019. – С. 76-77.

Gorobeyko U. V., Kartavtseva I. V., Guskov V. Yu., Sheremetyeva I. N., **Kazakov D. V**. Intraspecific genetic variability in the far eastern bat *Myotis petax* based on mtDNA nucleotide sequence data // Modern Achievements in Population, Evolutionary, and Ecological Genetics: International Symposium, Vladivostok - Vostok Marine Biological Station, September 8–13, 2019: Program & Abstracts / eds. Yu. Ph. Kartavtsev, O. N. Katugin. – Vladivostok: Far Eastern Federal

University, 2019. – P. 24. DOI: 10.13140/RG.2.2.17596.59527

Казаков Д. В., Крускоп С. В., Каваи К., Горобейко У. В., Шумкина А. П. Филогеография *Myotis longicaudatus* в Сибири и на Дальнем Востоке // Млекопитающие в меняющемся мире: актуальные проблемы териологии (XI Съезд Териологического общества при РАН). Материалы конференции с международным участием, 14-18 марта 2022 г., г. Москва, ИПЭЭ РАН. – М.: Тов-во научных изданий КМК, 2022. – С. 136.

Gorobeyko U. V., **Kazakov D. V.**, Sheremetyeva I. N., Guskov V. Yu., Kadetova A. A. Phylogeography of *Myotis petax* // Modern Achievements in Population, Evolutionary, and Ecological Genetics: International Symposium, Vladivostok – Vostok Marine Biological Station, September 8–12, 2022: Program & Abstracts / eds. Yu. Ph. Kartavtsev, O. N. Katugin. – Vladivostok: Vladivostok State University of Economics and Service, 2022. – P. 80.

Казаков Д. В. Летнее население рукокрылых в Забайкалье // VI Международная научная конференция «Влияние изменения климата на биологическое разнообразие и распространение вирусных инфекций животных в Евразии». – Новосибирск: ФИЦ ФТМ, НИИ Вирусологии, 2024. – С. 16-17.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю искреннюю признательность моему научному руководителю, к.б.н. Сергею Вадимовичу Крускопу, за неоценимую помощь при подготовке диссертации; д.м.н., профессору Александру Дмитриевичу Ботвинкину (Иркутский гос. мед. ун-т) и к.б.н. Андрею Викторовичу Толстикову (Тюменский гос. ун-т) за многолетнюю поддержку и консультации в периоды моего обучения в ИГУ и ТюмГУ, соответственно; к.б.н. Татьяне Евгеньевне Перетолчиной, д.б.н., доценту Дмитрию Юрьевичу Щербакову и всем сотрудникам лаборатории геносистематики (Лимнологический институт СО РАН) за обучение молекулярно-генетическим методам исследования; д.б.н. Владимиру Святославовичу Лебедеву (Московский гос. ун-т им. М.В. Ломоносова) за помощь в построении Байесовых скайлайнов; к.г.н. Олегу Николаевичу Морозову, Роману Петровичу Игнатову и Анатолию Андреевичу Саган (геолого-спелеологический кружок «Долган») за помощь при работе в пещ. Долганская Яма; Александре Павловне Шумкиной, Елене Юрьевне Шумкиной, Александру Борисовичу Алексееву, Николаю Васильевичу Яковчицу, Марии Николаевне Яковчиц, Анне Сизых, Елене Морозовой, Евгению Юрьевичу Распопову, Александру Владимировичу Осинцеву, Алексею Юрьевичу Трегубову, Сергею Леонидовичу Шкуратову, Сергею Игоревичу Левашеву, Татьяне Ильичёвой, Александру Фёдоровичу Тимошенко, студентам Татьяне Ворониной и Максиму Зенкову за помощь при работе в различных пещерах Сибири; Василию Васильевичу Горобейко за содействие при работе на юге Приморья; к.б.н. Леониду Леонидовичу Войте за содействие при работе с коллекцией в Зоологическом ин-те РАН; к.б.н. Дмитрию Евгеньевичу Тараненко и к.б.н. Наталье Васильевне Лопатиной (Институт систематики и экологии животных СО РАН) за содействие при работе с коллекцией «Сибирского зоологического музея, Новосибирск»; д.б.н. Максиму Анатольевичу Хаснатинову (ФГБНУ Научный центр проблем здоровья семьи и репродукции человека) за помощь при работе в экспедициях в Бурятии и Забайкальском крае; к.б.н. Алексею Сергеевичу Васильченко за предоставленную возможность использования приборной базы в Институте X-BIO; Евгению

Александровичу Дарижапову, д.б.н. Александру Афанасьевичу Ананину, к.б.н. Сергею Юрьевичу Игнатенко, к.б.н. Елене Валерьевне Игнатенко, Вадиму Владимировичу Бобровскому, к.г.н. Полине Сергеевне Ван и к.б.н. Павлу Владимировичу Голякову за содействие при работе в заповедниках «Баргузинский», «Зейский», «Комсомольский» и «Тигирекский», соответственно; д.б.н. Михаилу Петровичу Тиунову (ФНЦ биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН), к.г.н. Анастасии Александровне Кадетовой (Московский зоопарк), д.б.н. Николаю Евгеньевичу Докучаеву (Институт биологических проблем Севера ДВО РАН) и к.б.н. Евгению Сергеевичу Захарову (Северо-Восточный фед. ун-т им. М.К. Аммосова) за предоставленные материалы с Камчатки, из Амурской обл., Приморского края и Респ. Саха (Якутия), соответственно. Рисунок сибирского трубконоса на титульном листе Екатерины Кривковой.

Работа выполнена при поддержки гранта Министерства науки и высшего образования РФ № 075-15-2024-563.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Баженов Ю. А. К вопросу о зимовке рукокрылых в Юго-Восточном Забайкалье // Амурский зоологический журнал. – 2023. – Т. XV. – № 3. – С. 527-532.
2. Беляк В. И. Пещеры Забайкалья // Проблемы геоморфологии Восточной Сибири. – Иркутск: Иркутский гос. ун-т им. А.А. Жданова, 1979. – С. 18-35.
3. Берников К. А. Фауна и экология рукокрылых (Chiroptera) равнинной тайги Западной Сибири (на примере Ханты-Мансийского автономного округа): дис. … канд. биол. наук: 03.02.04 / Берников Кирилл Александрович. – Новосибирск, 2009. – 138 с.
4. Берников К. А., Крускоп С. В., Стариков В. П. Восточная ночница (*Myotis petax* Hollister, 1912) – новый вид рукокрылых Ханты–Мансийского автономного округа // Современные проблемы биологических исследований в Западной Сибири и на сопредельных территориях. Материалы Всероссийской научной конференции; посвящённой 15-летию биологического факультета Сургутского государственного университета. – Сургут: Сургутский государственный университет, 2011. – С. 45-48.
5. Бобровский В. В. История Комсомольского природного заповедника (Хабаровский край) в его хозяйственных объектах // Современные проблемы регионального развития: Материалы IX Всероссийской научной конференции с международным участием. Биробиджан, 24–26 мая 2022 г. – Биробиджан: ИКАРП ДВО РАН, 2022. – С. 21-25.
6. Большаков В. Н., Орлов О. Л., Снитько В. П. 2005. Летучие мыши Урала. – Екатеринбург: Академкнига, 2005. – 175 с.
7. Ботвинкин А. Д. Летучие мыши в Прибайкалье (биология, методы наблюдения, охрана). – Иркутск: Время странствий, 2002. – 208 с.
8. Ботвинкин А. Д., Шумкина А. П., Казаков Д. В. Новые данные о зимовках рукокрылых в пещерах Иркутской области // Байкальский зоологический журнал. – 2014. – № 1 (14). – С. 95-99.
9. Ботвинкин А. Д. Вирусы и летучие мыши: междисциплинарные проблемы // Вопросы вирусологии. – 2021. – Т. 66. – № 4. – С. 259-268.

10. Васеньков Д. А. Рукокрылые (Chiroptera, Mammalia) низкогорий юго-востока Западной Сибири: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.08 / Васеньков Денис Алексеевич. – Новосибирск, 2009. – 157 с.
11. Васеньков Д. А., Потапов М. А. Применение индекса упитанности в изучении экологии рукокрылых (Mammalia, Chiroptera) // Plecotus et al. – 2007. – № 10. – С. 21-31.
12. Вологодский Г. П. Карст Иркутского амфитеатра. – М.: Наука, 1975. – 124 с.
13. Горбань А. А., Артюшин И. В., Банникова А. А., Ундрахбаяр Э., Крускоп С. В. Филогеография степной ночницы, *Myotis davidii* (Chiroptera; Vespertilionidae) в восточной части ареала вида // Доклады Российской академии наук. Науки о жизни. – 2022. – Т. 502. – С. 77-82.
14. Горобейко У. В., Шереметьева И. Н., Казаков Д. В. Краниометрическая изменчивость восточной ночницы *Myotis petax* Hollister, 1912 (Vespertilionidae, Chiroptera) на юге Дальнего Востока России // Биота и среда природных территорий. – 2021. – № 3. – С. 71–87.
15. Горобейко У. В. Морфологическая и генетическая изменчивость восточной ночницы *Myotis petax* Hollister, 1912 на юге Дальнего Востока России: дис. … канд. биол. наук: 1.5.12 / Горобейко Ульяна Васильевна. – Новосибирск, 2022. – 136 с.
16. Горобейко У. В. Крохалева Е. В., Кадетова А. А., Казаков Д. В., Маслов А. А., Стефанов С. Ю. “Материковая” и “островная”: две глубоко дивергировавшие митохондриальные линии длиннопалой ночницы (*Myotis macrodactylus* (Temminck, 1840), Vespertilionidae, Chiroptera) // Зоологический журнал. – 2025. – Т. 104. – № 10. – С. 72–85.
17. Жигалин А. В., Хританков А. М. Рукокрылые ООПТ Алтае-Саянской горной страны // Plecotus et al. – 2014. – № 17. – С. 85-95.
18. Жигалин А. В. Фауна и экология рукокрылых (Mammalia, Chiroptera, Vespertilionidae) Алтае-Саянской горной страны и сопредельных территорий: дис. … канд. биол. наук: 03.02.04 / Жигалин Александр Владимирович. – Томск, 2018. – 151 с.

19. Жиленко Н. А., Мамонов В. С., Белоногов П. А., Блохина Е. В., Баранько И. А., Козлов Н. В., Поплюйкова М. В., Петрова Н. В., Коченок А. А. Мониторинг популяций рукокрылых в пещерах Красноярского края с разной антропогенной нагрузкой // Актуальные проблемы лесного комплекса. – 2019. – № 54. – С. 103-110.
20. Информационно-поисковая система «Пещеры» [электронный ресурс]. – 2026. Доступно по: https://speleoatlas.ru
21. Казаков Д. В., Махов И. А. Питание сибирского ушана (*Plecotus ognevi*) в различного типа стациях в Байкальской Сибири // Известия Иркутского государственного университета. Серия: Биология. Экология. – 2015. – Т. 11. – С. 32-42.
22. Кащенко Н. Ф. Обзор млекопитающих Западной Сибири и Туркестана. Вып. 1. Chiroptera, рукокрылые. – Insectivora, насекомоядные. – Томск: Типо-литография М. Н. Кононова, 1905. – 107 с.
23. Клементьев А. М., Казаков Д. В., Осинцев А. В. Следы жизнедеятельности млекопитающих в пещере Ботовская (Верхняя Лена) // Байкальский зоологический журнал. – 2016. – № 1 (18). – С. 70-77.
24. Красная книга Амурской области: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов / гл. ред. А. В. Сенчик; науч. ред. Е. И. Маликова. – 2-е изд., испр., перераб. и доп. – Благовещенск: Изд-во ДальГАУ, 2020. – 502 с.
25. Красная книга Иркутской области / гл. ред. С. М. Трофимова, отв. ред. В. В. Попов. – 2-е изд. – Иркутск, Улан-Удэ: Республиканская типография, 2020. – 552 с.
26. Красная книга Республики Бурятия. Животные / Правительство Республики Бурятия [и др.]; ред. колл. А. А. Будунов, Е. Н. Бадмаева; авторы-составители Р. Ю. Абашеев [и др.]. – 4-е изд., перераб. и доп. – Белгород: Константа, 2023. – 297 с.

27. Крускоп С. В. 2012. Отряд Рукокрылые // Млекопитающие России: систематико-географический справочник; под ред. И. Я. Павлинова, А. А. Лисовского. – М.: Т-во научн. изданий КМК. – С. 73-126.
28. Кузякин А. П. Летучие мыши. – М.: Сов. наука, 1950. – 443 с.
29. Морозов О. Н. Крупнейшая пещера Забайкальского края // Записки Забайкальского отделения Русского географического общества. – 2012. – Вып. 131. – С. 168-175.
30. Оводов Н. Д. Субфоссильные остатки рукокрылых в пещерах Сибири и Дальнего Востока. // Материалы первого Всесоюзного совещания по рукокрылым (Chiroptera). – Ленинград: Зоологический институт Академии наук СССР, 1974. – С. 84-90.
31. Огнёв С. И. Звери Восточной Европы и Северной Азии. Т. 1. Насекомоядные и летучие мыши. – М.-Л.: Главнаука, 1928. 631 с.
32. Осинцев А. В. Пещера Охотничья — новая крупная пещера в Прибайкалье // Пещеры: охрана, история исследований, культура, туризм, современное состояние и перспективы научных исследований в пещерах на территории бывшего СССР. Материалы научно-практической конференции. – Красноярск, 2009. – С. 208-209.
33. Панютин К. К. К биологии больших трубконосов (*Murina leucogaster* Milne-Edw.) // Материалы первого Всесоюзного совещания по рукокрылым (Chiroptera). – Ленинград: Зоологический институт Академии наук СССР, 1974. – С. 111-112.
34. Попов В. В., Гулгонов В. Е., Китаев А. В. Конспект фауны наземных позвоночных Тункинского национального парка. – Иркутск: Изд-во БГУ, 2017. – 106 с.
35. Росина В. В. Летнее население летучих мышей (Chiroptera) пещер северо-западного Алтая // Plecotus et al. – 2004. – № 7. – С. 63-71.
36. Снитько В. П. Фауна рукокрылых (Mammalia, Chiroptera) Южного Урала: автореферат диссертации ... кандидата биологических наук: 03.00.08 / Снитько Владимир Петрович – Екатеринбург, 2004. – 25 с.

37. Стрелков П. П., Бунтова Е. Г. Усатая ночница (*Myotis mystacinus*) и ночница Брандта (*Myotis brandti*) в СССР и взаимоотношения этих видов. Сообщение 1 // Зоол. журн. – 1982. – Т. 61. – Вып. 8. – С. 1227-1241.
38. Стрелков П. П. 1983. Усатая ночница (*Myotis mystacinus*) и ночница Брандта (*Myotis brandti*) в СССР и взаимоотношения этих видов. Сообщение 2 // Зоол. журн. – Т. 62. – Вып. 2. – С. 259–270.
39. Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. – М.: Наука, 1973. – 273 с.
40. Тиунов М. П. О географической изменчивости ночницы Брандта на Дальнем Востоке // Териологические исследования на юге Дальнего Востока. – Владивосток: ДВО АН СССР, Биол.-почв. ин-т, 1989. – С. 42-45.
41. Тиунов М. П. Рукокрылые Дальнего Востока России. – Владивосток: Дальнаука, 1997. – 134 с.
42. Филиппов А. Г., Тиунов М. П. Остатки рукокрылых в пещерах Иркутской области // Plecotus et al. – 1999. – № 2. – С. 100-107.
43. Хедрик Ф. Мир биологии: генетика популяций. – М.: Техносфера, 2003. – 592 с.
44. Хританков А. М., Оводов Н. Д. О долгожительстве ночниц Брандта (*Myotis brandtii* Eversmann) в Средней Сибири // Plecotus et al. – 2001. – № 4. – С. 20-24.
45. Шелепин А. Л. Атлас пещер России. – М.: Русское географическое общество, Российский союз спелеологов, 2019. – 768 с.
46. Шумкина А. П., Ботвинкин А. Д., Вержуцкий Д. Б., Шумкина Е. Ю. Первые наблюдения за рукокрылыми в Аргалейской пещере (Приангарье, Иркутская область) // Plecotus et al. – 2014. – № 17. – С. 96-104.
47. Alberdi A., Gilbert M. Th. P., Razgour O., Aizpurua O., Aihartza J., Garin I. Contrasting population-level responses to Pleistocene climatic oscillations in an alpine bat revealed by complete mitochondrial genomes and evolutionary history inference // Journal of Biogeography. – 2015. – V. 42. P. 1689-1700.

