На правах рукописи

ПЕРВУШИНА Евгения Михайловна

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЛЕТНЕГО НАСЕЛЕНИЯ РУКОКРЫЛЫХ (CHIROPTERA, VESPERTILIONIDAE) СРЕДНЕГО УРАЛА

03.00.16 – экология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Екатеринбург
2006

Работа выполнена в Институте экологии растений и животных Уральского отделения Российской Академии наук

Научный руководитель - доктор биологических наук
Кряжимский Федор Викторович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Жигальский Олег Антонович

кандидат биологических наук
Снитько Владимир Петрович

Ведущая организация - Сургутский государственный университет

Защита диссертации состоится «6» июня 2006 г. в 14:30 часов на заседании Диссертационного совета Д 004.005.01 при Институте экологии растений и животных УрО РАН по адресу: 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202, факс (343) 260-82-56

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института экологии растений и животных УрО РАН.

Автореферат разослан «4» мая 2006 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук М. Г. Нифонтова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы: Изучение организации природных экосистем на уровне отдельных биотических компонентов необходимо для понимания принципов их устойчивого функционирования в условиях постоянно меняющейся среды. Это имеет большое значение в связи с актуальными ныне проблемами сохранения биоразнообразия и необходимостью оценки влияния хозяйственной деятельности человека на природные комплексы (Уиттекер, 1980; Пианка, 1981; Джиллер, 1988).