48. Anthony E. L. P. Age determination in bats // Ecological and behavioral methods for the study of bats. – Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press, 1988. – P. 47–58.
49. Avise J. C. Phylogeography: The History and Formation of Species. – Cambridge, MA: Harvard University Press, 2000. – 447 pp.
50. Artyushin I. V., Bannikova A. A., Lebedev V. S., Kruskop S. V. Mitochondrial DNA relationships among North Palaearctic *Eptesicus* (Vespertilionidae, Chiroptera) and past hybridization between Common Serotine and Northern Bat // Zootaxa. – 2009. – Vol. 2262. – P. 40-52.
51. Artyushin I., Lebedev V., Bannikova A., Kruskop S. A molecular reappraisal of the taxonomic status of *Eptesicus serotinus turcomanus* // Vespertilio. – 2012. – Vol. 16. – P. 31-42.
52. Artyushin I. V., Red'kin Ya. A., Kawai K., Kruskop S. V. First record of the long-eared bat (*Plecotus*; Chiroptera: Vespertilionidae) on Urup Island highlights the obscure taxonomic problem // Mammal Study. – 2021. – Vol. 46. – No. 1. – P. 33-40.
53. Atterby H., Aegerter J. N., Smith G. C., Conyers C. M., Allnutt T. R., Ruedi M., MacNicoll A. D. Population genetic structure of the Daubenton's bat (*Myotis daubentonii*) in Western Europe and the associated occurrence of rabies // European Journal of Wildlife Research. – 2010. – Vol. 56. – P. 67-81.
54. Bao L., Kudureti A., Bai W., Chen R., Wang T., Wang H., Ge J. Contributions of multiple refugia during the last glacial period to current mainland populations of Korean pine (Pinus koraiensis) // Sci Rep. – 2015. – Vol. 5. – No. 18608. – P. 1-10.
55. Bogdanowicz W., Piksa K., Tereba A. Genetic structure in three species of whiskered bats (genus *Myotis*) during swarming // Journal of Mammalogy. – 2012a. – Vol. 93. – P. 799-807.
56. Bogdanowicz W., Piksa K., Tereba A. Hybridization hotspots at bat swarming sites // PLoS ONE. – 2012b. – Vol. 7 (12). – P. 1-10.
57. Bogdanowicz W., Hulva P., Bolfíková B. Č., Buś M. M., Rychlicka E., Sztencel-Jabłonka A., Cistrone L., Russo D. Cryptic diversity of Italian bats and the role of

the Apennine refugium in the phylogeography of the western Palaearctic // Zoological Journal of the Linnean Society. – 2015. – Vol. 174. – Iss. 3. – P. 635-648.

58. Bouckaert R, Vaughan T. G., Barido-Sottani J., Duchêne S., Fourment M., Gavryushkina A., Heled J., Jones G., Kühnert D., De Maio N., Matschiner M., Mendes F. K., Müller N. F., Ogilvie H. A., du Plessis L., Popinga A., Rambaut A., Rasmussen D., Siveroni I., Suchard M. A., Wu C. H., Xie D., Zhang C., Stadler T., Drummond A. J. BEAST 2.5: An advanced software platform for Bayesian evolutionary analysis // PLoS Computational Biology. – 2019. – Vol. 15. – No. e1006650. – P. 1-28.
59. Bilgin R., Karataş, A., Çoraman, E. et al. Regionally and climatically restricted patterns of distribution of genetic diversity in a migratory bat species, *Miniopterus schreibersii* (Chiroptera: Vespertilionidae) // BMC Evol Biol. – 2008. – Vol. 8. – No. 209. – P. 1-14.
60. Bilgin R., Gürün K., Rebelo H., Puechmaille S. J., Maracı Ö., Presetnik P., Benda P., Hulva P., Ibáñez C., Hamidovic D., Fresselm N., Horáček I., Karataş A., Karataş A., Allegrini B., Georgiakakis P., Gazaryan S., Nagy Z. L., Abi-Said M., Lučan R. K., Bartonička T., Nicolaou H., Scaravelli D., Karapandža B., Uhrin M., Paunović M., Juste J. Circum-Mediterranean phylogeography of a bat coupled with past environmental niche modeling: A new paradigm for the recolonization of Europe? // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2016. – Vol. 99. – P. 323–336.
61. Binney H., Edwards M., Macias-Fauria M., Lozhkin A., Anderson P., Kaplan J. O., Andreev A., Bezrukova E., Blyakharchuk T., Jankovska V., Khazina I., Krivonogov S., Kremenetski K., Nield J., Novenko E., Ryabogina N., Solovieva N., Willis K., Zernitskaya V. Vegetation of Eurasia from the last glacial maximum to present: Key biogeographic patterns // Quaternary Science Reviews. – 2017. – Vol. 157. – P. 80-97.
62. Biollaz F., Bruyndonckx N., Beuneux G., Mucedda M., Goudet J., Christe P. Genetic isolation of insular populations of the Maghrebian bat, *Myotis punicus*, in the Mediterranean Basin // J. of Biogeography. – 2010. – Vol. 37. – P. 1557-1569.

63. Castella V., Ruedi M., Excoffier L. Contrasted patterns of mitochondrial and nuclear structure among nursery colonies of the bat *Myotis myotis* // Journal of Evolutionary Biology. – 2001. – Vol. 14. – P. 708-720.
64. Chakravarty R., Ruedi M., Ishtiaq F. A recent survey of bats with descriptions of echolocation calls and new records from the western Himalayan region of Uttarakhand. India // Acta Chiropt. – 2020. – Vol. 22. – No. 1. – P. 197-224.
65. Çoraman E., Furman A., Karatas A., Bilgin R. Phylogeographic analysis of Anatolian bats highlights the importance of the region for preserving the Chiropteran mitochondrial genetic diversity in the Western Palaearctic // Conserv Genet. – 2013. – 14. – P. 1205-1216.
66. Çoraman E., Dundarova H., Dietz Ch., Mayer F. Patterns of mtDNA introgression suggest population replacement in Palaearctic whiskered bat species // Royal Society Open Science. – 2020. – Vol. 7. – Iss. 6. – P. 1-13.
67. Çoraman E., Dietz C., Hempel E., Gazaryan A., Levin E., Presetnik P., Zagmajster M., Mayer F. Reticulate evolutionary history of a Western Palaearctic bat complex explained by multiple mtDNA Introgressions in Secondary Contacts // Journal of Biogeography. – 2019. – Vol. 46. – No. 2. – P. 343-354.
68. Davis W. H. Fall swarming at bats at Dixon cave, Kentucky // National Speleological Society Bulletin. – 1964. – Vol. 26. – P. 82-83.
69. Davis W. H., Hitchcock H. B. Biology and migration of the bat, *Myotis lucifugus*, in New England // Journal of Mammalogy. – 1965. – Vol. 46. – P. 296-313.
70. Didorenko S. I., Botvinkin A. D., Takhteev V. V. *Myotis petax* (Chiroptera, Vespertilionidae) preys on pelagic Amphipoda (Crustacea, Gammaroidea) of Lake Baikal // Acta Chiropterologica. – 2022. – Vol. 24. – P. 187–194.
71. Ehrlich P. R., Raven P. H. Differentiation of population // Science. – 1969. – Vol. 165. – P. 1228-1232.
72. Ellerman J. R., Morrison-Scott T. C. S. Checklist of Palaearctic and Indian Mammals: 1758 to 1946. 2nd edition. – London: Trustees of the British Museum (Natural History), 1951. – 810 pp.

73. Encarnação J. A., Dietz M., Kierdorf U., Wolters V. Body mass changes of male Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*) during the seasonal activity period // Mammalia. – 2004. – Vol. 68. – P. 291-297.
74. Entwistle A. C., Racey P. A., Speakman J. R. The reproductive cycle and determination of sexual maturity in male brown long-eared bats, *Plecotus auritus* (Chiroptera, Vespertilionidae). Journal of Zoology (London). – 1998. – Vol. 244. – P. 63-70.
75. Esteves S. B., Gaeta N. C., Batista J. M. N., Dias R. A., Heinemann M. B. *Leptospira* sp. infection in bats: A systematic review and meta-analysis // Transboundary and Emerging Diseases. – 2022. – Vol. 69. — No. 5. – P. e2456-e2473.
76. Excoffier L., Lischer H. E. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows // Molecular Ecology Resources. – 2010. – Vol. 10. – P. 564-567.
77. Fenton M. B. Summer activity of *Myotis lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae) at hibernacula in Ontario and Quebec // Canadian Journal of Zoology. – 1969. – Vol. 47. – P. 597-602.
78. Flanders J., Jones G., Benda P., Dietz C. H., Zhang S., Li G., Sharifi M., Rossiter S. J. Phylogeography of the greater horseshoe bat, *Rhinolophus ferrumequinum*: contrasting results from mitochondrial and microsatellite data // Molecular Ecology. – 2009. – Vol. 18. – P. 306-318.
79. Fleming T. H., Eby P. Ecology of bat migration // Bat Ecology. – Chicago: The University of Chicago Press, 2003. – P. 156-208.
80. Foley N. M., Harris A. J., K. R. Bredemeyer, M. Ruedi, S. J. Puechmaille, E C. Teeling, M. F. Criscitiello, W. J. Murphy. Karyotypic stasis and swarming influenced the evolution of viral tolerance in a species-rich bat radiation // Cell Genomics. – 2024. – Vol. 4. – Iss. 2. – P. 1-12.
81. Fu Y., He H. S., Zhao J., Larsen D. R., Zhang H., Sunde M. G., Duan S. Climate and Spring Phenology Effects on Autumn Phenology in the Greater Khingan Mountains // Northeastern China Remote Sens. – 2018. – Vol. 10 (3). – No. 449. – P. 1-22.

82. Furmankiewicz J., Altringham J. Genetic structure in a swarming brown long-eared bat (*Plecotus auritus*) population: evidence for mating at swarming sites // Conserv. Genet. – 2007. – Vol. 8. – P. 913-923.

83. Furmankiewicz J. Population size, catchment area and sex-influenced differences in autumn and spring swarming of the brown long-eared bat (*Plecotus auritus*) // Canadian Journal of Zoology. – 2008. – Vol. 86. – P. 207-216.

84. Furmankiewicz J., Duma K., Manias K., Borowiec M. Reproductive status and vocalisation in swarming bats indicate a mating function of swarming and an extended mating period in *Plecotus auritus* // Acta Chiropterologica. – 2013. – Vol. 15. – P. 371-385.

85. Gaisler J., Hanák V., Hanzal V., Jarský V. Výsledky kroužkování netopýrů v České republice a na Slovensku, 1948–2000 // Vespertilio. – 2003. – Vol. 7. – P. 3-61.

86. Glover A. M., Altringham J. D. Cave selection and use by swarming bat species // Biological Conservation. – 2008. – Vol. 141. – P. 1493-1504.

87. Gorobeyko U. V., Kartavtseva I. V., Sheremetyeva I. N., Kazakov D. V., Guskov V. Y. DNA-barcoding and a new data about the karyotype of *Myotis petax* (Chiroptera, Vespertilionidae) in the Russian Far East // Comparative cytogenetics. – 2020. – Vol. 14. – No. 4. – P. 483–500.

88. Gorobeyko U. V., Sheremetyeva I. N., Kazakov D. V., Guskov V. Yu. A new type of tandem repeats in *Myotis petax* (Chiroptera, Vespertilionidae) mitochondrial control region // Molecular Biology Reports. – 2023. – Vol. 50. – No. 6. – P. 1-10.

89. Gorobeyko U. V., Kazakov D. V., Kadetova A. A., Sheremetyeva I. N., Guskov V. Yu., Kartavtseva I. V., Dokuchaev N. E., Zakharov E. S., Kruskop S. V. Intraspecific structure of *Myotis petax* Hollister, 1912 (Chiroptera: Vespertilionidae) based on mitochondrial DNA and morphological data // Vertebrate Zoology. – 2025. – Vol. 75. – P. 87-106.

90. Gottfried I. Use of underground hibernacula by the barbastelle (*Barbastella barbastellus*) outside the hibernation season // Acta Chiropterologica. – 2009. – Vol. 11. – P. 363-373.

91. Hewitt G. M. Post-glacial recolonization of European biota // Biol. J. Linn. Soc. – 1999. – Vol. 68. – P. 87-112.
92. Hollister N. New mammals from the highlands of Siberia // Smithsonian Miscellaneous Collection. – 1912. – Vol. 60. – No. 14. – P. 1–6.
93. Horáček I., Zima J. Net-revealed cave visitation and cave-dwelling in european bats // Folia Zoologica. – 1978. – Vol. 27. – P. 135-148.
94. Hulva P., Horácek I., Strelkov P. P., Benda P. Molecular architecture of *Pipistrellus pipistrellus*/*Pipistrellus pygmaeus* complex (Chiroptera: Vespertilionidae): further cryptic species and Mediterranean origin of the divergence // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2004. – Vol. 32. – P. 1023-1035.
95. Hulva P., Fornůsková A., Chudárková A., Evin A., Allegrini B., Benda P., Bryja J. Mechanisms of radiation in a bat group from the genus *Pipistrellus* inferred by phylogeography, demography and population genetics // Molecular Ecology. – 2010. – Vol. 19. – P. 5417-5431.
96. Hutterer R., Ivanova T., Meyer-Cords C., Rodrigues L. Bat Migrations in Europe. A Review of Banding Data and Literature. – Bonn: Federal Agency for Nature Conservation, 2005. – 161 p.
97. Ibáñez C., García-Mudarra J. L., Ruedi M., Stadelmann B., Juste J. The Iberian contribution to cryptic diversity in European bats // Acta Chiropt. – 2006. – Vol. 8. – P. 277-297.
98. Ignaczak M., T. Postawa, G. Lesinski, I. Gottfried. The role of autumnal swarming behaviour and ambient air temperature in the variation of body mass in temperate bat species // Hystrix. – 2019. – Vol. 30. – No. 1. – P. 65-73.
99. Ikeda Y., Motokawa M. Phylogeography of the Japanese greater horseshoe bat *Rhinolophus nippon* (Mammalia: Chiroptera) in Northeast Asia: New insight into the monophyly of the Japanese populations // Ecology and Evolution. – 2021. – Vol. 11. – P. 18181-18195.
100. Imaizumi Y. A new subspecies of *Myotis* from Japan // Bull Natn Sei Mus Tokyo. – 1956. – Vol. 38. – P. 42-46.

101. Ingersoll T. E., Navo K. W., de Valpine P. Microclimate preferences during swarming and hibernation in the Townsend's big-eared bat, *Corynorhinus townsendii* // Journal of Mammalogy. – 2010. – Vol. 91. – P. 1242-1250.

102. Jo Y. S., Baccus J. T., Koprowski J. L. Mammals of Korea: A review of their taxonomy, distribution and conservation status // Zootaxa. – 2018. – Vol. 4522. – P. 1-216.

103. Juste J., Ibáñez C., Muñoz J., Trujillo D., Benda P., Karataş A., Ruedi M. Mitochondrial phylogeography of the long-eared bats (*Plecotus*) in the Mediterranean Palaearctic and Atlantic Islands // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2004. – Vol. 31. – P. 1114-1126.

104. Juste J., Ruedi M., Puechmaille S. J., Salicini I., Ibáñez C. Two new cryptic bat species within the *Myotis nattereri* species complex (Vespertilionidae, Chiroptera) from the Western Palaearctic // Acta Chiropterologica. – 2018. – Vol. 20. – No. 2. – P. 285-300.

105. Kalyaanamoorthy S., Minh B. Q., Wong T. K. F., von Haeseler A., Jermiin L. S. ModelFinder: fast model selection for accurate phylogenetic estimates // Nat Methods. – 2017. – Vol. 14. – No. 6. – P. 587-589.

106. Kamiyama Sh., Kawai K. Population Genetics of the Asian Parti-Colored Bat, *Vespertilio sinensis*: Insights into Seasonal Migration in the Japanese Archipelago // Zoological Science. – 2025. – Vol. 42. – No. 3. – P. 1-9.

107. Kazakov D. V., Artyushin I. V., Khabilov T. K., Tadzhibaeva D. E., Kruskop S. V. Back to life and to taxonomy: new record and reassessment of *Myotis bucharensis* (Chiroptera: Vespertilionidae) // Zootaxa. – 2020. – Vol. 4878. – No. 1. – P. 129-144.

108. Kazakov D. V., Kruskop S. V., Kawai K., Gorban A. A., Gorobeyko U. V. Phylogeography, morphometry and the species distribution modelling in *Myotis longicaudatus* (Chiroptera, Vespertilionidae) in the Eastern Palaearctic // Mammal Research. – 2025. – Vol. 70. – P. 127-140.

109. Kawai K., Nikaido M., Harada M., Matsumura S., Lin L.-K., Wu Y., Hasegawa M., Okada N. The status of the Japanese and East Asian bats of the genus *Myotis*

(Vespertilionidae) based on mitochondrial sequences // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2003. – Vol. 28. – P. 297-307.

110. Kerth G., Kiefer A., Trappmann C., Weishaar M. High gene diversity at swarming sites suggests hot spots for gene flow in the endangered Bechstein's bat // Conservation Genetics. – 2003. – Vol. 4. – P. 491-499.

111. Kim Y.-K., Park S.-G., Han S.-H., Han S.-H., Oh H.-S. Genetic Population Structure and Phylogenetic Relationship of the Large-footed Bat (*Myotis macrodactylus*) on Jeju Island // Journal of Life Science. – 2016. – Vol. 26. – No. 7. – P. 749-757.

112. Kimura M. «Stepping stone» model of population // Annu. Rep. Nat. Inst. Genet. Mishima. – 1953. – Vol. 3. – P. 63-65.

113. Kohyt J., Rozik A., Kozakiewicz K., Pereswiet-Soltan A., Gubala W. J. Activity pattern and fat accumulation strategy of the Natterer's bat (Vespertilionidae, Chiroptera) swarming population indicate the exact time of male mating effort // Mammal Research. – 2016. – Vol. 61. – P. 383-389.

114. Kruskop S. V. Subspecific structure of *Myotis daubentonii* (Chiroptera, Vespertilionidae) and composition of the "*daubentonii*" species group // Mammalia. – 2004. – Vol. 68. – No. 4. – P. 299-306.

115. Kruskop S. V. Towards the taxonomy of the Russian *Murina* (Vespertilionidae, Chiroptera). Russ J Theriol. – 2005. – Vol. 4. – No. 2. – P. 91-99.

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

117. LaVal R. K., LaVal M. L. Ecological studies and management of Missouri bats, with emphasis on cave-dwelling species. – Jefferson City: Missouri Department of Conservation, 1980. – 53 pp.

118. Liu T., Sun K., Park Y. Ch., Feng J. Phylogenetic relationships and evolutionary history of the greater horseshoe bat, *Rhinolophus ferrumequinum*, in Northeast Asia // Peer J. – 2016. – Vol. 4. – No. e2472. – P. 1-15.

119. Lu G., Lin A., Luo J., Blondel D. V., Meiklejohn K. A., Sun K., Feng J. Phylogeography of the Rickett's big-footed bat, *Myotis pilosus* (Chiroptera: Vespertilionidae): a novel pattern of genetic structure of bats in China // BMC Evolutionary Biology. – 2013. – Vol. 13. – No. 241. – P. 1-11.

120. Maeda K. New Records of the eastern Daubenton's bats, *Myotis daubentoni ussuriensis* Ognev, 1927, in Hokkaido and variations in external and skull dimensions // Journal of the Mammalogical Society of Japan. – 1985. – Vol. 10. – P. 159-164.

121. Martins F. M., Templeton A. R., Pavan A. C. O., Kohlbach B. C., Morgante J. S. Phylogeography of the common vampire bat (*Desmodus rotundus*): marked population structure, Neotropical Pleistocene vicariance and incongruence between nuclear and mtDNA markers // BMC Evolutionary Biology. – 2009. – Vol. 9. – No. 294. – P. 1-13.

122. Masing M. Bat research and bat protection in Estonia // European bat research. – Praha: Charles University Press, 1989. – P. 343–347.

123. Matveev V. A., Kruskop S. V., Kramerov D. A. Revalidation of *Myotis petax* Hollister, 1912 and its new status in connection with *M. daubentonii* (Kuhl, 1817) (Vespertilionidae, Chiroptera) // Acta Chiropterologica. – 2005. – Vol. 7. – No. 1. – P. 23-37.

124. Miller-Butterworth C. M., Jacobs D. S., Harley E. H. Strong population substructure is correlated with morphology and ecology in a migratory bat // Nature. – 2003. – Vol. 424. – P. 187-191.

125. Moussy C., Hosken D. J., Mathews F. Migration and dispersal patterns of bats and their influence on genetic structure // Mammal Review. – 2012. – Vol. 43. – No. 3. – P. 183-195.

126. Morales A.E., Ruedi M., Field K., Carstens B.C. Diversification rates have no effect on the convergent evolution of foraging strategies in the most speciose genus of bats, *Myotis* // Evol. – 2019. – Vol. 73. – No. 11. – P. 2263-2280.

127. Mucedda M., Kiefer A., Pidinchedda E., Veith M. A New Species of Long-Eared Bat (Chiroptera, Vespertilionidae) from Sardinia (Italy) // Acta Chiropterologica. – 2002. – Vol. 4. – No. 2. – P. 121-135.

128. Nei M. F-statistics and the analysis of gene diversity in subdivided populations // Ann. Hum. Genet. – 1977. − Vol. 41. – P. 225-233.

129. Nguyen L. T., Schmidt H. A., von Haeseler A., Minh B. Q. IQ-TREE: A fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum likelihood phylogenies // Mol Biol Evol. – 2015. – Vol. –32. – No. 1. – P. 268-274.

130. Ognev S. I. A synopsis of the Russian bats // J Mammal. – 1927. – Vol. 8. – No. 2. – P. 140-157.

131. Olson D. M., Dinerstein E., Wikramanayake E. D., Burgess N. D., Powell G. V. N., Underwood E. C., D'Amico J. A., Itoua I., Strand H. E., Morrison J. C., Loucks C. J., Allnutt T. F., Ricketts T. H., Kura Y., Lamoreux J. F., Wettengel W. W., Hedao P., Kassem K. R. Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth // Bioscience – 2001. – Vol. 51. – P. 933-938.

132. Parsons K. N., Jones G., Greenaway F. Swarming activity of temperate zone microchiropteran bats: effects of season, time of night and weather conditions // Journal of Zoology (London). – 2003a. – Vol. 261. – P. 257-264.

133. Parsons K. N., Jones G., Davidson-Watts I., Greenaway F. Swarming of bats at underground sites in Britain — implications for conservation // Biological Conservation. – 2003b. – Vol. 111. – P. 63-70.

134. Pfeiffer B., Mayer F. Spermatogenesis, sperm storage and reproductive timing in bats // J. Zool. – 2013. – Vol. 289. – P. 77-85.

135. Piksa K., Bogdanowicz W., Tereba A. Swarming of bats at different elevations in the Carpathian Mountains // Acta Chiropterologica. – 2011. – Vol. 13. – P. 113-122.

136. Piksa K., Brzuskowski T. Summer and Autumn Activity of *Eptesicus nilssonii* and Other Bat Species in a High-Altitude Ice Cave in the Tatra Mountains (Southern Poland) // Animals. – 2026. – Vol. 16. – No. 448. – P. 1-11.

137. Poncet S., Poncet J. 1987. Censuses of penguin populations of the Antarctic Peninsula, 1983–87 // British Antarctic Survey Bulletin. – 1987. – No. 77. – P. 109–129.

138. Provan J., Bennett K.D. Phylogeographic insights into cryptic glacial refugia // Trends in Ecology and Evolution. – 2008. – Vol. 23. – P. 564-571.

139. Pullium H. Sources, sinks, and population regulation // Amer. Nat. – 1988. – Vol. 132. – P. 652-661.

140. Racey P. A. Ageing and assessment of reproductive status of pipistrelle bats, *Pipistrellus pipistrellus* // J Zool (lond). – 1974. – Vol. 173. – P. 264-271.

141. Raspopova A. A., Bannikova A. A., Sheftel B. I., Kryštufek B., Kouptsov A. V., Illarionova N. A., Pavlova S. V., Lebedev V. S. A never-ending story of the common shrew: searching for the origin // Mammal Research. – 2020. – Vol. 65. – P. 729-742.

142. Razgour O., Juste J., Ibáñez C., Kiefer A., Rebelo H., Puechmaille S. J., Arlettaz R., Burke T., Dawson D. A., Beaumont M., Jones G. The shaping of genetic variation in edge-of-range populations under past and future climate change // Ecology Letters. – 2013. – Vol. 16. – P. 1258-1266.

143. Rivers N., Butlin R. K., Altringham J. D. Genetic population structure of Natterer's bats explained by mating at swarming sites and philopatry // Molecular Ecology. – 2005. – Vol. 14. – P. 4299-4312.

144. Rivers N. M., Butlin R. K., Altringham J. D. Autumn swarming behaviour of Natterer's bats in the UK: population size, catchment area and dispersal // Biological Conservation. – 2006. – Vol. 127. – P. 215-226.

145. Roberts T. E. Multiple levels of allopatric divergence in the endemic Philippine fruit bat *Haplonycteris fischeri* (Pteropodidae) // Biological Journal of the Linnean Society. – 2006. – Vol. 88. – P. 329-349.

146. Rossiter S., Benda P., Dietz C., Zhang S., Jones G. Rangewide phylogeography in the greater horseshoe bat inferred from microsatellites: implications for population history, taxonomy and conservation // Molecular Ecology. – 2007. – Vol. 16. – P. 4699-4714.

147. Rozas J., Ferrer-Mata A., Sánchez-DelBarrio J. C., Guirao-Rico S., Librado P., Ramos-Onsins S. E., Sánchez-Gracia A. DnaSP 6: DNA Sequence polymorphism analysis of large datasets // Molecular Biology and Evolution. – 2017. – Vol. 34. – P. 3299-3302.

148. Ruedi M., Stadelmann B., Gager Y., Douzery E. J. P., Francis C. M., Lin L. K., Guillen-Servent A., Cibois A. Molecular phylogenetic reconstructions identify East Asia as the cradle for the evolution of the cosmopolitan genus *Myotis* (Mammalia, Chiroptera) // Mol Phylogenet Evol. – 2013. – Vol. 69. – P. 437-449.

149. Ruedi M., Csorba G., Lin L. K., Chou C. H. Molecular phylogeny and morphological revision of *Myotis* bats (Chiroptera: Vespertilionidae) from Taiwan and adjacent China // Zootaxa. – 2015. – Vol. 3920. – No. 1. – P. 301-342.

150. Rughetti M., Toffoli R. Sex-specific seasonal change in body mass in two species of vespertilionid bats // Acta Chiropterologica. – 2014. – Vol. 16. – P. 149-155.

151. Saikia U., Chakravarty R., Csorba G., Laskar M. A., Ruedi M. Taxonomic reassessment of bats from the Western Himalayas, India and description of a new species of the *Myotis frater* complex (Mammalia, Chiroptera, Vespertilionidae) // Zootaxa. – 2025. – Vol. 5644. – P. 1-78.

152. Salgueiro P., Ruedi M., Coelho M. M., Palmeirim J. M. Genetic divergence and phylogeography in the genus *Nyctalus* (Mammalia, Chiroptera): implications for population history of the insular bat Nyctalus azoreum // Genetica. – 2007. – Vol. 130. – P. 169-181.

153. Salgueiro P., Palmeirim J. M., Coelho M. M. Lack of gene flow between the insular bat, *Nyctalus azoreum* and its mainland ancestor *Nyctalus leisleri* (Vespertilionidae, Chiroptera): evidence from microsatellites // Folia Zoologica. – 2010. – Vol. 59. – No. 1. – P. 26-34.

154. Sano A., Kawai K., Fukui D. Chiroptera // The wild mammals of Japan, 2nd edn; eds S. D. Ohdachi, Y. Ishibashi, M. A. Iwasa, D. Fukui, T. Saitoh. – Kyoto: Shoukadon Book Sellers, 2015. – P. 51-132.

155. Scheffler I., Jargalsaikhan A., Bolorchimeg I., Stubbe A., Stubbe M., Abraham A., Thiele K. D. Bat ectoparasites of Mongolia, part 3 // Exploration into the Biological Resources of Mongolia. – 2016. – Vol. 13. – P. 395-408.

156. Sievers F., Wilm A., Dineen D. G., Gibson T. J., Karplus K., Li W., Lopez R., McWilliam H., Remmert M., Söding J., Thompson J. D., Higgins D. G. Fast, scalable generation of high-quality protein multiple sequence alignments using Clustal Omega // Mol Sys Biol. – 2011. – Vol. 7 (1). – No. 539. – P. 1-6.

157. Shamel H. H. A new *Myotis* from Manchuria // Proceedings of the Biological Society of Washington. – 1942. – Vol. 55. – P. 103-104.

158. Smith A. T., Xie Y., Hoffmann R. S., Lunde D., MacKinnon J., Wilson D. E., Wozencraft W. C. A guide to the mammals of China. – Princeton, NJ: Princeton University Press, 2008. – 576 pp.

159. Smith G., Aegerter J. N., Allnutt T. R., MacNicoll A. D., Learmount J., Hutson A. M., Atterby H. Bat population genetics and *Lyssavirus* presence in Great Britain // Epidemiology and Infection. – 2011. – Vol. 139. – P. 1463-1469.

160. Speakman J. R., Racey P. A. The influence of body condition on sexual development of male brown long-eared bats (*Plecotus auritus*) in the wild // Journal of Zoology (London). – 1986. – Vol. 210. – P. 515-525.

161. Spitzenberger F., Strelkov P. P., Winkler H., Haring E. A preliminary revision of the genus *Plecotus* (Chiroptera, Vespertilionidae) based on genetic and morphological results // Zoologica Scripta. – 2006. – Vol. 35. – No. 3. – P. 187-230.

162. Šrámek J., Gvoždík V., Benda P. Hidden diversity in bent-winged bats (Chiroptera: Miniopteridae) of the Western Palaearctic and adjacent regions: implications for taxonomy // Zoological Journal of the Linnean Society. – 2013. – Vol. 167. – P. 165–190.

163. Stadelmann B., Jacobs D., Schoeman C., Ruedi M. Phylogeny of African *Myotis* bats (Chiroptera, Vespertilionidae) inferred from cytochrome b sequences // Acta Chiropt. – 2004. – Vol. 6. – No. 2. – P. 177-192.

164. Stadelmann B., Kunz T. H., Lin L. K., Ruedi M. Molecular phylogeny of New World *Myotis* (Chiroptera, Vespertilionidae) inferred from mitochondrial and nuclear DNA genes // Mol Phylogenet Evol. – 2007. – Vol. 43. – P. 32-48.

165. Šuba J., Vintulis V., Pētersons G. Late summer and autumn swarming of bats at Sikspārņu caves in Gauja National Park // Acta Universitatis Latviensis. – 2008. – Vol. 745. – P. 43-52.

166. Taberlet P., Fumagalli L., Wust-Saucy A. G., Cosson J. F. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe // Mol. Ecol. – 1998. – Vol. 7. – P. 453-464.

167. Tamura K., Stecher G., Kumar S. MEGA11: molecular evolutionary genetics analysis version 11 // Mol Biol Evol. – 2021. – Vol. 38. – P. 3022-3027.

168. Tsytsulina K. A., Strelkov P. P. Taxonomy of the *Myotis frater* species group (Vespertilionidae, Chiroptera) // Bonn Zool Beiträge. – 2001. – Vol. 50. – P. 15-26.

169. Tuneu-Corral C., Puig-Montserrat X., Riba-Bertolín D., Russo D., Rebelo H., Cabeza M., A. Lopez-Baucells A. Pest suppression by bats and management strategies to favour it: a global review // Biological Reviews. – 2023. – Vol. 98. – P. 1564-1582.

170. Tuttle M. D. Population ecology of the gray bat (*Myotis grisescens*): philopatry, timing and patterns of movement, weight loss during migration, and seasonal adaptive strategies // Occasional Papers of the Museum of Natural History University of Kansas. – 1976. – Vol. 54. – P. 1-38.

171. Vaks A., Gutareva O. S., Breitenbach S. F. M., Avirmed E., Mason A. J., Thomas A. L., Osinzev A. V., Kononov A. M., Henderson G. M. Speleothems reveal 500,000 year history of Siberian permafrost // Science. – 2013. – Vol. 340. – Iss. 6129. – P. 183–186.

172. van Schaik J., Janssen R., Bosch T., Haarsma A.-J., Dekker J. J. A., Kranstauber B. Bats swarm where they hibernate: compositional similarity between autumn swarming and winter hibernation assemblages at five underground sites // PLoS ONE. – 2015. – Vol. 10 (7). – No. e0130850. – P. 1-12.

173. Veith M., Beer N., Kiefer A., Johannesen J., Seitz A. The role of swarming sites for maintaining gene flow in the brown long-eared bat *Plecotus auritus* // Heredity. – 2004. – Vol. 93. – P. 342-349.

174. Webb P. I., Speakman J. R., Racey P. A. Post-prandial urine loss and its relation to ecology in brown long-eared (*Plecotus auritus*) and Daubenton's (*Myotis daubentoni*) bats (Chiroptera, Vespertilionidae) // Journal of Zoology (London). – 1994. – Vol. 233. – P. 165-173.

175. Weyeneth N., Goodman S. M., Stanley W. T., Ruedi M. The biogeography of *Miniopterus* bats (Chiroptera: Miniopteridae) from the Comoro Archipelago inferred from mitochondrial DNA // Molecular Ecology. – 2008. – Vol. 17 – P. 5205-5219.

176. Whitaker J. O., JR. Life history and roost switching in six summer colonies of eastern pipistrelles in buildings // Journal of Mammalogy. – 1998. – Vol. 79. – P. 651-659.

177. Wilson D. E., Mittermeier R. A. Handbook of the Mammals of the World. Vol. 9. Bats. – Barcelona: Lynx Edicions, 2019. – 1008 pp.

178. Wright S. Evolution and genetics of populations. V. 4: Variability within and among natural populations. – Chicago: Chicago press, 1977. – 580 p.

179. Yoon M. H., Kuramoto T., Uchida T. Studies on late Pleistocene bats including two new extinct *Myotis* species from the Akiyoshi-dai Plateau, with reference to the Japanese microchiroptera fauna succession // Bull. of the Akiyoshi-dai Museum of Natural History. – 1984. – Vol. 19. – P. 1-14.

180. Yoon M. H. Vertebrate Fauna of Korea, vol. 5, no. 1, Bats. – Incheon: National Institute of Biological Resources, 2010. – 134 pp.

181. Yoshiyuki M. A Systematic Study of the Japanese Chiroptera. – Tokyo: National Science Museum, 1989. – 242 pp.

182. You Y., Sun K., Xu L., Wang L., Jiang T., Liu S., Lu G., Berquist S.W., Feng J. Pleistocene glacial cycle effects on the phylogeography of the Chinese endemic bat species, *Myotis davidii* // BMC Evol Biol. – 2010. – Vol. 10. – No. 208. – P. 1-12.

183. Zheng D., Yang Q., Wu S., Li B. The Systematic Research of Chinese Eco-Geographical Area, 1st edn. – Beijing: The Commercial Press, 2008.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение 1. Метаданные для оригинальных последовательностей

Таблица 15. Места отлова рукокрылых и сбора образцов, для которых автором получены оригинальные нуклеотидные последовательности мтДНК. В каждой ячейке: верхняя строка – ID образца, нижняя строка – номер доступа в GenBank. Цвет ячейки обозначает источник образцов тканей: зелёный – собственные сборы, голубой – сборы коллекторов, синий – образцы из депозитариев.

№	Локалитет	Дата отлова	*M. longic.* (n=64)	*M. sibiricus* (n=87)	*M. petax* (n=102)
1	Ханты-Мансийский автономный округ, Нижневартовский р-н, с. Корлики	18.07.2007	-	-	29982[1] PP447735
			-	-	29996[1] PP447824
			-	-	29997[1] PP447825
2	Новосибирская обл., Маслянинский р-н, устье р. Полдневая	30.07.2006	-	M-3386-1 PZ230441	-
			-	M-3386-2 PZ230442	-
3	Новосибирская обл., Маслянинский р-н, пещера Барсуковская	20.04.2018	-	-	BA18041[2] PP447736
4	Респ. Алтай, Усть-Канский р-н, пещера Музейная	27.07.2008	S-184163 MT547893	-	-
			S-184164 MT547894	-	-
			S-184168 MT547895	-	-
		28.07.2008	-	S-184142 PZ230454	-
5	Респ. Алтай, Усть-Канский р-н, пещера Старокаракольская	2002	S-195679 MT547900	-	-
		2002	S-195683 MT547901	-	-
		24.07.2008	-	S-184138 PZ230452	
		27.07.2008	-	S-184139 PZ230453	
6	Алтайский край, Быстроистокский р-н, р. Ануй	2006	S-195677 MT547896	-	-
7	Алтайский край, Чарышский район, р. Белая	2005	-	S-195645 PZ230448	
			S-195744 MT547899	S-195646 PZ230449	-
8	Алтайский край, заповедник Тигирекский, р. Малый Тигирек	2005	S-195689 MT547897	-	-
			S-195691 MT547898	-	-
		20.06.2020	-	TI20005 PZ230450	TI20001 PP447737
			-	-	TI20002 PP447738
		24.06.2020	-	TI20027 PZ230451	TI20014 PP447739

			-	-	TI20015 PP447740
			-	-	TI20016 PP447741
			-	-	TI20017 PP447742
9	Алтайский край, заповедник Тигирекский, пещера Логово гиены	23.06.2020	TI20009 ON456086	-	-
			TI20011 ON456087	-	-
10	Кемеровская обл., Междуреченский р-н, 34 км к СВ от с. Чексу, устье р. Шатай	10.08.2008	M-3457 ON456088	-	-
11	Кемеровская обл., Междуреченский р-н, 26 км к В от с. Чексу, устье р. Тумуяс	14.08.2008	M-3469 ON456089	-	-
12	Кемеровская обл., заповедник Кузнецкий Алатау, устье р. Безымянка	21.07.2007	-	M-3427-1 PZ230445	-
			-	M-3427-2 PZ230446	-
			-	M-3427-3 PZ230447	-
		23.07.2007	-	M-3436-1 PZ230443	-
			-	M-3436-2 PZ230444	-
13	Респ. Бурятия, Тункинский р-н, пос. Аршан	09.2006	S-198222 MT547890	-	-
		09.2006	S-198223 MT547891	-	-
14	Респ. Бурятия, Тункинский р-н, р. Харагун	06.08.2016	-	TU16105 PZ230470	-
15	Монголия: аймак Сэлэнгэ, сомон Шаамар, р. Орхон	09.2006	S-198224 MT547892	-	-
			-	S-198210 PZ230471	-
			-	S-198211 PZ230472	-
			-	S-198213 PZ230473	-
		08.2006	-	-	S-198217 PP447774
16	Монголия: аймак Уверхангай, 12 км к Ю от г. Хархорин, р. Орхон	30.07.2009	-	-	S-187119 PP447811
		01.08.2010	-	-	S-187465 PP447812
			-	-	S-187466 PP447813
			-	-	S-187467 PP447814
17	Монголия: аймак Дорнод, 9 км к ЮВ от Халхгол, р. Халхин-Гол	18.08.2018	-	-	S-201126 PP447805
			-	-	S-201129 PP447806
			-	-	S-201130 PP447807
			-	-	S-201131

					PP447808
			-	-	S-201132 PP447809
			-	-	S-201133 PP447810
18	Иркутская обл., Тайшетский р-н, г. Тайшет	01.09.2019	-	-	TA19002 PP447743
			-	-	TA19003 PP447744
			-	-	TA19004 PP447745
19	Иркутская обл., Тайшетский р-н, пещера Изанская	01.2021	-	TA21005 PZ230456	-
			-	TA21007 PZ230457	-
			-	TA21008 PZ230458	-
20	Иркутская обл., Аларский р-н, пещера Аргалей-3	25.08.2019	AR19005 MT547884	-	-
			AR19008 MT547885	-	-
			AR19009 MT547886	-	-
		21.05.2016	-	AR16004 PZ230459	AR16010 PP447826
			-	AR16007 PZ230460	AR16011 PP447827
			-	-	AR16012 PP447828
21	Иркутская обл., Иркутский р-н, пещера Охотничья	01.05.2019	PO19099 MT547887	-	-
			PO19100 MT547888	-	-
			PO19101 MT547889	-	-
		12.09.2016	-	-	OK16198 PP447830
		13.09.2016	-	OK16216 PZ230461	OK16208 PP447831
			-	-	OK16212 PP447832
		12.09.2018	-	OK18001 PZ230462	OK18004 PP447829
22	Иркутская обл., Ольхонский р-н, пещера Мечта	29.10.2016	-	ME16011 PZ230463	-
			-	ME16012 PZ230464	-
			-	ME16013 PZ230465	-
			-	ME16014 PZ230466	-
			-	ME16015 PZ230467	-
		13.08.2021	ME21337 ON456098	-	-

		12.08.2021	-	ME21134 PZ230468	ME21132 PP447746
			-	ME21139 PZ230469	ME21156 PP447747
			-	-	ME21165 PP447748
23	Иркутская обл., Слюдянский р-н, пос. Култук	06.09.2021	-	-	IR21539[3] PP447749
			-	-	IR21540[3] PP447750
			-	-	IR21541[3] PP447751
24	Иркутская обл., Слюдянский р-н, станция Лиственничный, оз. Байкал	09.2021	-	-	IR21542[3] PP447752
			-	-	IR21543[3] PP447753
			-	-	IR21544[3] PP447754
25	Респ. Бурятия, Прибайкальский р-н, с. Мостовка, р. Селенга	12.08.2015	-	SE15000[4] PZ230474	-
		25.06.2016	-	-	BU16032 PP447755
			-	-	BU16033 PP447756
			-	-	BU16034 PP447757
26	Респ. Бурятия, Джидинский р-н, с. Баян, р. Джида	06.07.2016	-	-	BU16058 PP447759
			-	-	BU16060 PP447760
			-	-	BU16061 PP447761
27	Респ. Бурятия, улус Тасархай, р. Джида	08.07.2016	-	-	BU16062 PP447762
			-	-	BU16063 PP447763
			-	-	BU16065 PP447764
			-	-	BU16066 PP447765
28	Респ. Бурятия, заповедник Баргузинский, долина р. Давша	02.07.2015	-	BA15042 PZ230475	-
29	Респ. Бурятия, Селенгинский р-н, оз. Гусиное	01.07.2016	-	GU16041 PZ230476	GU16042 PP447758
30	Респ. Бурятия, Баунтовский эвенкийский р-н, пещера Долганская Яма	16.08.2016	-	-	DO16132 PP447775
		18.08.2016	-	DO16133 PZ230477	DO16147 PP447776
			-	DO16134 PZ230478	DO16149 PP447777
			-	DO16145 PZ230479	DO16150 PP447778
			-	DO16148 PZ230480	DO16169 PP447779
			-	DO16166	DO16170

				PZ230481	PP447782
		20.08.2016	-	DO16168 PZ230482	DO16171 PP447780
			-	-	DO16174 PP447781
31	Респ. Бурятия, Кабанский р-н, г. Бабушкин, р. Мысовка	26.06.2021	-	-	BU21015 PP447766
			-	-	BU21016 PP447767
			-	-	BU21019 PP447768
32	Респ. Бурятия, Кяхтинский р-н, с. Уладый, р. Кудара	03.09.2020	-	-	BU20230 PP447770
			-	-	BU20231 PP447771
			-	-	BU20236 PP447772
			-	-	BU20238 PP447773
33	Респ. Бурятия, Селенгинский р-н, с. Ягодное	01.07.2021	-	BU21036 PZ230483	BU21035 PP447769
			-	BU21037 PZ230484	-
34	Респ. Бурятия, Муйский мун. округ, пгт. Таксимо	09.08.2023	-	SN23020 PZ230485	-
35	Забайкальский край, Сретенский р-н, долина р. Шилка	05.08.2003	-	S-175360 PZ230486	-
36	Забайкальский край, Могочинский мун. округ, долина р. Шилка	01.07.2007	-	S-182080 PZ230487	-
37	Забайкальский край, Красночикойский р-н, с. Захарово, р. Шивия	07.07.2021	-	ZA21067 PZ230488	ZA21066 PP447783
38	Забайкальский край, Красночикойский р-н, с. Шимбилик	08.07.2021	-	ZA21071 PZ230489	ZA21073 PP447784
			-	ZA21074 PZ230490	ZA21075 PP447785
39	Забайкальский край, Красночикойский р-н, с. Стеклозавод, устье р. Бобровка	09.07.2021	-	-	ZA21077 PP447786
			-	-	ZA21078 PP447787
			-	-	ZA21081 PP447788
40	Забайкальский край, Хилокский р-н, 10 км к Ю от с. Хилогосон, р. Арей	10.07.2021	-	ZA21088 PZ230491	ZA21086 PP447789
			-	ZA21089 PZ230492	-
41	Забайкальский край, Сретенский р-н, пещера Лургиканская	20.08.2021	ZA21345 ON456099	ZA21343 PZ230493	-
			ZA21353 ON456100	ZA21383 PZ230494	-
			ZA21378 ON456101	-	-
			ZA21382 ON456102	-	-
			ZA21386 ON456103	-	-

			ZA21387 ON456104	-	-
		21.08.2021	ZA21415 ON456105	-	-
			ZA21422 ON456106	-	-
			ZA21432 ON456107	-	-
			ZA21434 ON456108	-	-
42	Забайкальский край, Краснокаменский р-н, пещера Сóктуй-Милозанская	26.08.2021	-	-	ZA21497 PP447790
			-	-	ZA21499 PP447791
			-	-	ZA21501 PP447792
			-	-	ZA21504 PP447793
		27.08.2021	-	-	ZA21506 PP447794
43	Красноярский край, гор. округ Дивногорск, пещера Жемчужная	20.08.2025	CL1316 PX984095		
44	Красноярский край, гор. округ Дивногорск, пещера Рождественская	25.08.2025	CL1473 PX984096		
		25.08.2025	CL1480 PX984096		
45	Красноярский край, Туруханский р-н, д. Мирное	08.2007	-	S-181987 PZ230455	-
46	Забайкальский край, пещера Монасатуйская	14.08.2025	ZA1183 PX984086	-	
			ZA1184 PX984087	-	
			ZA1185 PX984088	-	
			ZA1186 PX984089	-	
			ZA1187 PX984090	-	
			ZA1192 PX984091	-	
			ZA1193 PX984092	-	
			ZA1194 PX984093	-	
			ZA1196 PX984094	-	
47	Респ. Саха (Якутия), Хангаласский улус, р. Буотама	24.06.2014	-	YA14028[5] PZ230495	YA14027[5] PP447795
			-	YA14029[5] PZ230496	YA14031[5] PP447796
			-	YA14034[5] PZ230497	YA14035[5] PP447797
			-	YA14038[5] PZ230498	-
48	Амурская обл., заповедник Хинганский, оз.	27.07.2018	-	-	KH18011[6]

	Долгое				PP447833
			-	-	KH18014[6] PP447834
			-	-	KH18015[6] PP447835
			-	-	KH18017[6] PP447836
			-	-	KH18018[6] PP447798
			-	-	KH18019[6] PP447799
			-	-	KH18020[6] PP447800
			-	-	KH18023[6] PP447801
			-	-	KH18026[6] PP447802
		28.07.2018	-	KH18022[6] PZ230499	-
		06.08.2025	XR21879[6] PX984099	-	-
49	Амурская обл., заповедник Хинганский, оз. Перешеечные	21.07.2020	-	2901956[6] PZ230500	-
			-	2901972[6] PZ230501	-
			-	2901978[6] PZ230502	-
			-	29019796[6] PZ230503	-
			-	2901985[6] PZ230504	-
50	Амурская обл., Зейский р-н, Токинско-Становой национальный парк, устье р. Сивактыляк-1	28.07.2021	-	-	29-01992[6] PP447804
			-	-	29-01993[6] PP447803
51	Амурская обл., устье р. Большие Дыды	12.08.2025	XR21909[6] PX984100	-	-
		13.08.2025	XR21913[6] PX984101	-	-
52	Амурская обл., р. Архара	15.08.2025	XR21918[6] PX984102	-	-
		15.08.2025	XR21919[6] PX984103	-	-
53	Амурская обл., устье р. Урин	16.08.2025	XR21921[6] PX984104	-	-
			XR21922[6] PX984098	-	-
			XR21923[6] PX984105	-	-
		17.08.2025	XR21925[6] PX984106	-	-
54	Хабаровский край, район им. Лазо, пещера Прощальная	14.11.2020	-	KK20244[7] PZ230505	-
			-	KK20245[7] PZ230506	-

			-	KK20246[7] PZ230507	-
55	Приморский край, Анучинский р-н, пещера Приисковая	29.05.2002	S-173263 ON456094	-	-
56	Приморский край, Партизанский р-н, пещера Приморский Великан	03.04.2018	-	PR18020 PZ230508	-
			-	PR18021 PZ230509	-
			-	PR18022 PZ230510	-
		23.02.2023	-	AL23-13[7] PZ230511	-
57	Приморский край, Хасанский р-н, национальный парк «Земля леопарда»	20.07.2021	KH21092 ON456095		
		22.07.2021	KH21093 ON456096		
		25.07.2021	KH21107 ON456097		
58	Приморский край, Хасанский р-н, Голубиный утёс	08.08.2022	-	-	PR22468 PP447815
		10.08.2022	-	-	PR22472 PP447816
			-	-	PR22474 PP447817
		11.08.2022	-	-	PR22504[7] PP447818
59	Приморский край, Хасанский р-н, п-ов Краббе	21.08.2022	PR22496 OQ785259	-	-
60	Приморский край, заповедник Лазовский, кордон Корпадь	18.08.2003	-	-	PR03052[8] PP447819
		19.08.2003	NED 60/2003[8] OQ785258	-	PR03061[8] PP447820
		20.08.2003	-	-	PR03075[8] PP447821
		20.08.2003	-	-	PR03076[8] PP447822
		25.08.2003	-	-	PR03105[8] PP447823
61	Сахалинская обл., Невельский гор. округ, бассейн р. Китосия	27.06.2003	-	S-175210 PZ230514	-
			-	S-175211 PZ230515	-
			-	S-175213 PZ230516	-
		29.06.2003	-	S-175215 PZ230517	-
		29.06.2003	-	S-175228 PZ230518	-
62	Сахалинская обл., о. Итуруп, Одесский залив	23.07.2004	-	S-175770 PZ230523	-
63	Сахалинская обл., Тымовский гор. округ, р. Пиленга	19.06.2010	-	S-188653 PZ230512	-
64	Сахалинская обл., Ногликский гор. округ, бассейн р. Орхунья	15.07.2011	-	S-196123 PZ230513	-

65	Сахалинская обл., о. Итуруп, Лесозаводское	10.08.2019	-	S-203145 PZ230524	-
			-	S-203147 PZ230525	-
66	Сахалинская обл., о. Кунашир, р. Северянка	28.07.2020	KU20156 ON456090	-	-
		28.07.2020	KU20164 ON456091	-	-
		30.07.2020	-	KU20183 PZ230526	-
		31.07.2020	-	KU20190 PZ230527	-
67	Сахалинская обл., о. Кунашир, долина р. Золотая, штольня	29.07.2020	KU20169 ON456092	-	-
68	Сахалинская обл., Анивский гор. округ, р. Вахрушевка	06.08.2020	SA20209 ON456093	SA20207 PZ230519	-
69	Камчатский край, Елизовский р-н, р. Авача	17.08.2016	-	S-197053 PZ230520	-
70	Камчатский край, Елизовский р-н, оз. Кроноцкое	?	-	KA-001[9] PZ230521	-
		?	-	KA-002[9] PZ230522	-

Примечание: Коллекторы: 1 – Берников К.А.; 2 – Анисимов Н.В., Зукал Я.; 3 – Ботвинкин А.Д.; 4 – Махов И.А.; 5 – Захаров Е.С.; 6 – Кадетова А.А.; 7 – Горобейко У.В.; 8 – Докучаев Н.Е.; 9 – Тиунов М.П.

Приложение 2. Метаданные для последовательностей из базы GenBank

Таблица 16. Данные по нуклеотидным последовательностям мтДНК из GenBank NCBI, использованным автором в данной работе. В каждой ячейке: верхняя строка – ID образца, нижняя строка – номер доступа в GenBank. Цветом выделены образцы, в сборе которых автор принимал участие.

№	Локалитет	Дата отлова	*M. longic.* (n=10)	*M. sibiricus* (n=2)	*M. petax* (n=73)
1	Япония: Хоккайдо, Otofuke town, Komaba	13.08.1999	KK 0052 ON456109	-	-
2	Япония: Хоккайдо, Obihiro, Taisho, Nuppuku River	15.08.2000	KK 0056 ON456110	-	-
3	Япония: Хоккайдо, Hiyamagun, Assabu	20.06.2000	KK 0104 ON456111	-	-
4	Япония: Хоккайдо, Hiyamagun, Kaminokuni	19.06.2000	KK 0105 ON456112	-	-
5	Япония: Хоккайдо, Syari-cho, Syari	?	-	OCUMS5362 AB106605	-
6	Япония: Хоккайдо, Shikaribetukohan, Shikaoi-cho, Katou-gun	?	-	KK0005 AB106609	-
7	Япония: префектура Niigata, Tokamachi, Kyotsukyo	26.08.2014	MF 0611 ON456113	-	-
			MF 0745 ON456114	-	-
8	Япония: префектура Fukushima, Hinoemata, Miharashi	08.07.2018	SY T56 ON456115	-	-
9	Китай: провинция Цзилинь, Tonghua	?	FJ215682	-	-
10	Китай: провинция Цзилинь, Ji’an City	?	-	-	JA0701 JF806312
11	Китай: провинция Heilongjiang, Yichun	?	HLJ-012 KX467612	-	-
12	Респ. Корея: провинция Gangwon, Inje-gun, Girin-myeon	?	NC_041638	-	-
13	Респ. Корея: провинция Gangwon	?	-	-	KT199099
			-	-	KT199100
			-	-	KT199101
			-	-	KT199102
14	Приморский край, Партизанский р-н, пещера Приморский Великан	08.12.2012	-	-	3240 OP168765
		02.11.2013	-	-	3400 OP168777
		15.12.2014	-	-	3864 OP168778
			-	-	3865 OP168779
			-	-	3867 OP168780
			-	-	3869 OP168781
			-	-	3873 OP168782

15	Приморский край, Спасский р-н, пещера Спасская	13.04.2013	-	-	3258 OP168766
			-	-	3259 OP168767
16	Амурская обл., Зейский р-н, с. Сосновый Бор	20.08.2013	-	-	3331 OP168768
			-	-	3332 OP168769
			-	-	3333 OP168770
			-	-	3334 OP168771
			-	-	3335 OP168772
			-	-	3336 OP168773
			-	-	3337 OP168774
			-	-	3338 OP168775
			-	-	3339 OP168776
17	Хабаровский край, Комсомольский р-н, штольня Таландинская	08.08.2018	-	-	UG16-18 OP168783
		09.08.2018	-	-	UG21-18 OP168785
18	Хабаровский край, Комсомольский р-н, пос. Галичный, р. Галичная	13.08.2018	-	-	UG28-18 OP168784
			-	-	UG32-18 PP447858
			-	-	UG33-18 PP447859
			-	-	UG34-18 PP447860
			-	-	UG35-18 PP447861
			-	-	UG36-18 OP168786
			-	-	UG37-18 PP447863
			-	-	UG39-18 PP447864
			-	-	UG40-18 PP447865
			-		UG41-18 PP447866
19	Респ. Бурятия, Баунтовский эвенкийский р-н, пещера Долганская Яма	21.08.2018	-	-	UG50-18 OP168787
			-	-	UG51-18 OP168788

		23.08.2018	-	-	UG61-18 PP447869
			-	-	UG65-18 OP168789
			-	-	UG66-18 OP168790
			-	-	UG71-18 PP447872
20	Приморский край, Хасанский р-н, р. Рязановка	01.07.2020	-	-	KH20033 PP447879
			-	-	KH20036 PP447880
21	Приморский край, Хасанский р-н, р. Цукановка	02.07.2020	-	-	KH20039 PP447881
			-	-	KH20040 PP447882
			-	-	KH20041 PP447883
			-	-	KH20042 PP447884
			-	-	KH20043 PP447885
			-	-	KH20045 PP447886
			-	-	KH20047 PP447887
			-	-	KH20049 PP447888
			-	-	KH20050 PP447889
22	Приморский край, Хасанский р-н, с. Маячное	04.07.2020	-	-	KH20092 PP447891
			-	-	KH20094 PP447892
			-	-	KH20095 PP447893
			-	-	KH20096 PP447894
23	Приморский край, Хасанский р-н, с. Овчинниково, р. Барабашевка	27.07.2021	-	-	KH21110 PP447905
24	Хабаровский край, район им. Лазо, пещера Прощальная	14.11.2020	-	-	KK20247 PP447901
			-	-	KK20248 PP447902
			-	-	KK20249 PP447903
			-	-	KK20250 PP447904
25	Сахалинская обл., о. Кунашир, р. Андреевка	20.07.2020	-	-	KU20122 PP447895

	Сахалинская обл., о. Кунашир, р. Озёрная	25.07.2020	-	-	KU20134 PP447896
		26.07.2020	-	-	KU20149 PP447897
26	Сахалинская обл., о. Кунашир, р. Северянка	30.07.2020	-	-	KU20181 PP447898
			-	-	KU20185 PP447899
			-	-	KU20187 PP447900
27	Сахалинская обл., Макаровский гор. округ, р. Лесная	28.06.2009	-	-	S-184762 PP447873
		03.07.2010	-	-	S-188659 PP447876
28	Сахалинская обл., Долинский гор. округ, р. Лиственница	12.07.2009	-	-	S-184763 PP447874
29	Сахалинская обл., Тымовский гор. округ, р. Пиленга	22.06.2010	-	-	S-188658 PP447875
30	Сахалинская обл., Долинский гор. округ, р. Пуховая	14.07.2010	-	-	S-188660 PP447877
			-	-	S-188661 PP447878

Приложение 3. Данные по относительному обилию рукокрылых в период роения

Таблица 17. Видовой состав рукокрылых (в %) в исследованных местах роения в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке.

Места роения/виды рукокрылых	*Кол-во рабочих ночей*	*P. ognevi*	*M. hilgendorfi*	*M. petax*	*M. sibiricus*	*M. ikonnikovi*	*E. nilssonii*	*M. longicaudatus*	*M. davidii*	*M. bombinus*
Красноярский край										
Жемчужная, 20-22.08.2025 (n=119)	2	86,7	5,9	3,3	0	0,8	0,8	0,8	0	0
Рождественская, 23-25.08.2025 (n=110)	2	80,0	8,2	0,9	7,3	0,9	0	2,7	0	0
Иркутская область										
Аргалей-3, 21.05.2016 (n=27)	1	33,3	7,4	33,4	7,4	14,8	0	3,7	0	0
Чекановского, 06.05.2019 (n=24)	1	100	0	0	0	0	0	0	0	0
Аргалей-3, 25-26.08.2019 (n=59)	2	59,3	6,8	15,2	5,1	5,1	0	8,5	0	0
Аргалей-3, 09-10.09.2019 (n=67)	2	47,8	16,4	19,4	4,5	11,9	0	0	0	0
Охотничья, (n=290) 02-04.09.2015, 10-12.09.2016	4	78,6	11,4	2,8	0,7	1,0	5,5	0	0	0
Охотничья, 29.04.2019-01.05.2019 (n=112)	3	88,4	0	2,7	0	0,9	4,5	3,6	0	0
Мечта, 28-31.08.2018 (n=194)	3	84,5	3,6	8,3	2,1	1,0	0,5	0	0	0
Мечта, 12-13.08.2021 (n=209)	2	44,0	0	27,8	25,8	0	1,9	0,5	0	0
Мечта, 27-31.08.2023 (n=175)	3	69,7	2,3	21,7	4,6	0,6	0,6	0,6	0	0
Республика Бурятия										
Долганская Яма, 21-26.07.2022 (n=356)	3	39,6	0	37,1	17,4	5,9	0	0	0	0
Долганская Яма, 16-20.08.2016 (n=486)	3	84,8	7,6	3,5	3,9	0	0,2	0	0	0
Долганская Яма, 11-13.09.2017 (n=498)	3	73,9	18,3	2,8	2,6	0	0	0	0	0
Долганская Яма, 01-03.05.2018 (n=781)	3	99,4	0	0	0	0,6	0	0	0	0
Забайкальский край										
Лургиканская, 20-21.08.2021 (n=116)	2	59,5	9,5	0	6,0	15,5	0,9	8,6	0	0
Сóктуй-Милозанская, 26-27.08.2021 (n=39)	2	20,5	0	15,4	0	0	0	0	64,1	0
Сóктуй-Милозанская 17-18.08.2024 (n=135)	2	16,3	0	52,6	0	0	0	0	29,6	0
Белая, 23-24.08.2021 (n=14)	2	92,9	7,1	0	0	0	0	0	0	0
Белая, 22.08.2024 (n=10)	1	90,0	10,0	0	0	0	0	0	0	0
Донинские галереи, 20.08.2024 (n=34)	1	76,5	0	0	0	0	0	0	23,5	0
Хээтэй Мокрая, 10-11.08.2025 (n=93)	2	8,6	0	63,4	5,4	0	1,1	0	21,5	0
Монасатуйская, 14-15.08.2025 (n=105)	2	29,5	0	0	0	0	0	11,4	59,1	0
Хабаровский край										
Таландинская, 03-10.08.2018 (n=100)	6	82,0	1,0	2,0	0	3,0	0	0	0	9,0

Примечание: Не указаны *Mu. ussuriensis* (3,0%) для штольни Таландинская, *M. dasycneme* (1,7%) для пещеры Жемчужная, *V. murinus* (0,7%) и *V. sinensis* (0,8%) для пещеры Сóктуй-Милозанская.

Приложение 4. Фотографии некоторых исследованных видов рукокрылых.Ч1



Рисунок 54. *Plecotus ognevi*, Респ. Бурятия, август 2016 г. Фотография Казакова Д.В.



Рисунок 55. *Murina hilgendorfi*, Респ. Бурятия, август 2016 г. Фотография Казакова Д. В.

Приложение 5. Фотографии некоторых исследованных видов рукокрылых.Ч2



Рисунок 56. *Myotis ikonnikovi*, Хабаровский край, август 2018 г. Фотография Казакова Д. В.



Рисунок 57. *Eptesicus nilssonii*, Респ. Бурятия, август 2016 г. Фотография Казакова Д. В.

Приложение 6. Данные по массе тела взрослых самцов *P. ognevi*

Таблица 18. Описательная статистика по выборкам массы тела взрослых **самцов** *P. ognevi*

Показатели	Апрель-Май		Август				Сентябрь		
	Охотничья	Долган Яма	Таландин.	Долган. Яма	Аргалей-3	Мечта	Долган Яма	Аргалей-3	Охотн.
Количество	73	38	45	52	22	30	14	17	56
Медиана	7,1	7,0	7,7	7,7	7,85	8,7	9,9	7,9	8,3
Среднее	7,18	6,99	7,73	7,77	7,89	8,85	9,76	8,21	8,39
Минимум	6,0	6,1	6,8	6,6	6,9	7,0	6,8	7,0	6,8
Максимум	8,5	8,0	11,5	9,0	8,8	13,0	11,0	10,0	12,3
Стандарт. отклонение	0,479	0,441	0,722	0,579	0,524	1,279	1,009	0,868	1,057
95% ДИ	0,110	0,140	0,211	0,157	0,219	0,457	0,528	0,413	0,277
Шапиро-Уилка	0,988	0,983	0,720	0,981	0,975	0,852	0,799	0,910	0,933
***p*-values**	0,741	0,835	< 0,001	0,546	0,833	<0,001	0,005	0,101	0,004

Примечание: цветом выделены выборки, распределение которых отличается от нормального.

Таблица 19. Результаты попарных тестов Манна-Уитни для выборок по массе тела (г.) взрослых **самцов *P. ognevi***

Выборки	Апрель-Май		Август				Сентябрь	
	1	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**	**7**	**8**
1. Охотничья (n=73)								
2. Долганская Яма (n=38)	1075,5 *P*=1							
3. Таландин. (n=45)	760,0 *P*<0,001	248,0 *P*<0,001						
4. Долганская Яма (n=52)	813,5 *P*<0,001	286,0 *P*<0,001	1037,5 *P*=1					
5. Аргалей-3 (n=22)	263,0 *P*<0,001	82,0 *P*<0,001	381,0 *P*=1	504,5 *P*=1				
6. Мечта (n=30)	127,0 *P*<0.001	36,0 *P*<0,001	213,5 *P*<0,001	291,5 *P*<0.001	140,0 *P*=0,016			
7. Долганская Яма (n=14)	57,5 *P*<0,001	24,5 *P*<0,001	57,5 *P*<0,001	49,0 *P*<0,001	22,0 *P*<0,001	81,0 *P*=0,043		
8. Аргалей-3 (n=17)	165,0 *P*<0,001	51,0 *P*<0,001	257,5 *P*=1	327,0 *P*=1	156,0 *P*=1	171,5 *P*=1	31,0 *P*=0,018	
9. Охотничья (n=56)	535,5 *P*<0,001	177,5 *P*<0,001	739,5 *P=0,013*	949,5 *P*=0,066	446,5 *P=1*	664,5 *P*=1	116,0 *P*=0,002	435,5 *P=1*

Примечание: цветом выделены результаты теста, показывающие наличие различий.

Приложение 7. Данные по массе тела взрослых самок *P. ognevi*

Таблица 20. Описательная статистика по выборкам массы тела (г.) взрослых **самок** *P. ognevi*

Показатели	**Апрель-Май**		**Август**			**Сентябрь**	
	Охотничья	**Долган.**	**Долган.**	**Таландин.**	**Мечта**	**Охотничья**	**Долган.**
Количество	25	57	17	16	26	18	12
Медиана	7,7	8,0	8,6	7,8	12	9,85	10,3
Среднее	7.,72	8,02	8,45	8,07	11,98	9,75	10,41
Минимум	6,9	6,1	7,2	7,2	10,7	6,5	9,6
Максимум	8,4	9,4	9,9	9,5	13,3	11,2	11,5
Стандарт. отклонение	0,374	0,662	0,668	0,689	0,640	1,014	0,576
95% ДИ	0,147	0,172	0,318	0,338	0,246	0,468	0,326
Тест Шапиро-Уилка	0,982	0,987	0,980	0,903	0,974	0,810	0,951
***p*-values**	0,919	0,798	0,954	0,088	0,721	0,002	0,644

Примечание: цветом выделены выборки, распределение которых отличается от нормального.

Таблица 21. Результаты попарных тестов Манна-Уитни для выборок по массе тела (г.) взрослых **самок *P. ognevi***

Выборки	**Апрель-Май**		**Август**			**Сентябрь**
	Охотничья	**Долган.**	**Долган.**	**Таландин.**	**Мечта**	**Охотничья**
Охотничья (n=25)						
Долганская Яма (n=57)	491,0 *P*=0,537					
Долганская Яма (n=17)	72,5 *P*=0,007	312,0 *P*=0,561				
Таландинская (n=16)	153,0 *P*=1	442,0 *P*=1	90,0 *P*=1			
Мечта 2018 (n=26)	0,0 *P*<0,001	0,0 *P*<0,001	0,0 *P*<0,001	0,0 *P*<0,001		
Охотничья (n=18)	25,5 *P*<0,001	71,5 *P*<0,001	33,0 *P*<0,001	23,0 *P*<0,001	3,0 *P*<0,001	
Долганская Яма (n=12)	0,0 *P*<0,001	0,0 *P*< 0,001	2,0 *P*<0,001	0,0 *P*<0,001	13,0 *P*<0,001	60,5 *P*=0,961

Примечание: цветом выделены результаты теста, показывающие наличие различий.

Приложение 8. Данные по массе тела взрослых самцов *M. hilgendorfi*

Таблица 22. Описательная статистика по выборкам массы тела взрослых **самцов *M. hilgendorfi***

Показатели	**Август**			**Сентябрь**		
	Долган. Яма 2016	**Долган. Яма 2018**	**Мечта 2018**	**Долган. Яма 2017**	**Аргалей-3 2019**	**Охотничья 2016**
Количество	23	9	6	34	10	16
Медиана	9,0	9,2	10,2	11,6	10,75	11,75
Среднее	8,96	9,04	10,31	11,64	10,89	11,79
Минимум	7,9	8,3	9,55	10,0	10,3	10,3
Максимум	11,2	9,5	11,9	13,2	12,0	13,6
Стандарт. отклонение	0,629	0,400	0,837	0,853	0,608	0,866
95% ДИ	0,257	0,261	0,670	0,287	0,377	0,424
Тест Шапиро-Уилка	0,823	0,927	0,805	0,974	0,826	0,976
***p*-values**	< 0,001	0,451	0,066	0,567	0,030	0,920

Примечание: цветом выделены выборки, распределение которых отличается от нормального.

Таблица 23. Результаты попарных тестов Манна-Уитни для выборок по массе тела (г.) **взрослых самцов *M. hilgendorfi***.

Выборки	Август			Сентябрь	
	Долган. Яма 2016	Долган. Яма 2018	Мечта 2018	Долган. Яма 2017	Аргалей-3 2019
Долган. Яма 2016 (n=23)					
Долган. Яма 2018 (n=9)	78,5 *P*=1				
Мечта 2018 (n=6)	6,0 *P*=0,011	0,0 *P*=0,027			
Долган. Яма 2017 (n=34)	9,0 *P*<0,001	0,0 *P*<0,001	29,5 *P*=0,095		
Аргалей-3 2019 (n=10)	8,0 *P*<0,001	0,0 *P*=0,004	9,0 *P*=0,385	80,5 *P*=0,189	
Охотничья 2016 (n=16)	5,0 *P*<0,001	0,0 *P*<0,001	10,5 *P*=0,094	254,5 *P*=1	32,0 *P*=0,181

Примечание: цветом выделены результаты теста, показывающие наличие различий.

Приложение 9. Данные по длине предплечья взрослых самцов *P. ognevi*

Таблица 24. Описательная статистика для выборок по длине предплечья (мм.) **взрослых самцов** *P. ognevi*

Показатели	**Апрель-Май**		**Август**				**Сентябрь**		
	Охотничья	Долган Яма	Таландин.	Долган. Яма	Аргалей-3	Мечта	Долган Яма	Аргалей-3	Охотн.
Количество	73	39	45	51	23	25	14	16	47
Медиана	40,9	40	40	40,7	40,8	41	39,5	40,8	40,7
Среднее	40,91	39,76	40,05	40,59	40,88	40,81	39,79	40,76	40,74
Минимум	38,80	36,00	38,20	38,10	39,20	38,70	38,50	39,30	38,20
Максимум	44,10	41,50	42,30	42,20	42,00	42,80	42,00	42,40	43,00
Стандарт. отклонение	1,06	1,20	0,90	0,93	0,73	1,21	1,07	0,96	1,13
95% ДИ	0,24	0,38	0,26	0,26	0,30	0,48	0,56	0,47	0,32
Шапиро-Уилка	0,985	0,870	0,984	0,979	0,960	0,944	0,916	0,964	0,985
***p*-values**	0,511	0,000	0,762	0,504	0,455	0,184	0,190	0,733	0,790

Примечание: цветом выделены выборки, распределение которых отличается от нормального.

Таблица 25. Результаты попарных тестов Манна-Уитни для выборок по длине предплечья (мм.) **взрослых самцов *P. ognevi***

Выборки	**Апрель-Май**		**Август**				**Сентябрь**	
	1	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**	**7**	**8**
1. Охотничья (n=73)								
2. Долганская Яма (n=38)	703,5 *P*< 0,001							
3. Таландинская (n=45)	891,0 *P*=0,001	839,0 *P*=1						
4. Долганская Яма (n=51)	1583,5 *P*=1	576,5 *P*=0,024	748,0 *P*=0,121					
5. Аргалей-3 (n=22)	829,5 *P*=1	171,0 *P*=0,002	233,0 *P*=0,008	480,0 *P*=1				
6. Мечта (n=24)	892.,0 *P*=1	267,0 *P*=0,084	352,0 *P*=0,360	555,5 *P*=1	283,5 *P*=1			
7. Долганская Яма (n=14)	231,5 *P*=0,045	250,5 *P*=1	258,5 *P*=1	198,0 *P*=0,409	64,5 *P*=0,094	89,5 *P*=0,458		
8. Аргалей-3 (n=14)	540,0 *P*=1	174,5 *P*=0,373	215,5 *P*=0,651	374,0 *P*=1	167,0 *P*=1	191,5 *P*=1	54,0 *P*=0,597	
9. Охотничья (n=47)	1598,5 *P*=1	511,5 *P*=0,016	660,0 *P*=0,069	1100,5 *P*=1	506,0 *P*=1	560,0 *P*=1	177,0 *P*=0,335	375,0 *P*=1

Примечание: цветом выделены результаты теста, показывающие наличие различий.

Приложение 10. Данные по *BCIsr* взрослых самцов *P. ognevi*

Таблица 26. Описательная статистика по выборкам индекса состояния тела (*BCIsr*, Speakman, Racey) **взрослых самцов *P. ognevi***

Показатели	**Апрель-Май**		**Август**				**Сентябрь**		
	Охотничья	Долган. Яма	Таландин.	Долган. Яма	Аргалей-3	Мечта	Долган. Яма	Аргалей-3	Охотн.
Количество	73	38	45	51	22	24	14	14	47
Медиана	0,175	0,175	0,190	0,190	0,193	0,212	0,250	0,196	0,202
Среднее	0,175	0,176	0,193	0,192	0,193	0,218	0,246	0,202	0,205
Минимум	0,150	0,153	0,173	0,163	0,171	0,181	0,168	0,174	0,169
Максимум	0,210	0,193	0,284	0,223	0,212	0,316	0,282	0,244	0,305
Стандарт. отклонение	0,012	0,010	0,018	0,015	0,011	0,031	0,027	0,022	0,025
95% ДИ	0,003	0,003	0,005	0,004	0,005	0,013	0,014	0,012	0,007
Шапиро-Уилка	0,989	0,971	0,729	0,980	0,981	0,811	0,838	0,911	0,899
***p*-values**	0,785	0,411	< 0,001	0,553	0,929	< 0,001	0,015	0,163	<0,001

Примечание: цветом выделены выборки, распределение которых отличается от нормального.

Таблица 27. Результаты попарных тестов Манна-Уитни для выборок по индексу состояния тела (*BCI*sr, Speakman, Racey) **взрослых самцов *P. ognevi***

Выборки	**Апрель-Май**		**Август**				**Сентябрь**	
	1	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**	**7**	**8**
1. Охотничья (n=73)								
2. Долганская Яма (n=38)	1348,0 *P*=1							
3. Таландин. (n=45)	531,0 *P*< 0,001	268,0 *P*< 0,001						
4. Долганская Яма (n=51)	763,5 *P*< 0,001	395,0 *P*< 0,001	1136,0 *P*=1					
5. Аргалей-3 (n=22)	220,0 *P*< 0,001	106,0 *P*< 0,001	444,5 *P*=1	519,5 *P*=1				
6. Мечта (n=24)	55,5 *P*< 0,001	19,0 *P*< 0,001	183,0 *P*< 0,001	238,0 *P*< 0,001	96,0 *P*< 0,001			
7. Долганская Яма (n=14)	54,0 *P*< 0,001	27,0 *P*< 0,001	58,0 *P*< 0,001	49,0 *P*< 0,001	22,0 *P*< 0,001	66,0 *P*=0.077		
8. Аргалей-3 (n=14)	137,0 *P*< 0,001	63,0 *P*=0,001	243,0 *P*=1	275,5 *P*=1	129,0 *P*=1	103,5 *P*=1	20,0 *P*=0,013	
9. Охотничья (n=47)	386,5 *P*< 0,001	190,5 *P*< 0,001	693,5 *P*=0,163	788,0 *P*=0,128	357,0 *P*=1	413,0 *P*=1	77.0 *P*< 0,001	303,5 *P*=1

Примечание: цветом выделены результаты теста, показывающие наличие различий.

Приложение 11. Данные по *BCIvp* взрослых самцов *P. ognevi*

Таблица 28. Описательная статистика по выборкам индекса состояния тела (*BCI*vp, Васеньков, Потапов) **взрослых самцов *P. ognevi***

Показатели	**Апрель-Май**		**Август**				**Сентябрь**		
	Охотничья	Долган Яма	Таландин.	Долган Яма	Аргалей-3	Мечта	Долган Яма	Аргалей-3	Охотн.
Количество	73	38	45	51	22	24	14	14	47
Медиана	0,878	0,916	0,997	0,971	0,967	1,046	1,301	0,991	1,039
Среднее	0,876	0,929	1,004	0,972	0,963	1,090	1,299	1,009	1,032
Минимум	0,739	0,790	0,844	0,782	0,879	0,830	0,853	0,844	0,816
Максимум	1,066	1,215	1,443	1,281	1,060	1,560	1,545	1,233	1,566
Стандарт. отклонение	0,080	0,087	0,103	0,102	0,052	0,161	0,182	0,117	0,135
95% ДИ	0,018	0,028	0,030	0,028	0,022	0,064	0,095	0,062	0,039
Шапиро-Уилка	0,977	0,922	0,877	0,977	0,953	0,912	0,930	0,930	0,897
***p*-values**	0,213	0,011	< 0,001	0,410	0,370	0,039	0,302	0,302	< 0,001

Примечание: цветом выделены выборки, распределение которых отличается от нормального.

Таблица 29. Результаты попарных тестов Манна-Уитни для выборок по индексу состояния тела (*BCI*vp, Васеньков, Потапов) **взрослых самцов *P. ognevi***

Выборки	**Апрель-Май**		**Август**				**Сентябрь**	
	1	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**	**7**	**8**
1. Охотничья (n=73)								
2. Долганская Яма (n=38)	921,5 *P*=0.139							
3. Таландин. (n=45)	473,5 *P*< 0.001	424,5 *P*=0,003						
4. Долганская Яма (n=51)	876,0 *P*< 0,001	709,0 *P*=1	934,5 *P*=1					
5. Аргалей-3 (n=22)	299,5 *P*< 0,001	273,0 *P*=0,958	365,5 *P*=1	534,0 *P*=1				
6. Мечта (n=24)	146,0 *P*< 0,001	142,0 *P*< 0,001	351,0 *P*=0.632	314,5 *P*=0,027	110,0 *P*=0,027			
7. Долганская Яма (n=14)	41,0 *P*< 0,001	35,0 *P*< 0,001	58,0 *P*< 0,001	57,0 *P*< 0,001	22.,0 *P*< 0,001	58,0 *P*=0,033		
8. Аргалей-3 (n=14)	173,0 *P*=0,003	146,0 *P*=0,492	315,0 *P*=1	301,5 *P*=1	122,5 *P*=1	114,5 *P*=1	18,0 *P*=0,009	
9. Охотничья (n=47)	492,5 *P*< 0,001	450,0 *P*=0,003	898,5 *P*=1	866,5 *P*=0,663	327,5 *P*=0,538	441,5 *P*=1	76,0 *P*< 0,001	289,0 *P*=1

Примечание: цветом выделены результаты теста, показывающие наличие различий.

Приложение 12. Данные по длине предплечья взрослых самок *P. ognevi*

Таблица 30. Описательная статистика для выборок по длине предплечья (мм.) **взрослых самок** *P. ognevi*

Показатели	Апрель-Май		Август			Сентябрь	
	Охотничья	Долган.	Долган.	Таландин.	Мечта	Охотничья	Долган. Яма
Количество	25	57	17	16	25	17	12
Медиана	41,400	41,000	41,500	41,300	41,600	41,900	40,750
Среднее	41,444	40,947	41,524	41,431	41,604	41,871	40,833
Минимум	39,600	39,000	39,800	40,400	39,800	39,800	39,500
Максимум	43,000	43,100	43,500	42,800	44,800	43,700	42,000
Стандарт. отклонение	0,903	1,023	1,013	0,645	1,155	1,115	0,807
95% ДИ	0,354	0,266	0,482	0,316	0,453	0,530	0,457
Шапиро-Уилка	0,960	0,959	0,973	0,960	0,935	0,968	0,947
***p*-values**	0,413	0,053	0,872	0,663	0,111	0,790	0,600

Примечание: распределение всех выборок соответствует нормальному.

Таблица 31. Результаты попарных тестов Манна-Уитни для выборок по длине предплечья (мм.) **взрослых самок *P. ognevi***

Выборки	Апрель-Май		Август			Сентябрь
	Охотничья	Долган. Яма	Долган.	Таландин.	Мечта	Охотничья
Охотничья (n=25)						
Долганская Яма (n=57)	514,0 *P*=0.948					
Долган (n=17)	200,0 *P*=1	351,0 *P*=1				
Таландинская (n=16)	188,5 *P*=1	324,5 *P*=1	128,5 *P*=1			
Мечта 2018 (n=25)	301,0 *P*=1	493,5 *P*=0,570	204,5 *P*=1	183,0 *P*=1		
Охотничья (n=17)	163,5 *P*=1	273,0 *P*=0,136	115,5 *P*=1	98,5 *P*=1	178,0 *P*=1	
Долганская Яма (n=12)	92,5 *P*=1	311,5 *P*=1	62,5 *P*=1	57,0 *P*=1	90,0 *P*=1	49,0 *P*=0,419

Примечание: цветом выделены результаты теста, показывающие наличие различий.

Приложение 13. Данные по *BCIsr* взрослых самок *P. ognevi*

Таблица 32. Описательная статистика по выборкам индекса состояния тела (*BCI*sr, Speakman, Racey) **взрослых самок *P. ognevi***

Показатели	Апрель-Май		Август			Сентябрь	
	Охотничья	Долган. Яма	Долган. Яма	Таландин.	Мечта	Охотничья	Долган. Яма
Количество	25	57	17	16	25	17	12
Медиана	0,186	0,195	0,201	0,191	0,288	0,238	0,250
Среднее	0,186	0,196	0,203	0,195	0,287	0,233	0,255
Минимум	0,167	0,153	0,178	0,171	0,253	0,158	0,237
Максимум	0,202	0,230	0,236	0,229	0,320	0,264	0,288
Стандарт. отклонение	0,010	0,015	0,013	0,016	0,014	0,023	0,015
95% ДИ	0,004	0,004	0,006	0,008	0,006	0,011	0,009
Тест Шапиро-Уилка	0,969	0,984	0,958	0,913	0,950	0,796	0,925
***p*-val**	0,619	0,671	0,588	0,130	0,247	0,002	0,330

Примечание: цветом выделены выборки, распределение которых отличается от нормального.

Таблица 33. Результаты попарных тестов Манна-Уитни для выборок по индексу состояния тела (*BCI*sr, Speakman, Racey) **взрослых самок *P. ognevi***

Выборки	Апрель-Май		Август			Сентябрь
	Охотничья	Долган. Яма	Долган. Яма	Таландин.	Мечта	Охотничья
Охотничья (n=25)						
Долганская Яма (n=57)	412,0 *P*=0,053					
Долганская Яма (n=17)	62,0 *P*=0,003	337,0 *P*=1				
Таландинская (n=16)	140,0 *P*=1	403,0 *P*=1	73,5 *P*=0,535			
Мечта 2018 (n=25)	0,0 *P*<0,001	0,0 *P*<0,001	0,0 *P*<0,001	0,0 *P*<0,001		
Охотничья (n=17)	25,0 *P*<0,001	74,0 *P*<0,001	31,0 *P*=0,002	24,0 *P*=0,001	3,0 *P*<0,001	
Долганская Яма (n=12)	0,0 *P*<0,001	0,0 *P*<0,001	0,0 *P*<0,001	0,0 *P*<0,001	22,0 *P*<0,001	37,5 *P*=0,096

Примечание: цветом выделены результаты теста, показывающие наличие различий.

Приложение 14. Данные по *BCIvp* взрослых самок *P. ognevi*

Таблица 34. Описательная статистика по выборкам индекса состояния тела (*BCI*vp, Васеньков, Потапов) **взрослых самок *P. ognevi***

Показатели	Апрель-Май		Август			Сентябрь	
	Охотничья	Долган. Яма	Долган. Яма	Таландин.	Мечта	Охотничья	Долган. Яма
Количество	**25**	**57**	**17**	**16**	**25**	**17**	**12**
Медиана	0,890	0,979	0,988	0,935	1,367	1,120	1,246
Среднее	0,907	0,974	0,983	0,945	1,385	1,108	1,277
Минимум	0,809	0,794	0,903	0,810	1,177	0,775	1,125
Максимум	1,047	1,230	1,122	1,108	1,642	1,282	1,497
Стандарт. отклонение	0,073	0,080	0,057	0,076	0,117	0,120	0,108
95% ДИ	0,028	0,021	0,027	0,037	0,046	0,057	0,061
Тест Шапиро-Уилка	0,928	0,971	0,952	0,883	0,977	0,907	0,952
***p*-val**	0,077	0,185	0,494	0,043	0,830	0,088	0,670

Примечание: цветом выделены выборки, распределение которых отличается от нормального.

Таблица 35. Результаты попарных тестов Манна-Уитни для выборок по индексу состояния тела (*BCI*vp, Васеньков, Потапов) **взрослых самок *P. ognevi***

Выборки	Апрель-Май		Август			Сентябрь
	Охотничья	Долган. Яма	Долган. Яма	Таландин.	Мечта	Охотничья
Охотничья (n=25)						
Долганская Яма (n=57)	387,5 *P*=0,023					
Долганская Яма (n=17)	87,0 *P*=0,029	464,0 *P*=1				
Таландинская (n=16)	141,0 *P*=1	319,0 *P*=1	78,5 *P*=0,840			
Мечта 2018 (n=25)	0,0 *P*<0,001	3,0 *P*<0,001	0,0 *P*<0,001	0,0 *P*<0,001		
Охотничья (n=17)	37,0 *P*<0,001	133,0 *P*<0,001	36,0 *P*=0,004	28,0 *P*=0,002	15,0 *P*<0,001	
Долганская Яма (n=12)	0,0 *P*<0,001	4,0 *P*< 0,001	0,0 *P*<0,001	0,0 *P*<0,001	73,0 *P*<0,274	26,0 *P*=0,017

Примечание: цветом выделены результаты теста, показывающие наличие различий.

Приложение 15. Данные по длине предплечья взрослых самцов *M. hilgendorfi*

Таблица 36. Описательная статистика для выборок по длине предплечья (мм.) **взрослых самцов *M. hilgendorfi***

Показатели	Август			Сентябрь		
	Долган. Яма 2016	Долган. Яма 2018	Мечта	Долган. Яма	Аргалей-3	Охотничья
Количество	24	9	6	34	10	16
Медиана	37,700	38,550	38,850	38,000	39,050	38,650
Среднее	37,926	38,194	38,758	37,968	38,690	38,850
Минимум	36,100	36,800	37,800	36,500	36,800	36,900
Максимум	39,900	39,000	39,550	40,000	39,900	40,600
Стандартное отклонение	0,985	0,763	0,647	0,934	1,035	0,965
95% ДИ	0,136	0,172	0,178	0,108	0,221	0,163
Тест Шапиро-Уилка	0,964	0,909	0,967	0,921	0,907	0,943
***p*-val**	0,534	0,310	0,868	0,017	0,260	0,382

Примечание: цветом выделены выборки, распределение которых отличается от нормального.

Таблица 37. Результаты попарных тестов Манна-Уитни для выборок по длине предплечья (мм.) **взрослых самцов *M. hilgendorfi***

Выборки	Август			Сентябрь	
	Долган. Яма 2016	Долган. Яма 2018	Мечта	Долган. Яма	Аргалей-3
Долган. Яма 2016 (n=23)					
Долган. Яма 2018 (n=9)	91,5 *P*=0,517				
Мечта (n=6)	36,5 *P*=0,069	15,0 *P*=0,174			
Долган. Яма (n=34)	402,0 *P*=0,931	119,0 *P*=0,313	46,0 *P*=0,034		
Аргалей-3 (n=10)	75,0 *P*=0,092	27,5 *P*=0,164	29,0 *P*=0,957	95,0 *P*=0,035	
Охотничья (n=16)	104,5 *P*=0,016	47,0 *P*<0,165	47,5 *P*=1	123,0 *P*=0,002	79,5 *P*=1

Примечание: цветом выделены результаты теста, показывающие наличие различий.

Приложение 16. Данные по *BCIsr* взрослых самцов *M. hilgendorfi*

Таблица 38. Описательная статистика по выборкам индекса состояния тела (*BCI*sr, Speakman, Racey) **взрослых самцов *M. hilgendorfi***

Показатели	Август			Сентябрь		
	Долган. Яма 2016	Долган. Яма 2018	Мечта	Долган. Яма	Аргалей-3	Охотничья
Количество	23	9	6	34	10	16
Медиана	0,234	0,239	0,263	0,306	0,280	0,307
Среднее	0,236	0,237	0,266	0,307	0,281	0,303
Минимум	0,216	0,220	0,241	0,267	0,258	0,269
Максимум	0,286	0,250	0,304	0,351	0,304	0,336
Стандарт. отклонение	0,014	0,010	0,021	0,020	0,013	0,018
95% ДИ	0,006	0,007	0,017	0,007	0,008	0,009
Тест Шапиро-Уилка	0,814	0,963	0,923	0,987	0,953	0,963
***p*-values**	< 0,001	0,827	0,528	0,954	0,703	0,715

Примечание: цветом выделены выборки, распределение которых отличается от нормального.

Таблица 39. Результаты попарных тестов Манна-Уитни для выборок по индексу состояния тела (*BCI*sr, Speakman, Racey) **взрослых самцов *M. hilgendorfi***

Выборки	Август			Сентябрь	
	Долган. Яма 2016	Долган. Яма 2018	Мечта	Долган. Яма	Аргалей-3
Долган. Яма (n=23)					
Долган. Яма (n=9)	89,5 *P*=0,571				
Мечта (n=6)	10,0 *P*=0,002	3,5 *P*=0,007			
Долган. Яма (n=34)	6,5 *P*<0,001	0,0 *P*<0,001	15,5 *P*=0,001		
Аргалей-3 (n=10)	7,5 *P*<0,001	0,0 *P*<0,001	13,5 *P*=0,082	49,5 *P*<0,001	
Охотничья (n=16)	2,0 *P*<0,001	0,0 *P*<0,001	8,0 *P*=0,004	252,0 *P*=0,685	22,5 *P*=0,003

Примечание: цветом выделены результаты теста, показывающие наличие различий.

Приложение 17. Данные по *BCIvp* взрослых самцов *M. hilgendorfi*

Таблица 40. Описательная статистика по выборкам индекса состояния тела (*BCI*vp, Васеньков, Потапов) **взрослых самцов *M. hilgendorfi***

Показатели	Август			Сентябрь		
	Долган. Яма 2016	Долган. Яма 2018	Мечта	Долган	Аргалей-3	Охотничья
Количество	23	9	6	34	10	16
Медиана	0,918	0,890	0,972	1,167	1,055	1,112
Среднее	0,910	0,903	0,985	1,183	1,047	1,117
Минимум	0,778	0,824	0,858	1,042	0,901	0,971
Максимум	1,041	1,026	1,098	1,426	1,171	1,208
Стандарт. отклонение	0,063	0,059	0,085	0,091	0,075	0,067
95% ДИ	0,026	0,039	0,068	0,030	0,046	0,033
Тест Шапиро-Уилка	0,982	0,925	0,968	0,948	0,984	0,949
***p*-values**	0,937	0,433	0,879	0,109	0,983	0,478

Примечание: все выборки соответствуют нормальному распределению.

Таблица 41. Результаты попарных тестов Манна-Уитни для выборок по индексу состояния тела (*BCI*vp, Васеньков, Потапов) **взрослых самцов *M. hilgendorfi***

Выборки	Август			Сентябрь	
	Долган. Яма 2016	Долган. Яма 2018	Мечта	Долган. Яма	Аргалей-3
Долган. Яма (n=23)					
Долган. Яма (n=9)	87,0 *P*=0,503				
Мечта (n=6)	33,5 *P*=0,059	11,5 *P*=0,077			
Долган. Яма (n=34)	0,0 *P*<0,001	0,0 *P*<0,001	9,0 *P*<0,001		
Аргалей-3 (n=10)	19,0 *P*<0,001	6,0 *P*=0,002	16,5 *P*=0,158	37,0 *P*<0,001	
Охотничья (n=16)	4,0 *P*<0,001	2,0 *P*<0,001	10,0 *P*=0,006	172,0 *P*=0,039	35,0 *P*=0,019

Примечание: цветом выделены результаты теста, показывающие наличие различий.

Приложение 18. Корреляционный анализ массы и *BCI*

Таблица 42. Значения коэффициентов корреляции Пирсона и Спирмена (rs) для выборок взрослых **самок *P. ognevi***

Выборки/показатели	Масса и *BCIsr*	Масса и *BCIvp*	*BCIsr* и *BCIvp*
Охотничья (n=25)	0,902 *p*=0,0001	0,548 *p*=0,0043	0,855 *p*=0,0001
Долганская Яма (n=57)	0,954 *p*=0,0001	0,575 *p*=0,0001	0,794 *p*=0,0001
Долганская Яма (n=17)	0,964 *p*=0,0001	0,490 *p*=0,044	0,705 *p*=0,0019
Таландинская (n=16)	0,984 *p*=0,0001	0,738 *p*=0,0019	0,838 *p*=0,0003
Мечта 2018 (n=26)	0,842 *p*=0,0001	0,325 *p*=0,1139	0,783 *p*=0,0001
Охотничья (n=18)	0,857 *p*=0,0001	0,398 *p*=0,1149	0,779 *p*=0,0004
Долганская Яма (n=12)	0,945 *p*=0,0001	0,713 *p*=0,0092	0,903 *p*=0,0001

Примечание: цветом выделены значения коэффициента Спирмена (rs).

Таблица 43. Значения коэффициентов корреляции Пирсона и Спирмена (rs) для выборок взрослых **самцов *M. hilgendorfi***

Выборки/показатели	Масса и *BCIsr*	Масса и *BCIvp*	*BCIsr* и *BCIvp*
Долган. Яма 2016 (n=23)	0,808 *p*=0,0001	0,138 *p*=0,531	0,640 *p*=0,0016
Долган. Яма 2018 (n=9)	0,894 *p*=0,0016	0,426 *p*=0,253	0,786 *p*=0,011
Мечта 2018 (n=6)	0,981 *p*=0,004	0,827 *p*=0,023	0,921 *p*=0,011
Долган. Яма 2017 (n=34)	0,943 *p*=0,0001	0,521 *p*=0,0012	0,775 *p*=0,0001
Аргалей-3 2019 (n=10)	0,762 *p*=0,0125	0,232 *p*=0,5142	0,638 *p*=0,0494
Охотничья 2016 (n=16)	0,952 *p*=0,0001	0,390 *p*=0,1363	0,654 *p*=0,0053

Примечание: цветом выделены значения коэффициента Спирмена (rs).

Приложение 19. Морфометрические данные *M. longicaudatus*

Таблица 44. Измерения черепа и зубов (в мм) (минимум-максимум, среднее значение ± стандартное отклонение) для исследованных выборок *M. longicaudatus*. Сокращения обозначений измерений см. в тексте.

	M. l. longicaudatus n=15			*M. l. kaguyae* (Хонсю) n=39			*M. l.* cf. *kaguyae* (Хоккайдо) n=6			*M. l.* cf. *kaguyae* (Кунашир и Сахалин) n=4			*M. l. eniseensis* n=21		
	min-max	mean ±stddiv		min-max	mean ±stddiv		min-max	mean ±stddiv		min-max	mean ±stddiv		min-max	mean ±stddiv	
CBL	12,99-13,71	13,44	±0,24	12,75-13,89	13,24	±0,27	13,2-13,89	13,42	±0,27	13,15-13,43	13,28	±0,12	13,08-14,29	13,74	±0,32
CCL	12,2-12,89	12,58	±0,23	12-13,1	12,47	±0,27	12,26-12,96	12,52	±0,25	12,34-12,54	12,43	±0,08	12,38-13,25	12,88	±0,26
OH	5,46-5,92	5,74	±0,16	5,4-6,04	5,72	±0,14	5,47-5,86	5,72	±0,15	5,55-5,82	5,70	±0,11	5,52-6,05	5,79	±0,15
MW	7,49-8	7,74	±0,18	7,38-8,04	7,67	±0,17	7,68-7,74	7,72	±0,02	7,53-7,71	7,61	±0,07	7,57-8,49	7,85	±0,20
BCW	7-7.,79	7,37	±0,22	7,04-7,65	7,30	±0,16	7,02-7,39	7,23	±0,15	7,06-7,51	7,19	±0,22	7,07-7,76	7,45	±0,17
POW	3,87-4,39	4,10	±0,17	3,76-4,22	3,97	±0,11	3,93-4,05	3,98	±0,04	3,88-4,06	3,97	±0,09	3,86-4,35	4,13	±0,13
WR	4,08-4,51	4,27	±0,14	4,02-4,58	4,25	±0,15	4,11-4,39	4,27	±0,10	4,15-4,38	4,26	±0,09	4,1-4,58	4,35	±0,13
LR	3,4-3,73	3,54	±0,09	3,08-3,74	3,40	±0,15	3,4-3,69	3,51	±0,10	3,41-3,58	3,48	±0,07	3,2-3,72	3,56	±0,13
CM3	3,37-5,39	5,12	±0,50	4,92-5,38	5,16	±0,12	5,05-5,3	5,20	±0,10	5,09-5,28	5,18	±0,10	5,09-5,56	5,31	±0,11
P4M3	3,75-4,04	3,90	±0,10	3,62-4,09	3,80	±0,11	3,67-4,06	3,89	±0,14	3,74-3,94	3,84	±0,10	3,79-4,05	3,93	±0,08
C	0,86-1,02	0,92	±0,04	0,79-0,98	0,88	±0,04	0,86-0,98	0,91	±0,04	0,84-0,89	0,86	±0,02	0,83-0,95	0,88	±0,03
PD	0,39-0,69	0,52	±0,09	0,38-0,74	0,56	±0,07	0,4-0,61	0,49	±0,08	0,51-0,61	0,55	±0,05	0,49-0,76	0,57	±0,07
CC	3,85-4,23	4,07	±0,11	3,62-4,29	4,08	±0,13	4-4,19	4,10	±0,07	3,9-4,19	4,02	±0,13	3,92-4,32	4,10	±0,11
M3M3	5,5-5,97	5,75	±0,11	5,31-6	5,74	±0,15	5,58-5,86	5,72	±0,11	5,65-5,77	5,71	±0,06	5,6-5,87	5,71	±0,08
WM3	1,31-1,47	1,38	±0,05	1,26-1,43	1,37	±0,05	1,38-1,49	1,44	±0,04	1,26-1,43	1,36	±0,07	1,29-1,46	1,38	±0,06
LM3	0,64-0,77	0,72	±0,03	0,66-0,77	0,71	±0,03	0,69-0,8	0,74	±0,04	0,68-0,69	0,68	±0,00	0,68-0,81	0,73	±0,03
WM2	1,36-1,51	1,43	±0,05	1,32-1,52	1,42	±0,05	1,39-1,55	1,48	±0,06	1,37-1,46	1,43	±0,04	1,33-1,51	1,41	±0,05
LMD	9,84-10,71	10,24	±0,20	9,46-10,64	10,12	±0,24	10,07-10,57	10,25	±0,23	9,82-10,15	10,01	±0,15	10,01-10,82	10,47	±0,24
LMDa	10,05-11,1	10,62	±0,24	9,15-11,05	10,47	±0,33	10,44-10,99	10,65	±0,22	10,11-10,54	10,36	±0,20	10,29-11,27	10,87	±0,27
HMD	3,33-3,76	3,52	±0,13	3,27-3,72	3,49	±0,13	3,42-3,77	3,59	±0,12	3,38-3,54	3,48	±0,07	3,26-3,73	3,54	±0,12
MCM3	5,43-5,89	5,64	±0,12	5,25-5,74	5,53	±0,12	5,44-5,7	5,54	±0,10	5,53-5,63	5,59	±0,04	5,48-5,88	5,70	±0,13
MPM3	3,93-4,34	4,10	±0,12	3,78-4,24	4,00	±0,11	3,93-4,17	4,06	±0,09	3,95-4,11	4,05	±0,07	3,79-4,31	4,13	±0,12

Приложение 20. Дополнительные данные по морфометрическим анализам *M. longicaudatus*

Таблица 45**.** Результаты анализа главных компонентов (PCA) для 83 экземпляров *M. longicaudatus* на основании 22 измерений черепа и зубов.

Измерения	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 4
CBL	**-0,8740**	0,2323	0,0954	-0,1724
CCL	**-0,8905**	0,2401	-0,0234	-0,1386
OH	-0,5349	-0,0235	-0,3131	0,0175
MW	-0,5695	0,2363	-0,2419	0,4952
BCW	-0,6159	0,1393	-0,3874	0,4158
POW	-0,6316	0,2540	-0,4913	0,2238
WR	-0,6431	-0,0511	-0,3541	-0,1362
LR	-0,7150	0,2267	0,2220	-0,0934
CM3	**-0,8855**	0,0385	0,1416	-0,1442
P4M3	**-0,7833**	-0,2982	0,2604	0,1071
C	-0,3673	-0,4140	0,0634	0,2917
PD	-0,1270	0,6459	-0,1912	-0,5299
CC	-0,6060	-0,3581	-0,3863	-0,1477
M3M3	-0,4117	-0,4252	-0,4855	-0,2220
WM3	-0,3871	-0,6374	0,1023	-0,2265
LM3	-0,4901	-0,3200	0,1797	-0,0112
WM2	-0,3238	**-0,7684**	-0,0692	-0,0583
LMD	**-0,9023**	0,2272	0,1300	-0,0068
LMDa	**-0,8266**	0,2621	0,1943	0,0415
HMD	-0,4564	0,0588	0,5030	0,2523
MCM3	**-0,8848**	0,0613	0,1921	-0,1216
MPM3	**-0,7749**	-0,1332	0,2370	0,0010
Eigenvalue	9,5399	2,5384	1,6940	1,1489
% of total variance	43,3632	11,5381	7,6998	5,2225
Cumulative variance	43,3632	54,9013	62,6011	67,8235

Таблица 46**.** Значимость различий между обучающими наборами *M. longicaudatus* (*p*-level, ниже диагонали) и фенетические расстояния между ними (выше диагонали), рассчитанные в ходе пошагового дискриминантного анализа.

Выборки	С. Хонсю	Ц. и З. Хонсю	Хоккайдо	Приморье	Ц.-Ю. Сибирь
С. Хонсю		5,15612	16,93690	12,30136	14,77538
Ц. и З. Хонсю	0,440149		23,23051	13,89140	15,02678
Хоккайдо	0,015475	0,010270		19,59050	29,17134
Приморье	0,000876	0,014184	0,017850		11,40104
Ц.-Ю. Сибирь	0,000007	0,002213	0,000227	0,004904	

Приложение 21. Морфометрические данные *M. sibiricus*

Таблица 47. Измерения черепа и зубов (в мм) (минимум-максимум, среднее значение ± стандартное отклонение) для исследованных выборок *M. sibiricus*. Сокращения обозначений измерений см. в тексте.

	Западная группа (n=33)				**Восточная группа (n=19)**				**Островная группа (n=20)**			
	min	max	mean	±stddiv	min	max	mean	±stddiv	min	max	mean	±stddiv
CBL	12,93	13,78	13,43	0,23	12,81	13,79	13,35	0,28	12,24	13,72	13,09	0,30
CCL	12,05	12,88	12,48	0,22	11,91	12,77	12,43	0,25	11,46	12,82	12,15	0,27
MW	7,02	7,75	7,37	0,14	7,13	7,67	7,32	0,17	6,83	7,45	7,17	0,15
BCW	6,63	7,62	7,09	0,18	6,78	7,25	7,02	0,13	6,39	7,14	6,88	0,17
OH	5,08	5,77	5,24	0,12	4,86	5,30	5,18	0,11	4,86	5,23	5,07	0,11
IOW	3,65	4,11	3,83	0,10	3,63	3,89	3,77	0,07	3,49	3,90	3,74	0,09
RL	3,03	3,55	3,28	0,13	3,11	3,42	3,25	0,09	2,93	3,44	3,20	0,13
RW	3,76	4,25	3,95	0,12	3,59	4,11	3,88	0,13	3,51	4,12	3,80	0,15
C1C1	3,30	3,91	3,55	0,13	3,36	3,66	3,50	0,09	3,27	3,57	3,44	0,08
M3M3	5,12	5,62	5,46	0,13	5,02	5,66	5,41	0,13	5,09	5,49	5,26	0,11
C1M3	4,98	5,37	5,23	0,10	4,93	5,35	5,16	0,11	4,85	5,46	5,10	0,12
PM3	3,54	3,91	3,73	0,08	3,55	3,85	3,69	0,09	3,46	3,90	3,65	0,10
IM3	6,09	6,54	6,38	0,10	6,05	6,51	6,29	0,14	5,79	6,60	6,23	0,17
C	0,66	0,87	0,73	0,05	0,68	0,80	0,75	0,04	0,69	0,78	0,73	0,02
M3L	1,09	1,25	1,18	0,04	1,10	1,24	1,18	0,04	1,08	1,26	1,15	0,04
M3W	1,25	1,54	1,38	0,06	1,26	1,45	1,36	0,05	1,23	1,42	1,33	0,05
MdL	9,81	10,53	10,20	0,16	9,79	10,53	10,14	0,23	9,24	10,60	9,92	0,25
MdH	3,13	3,89	3,37	0,16	3,05	3,55	3,28	0,15	2,89	3,48	3,19	0,16

Приложение 22. Филогенетический анализ последовательностей CR *M. petax*

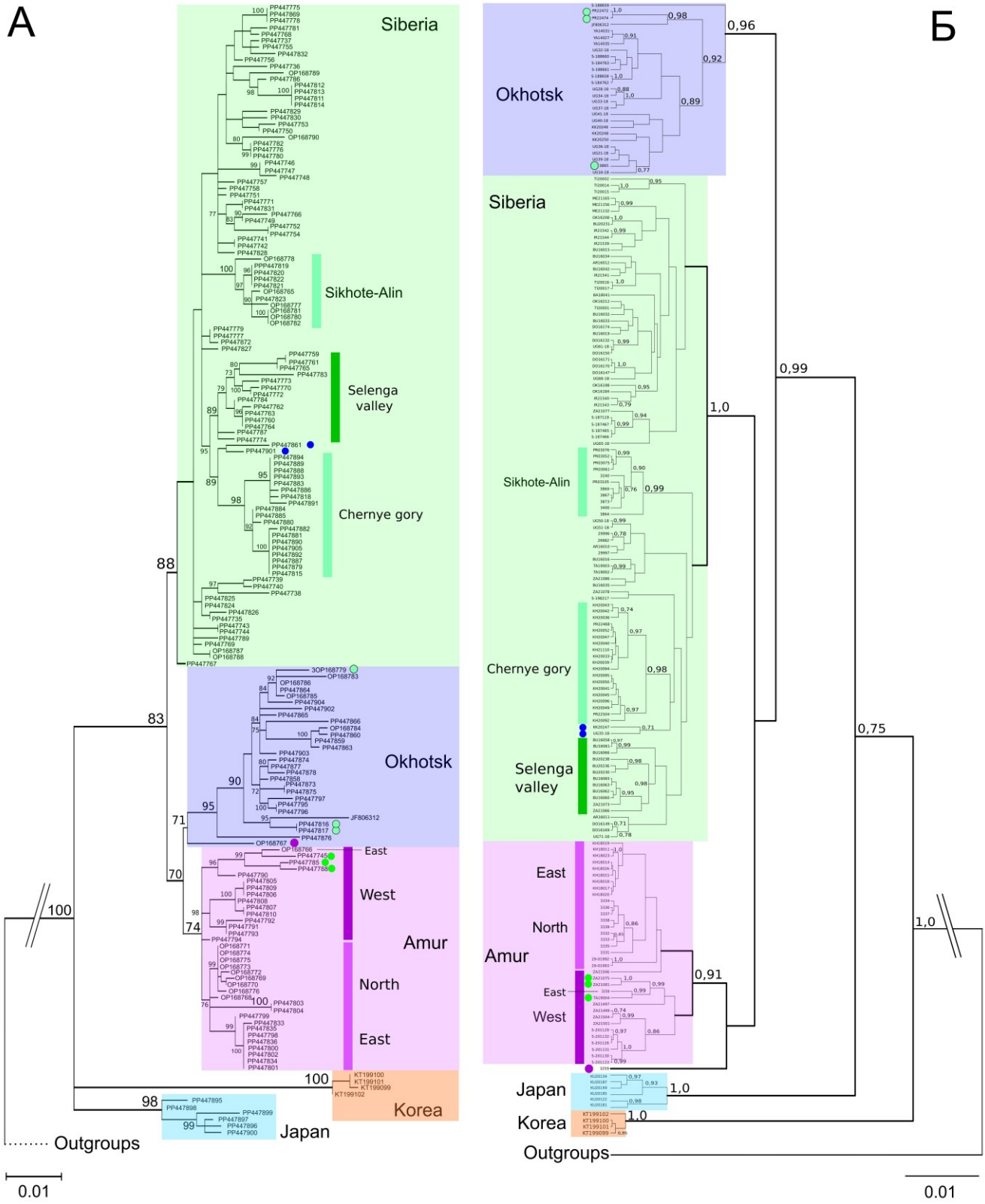


Рисунок 58. Филогенетическое дерево максимального правдоподобия (А) и Байесовское дерево (Б), построенные на основе последовательностей контрольного региона мтДНК *M. petax* (n=176) и внешних групп. Указаны значения bootstrap поддержек и апостериорных вероятностей.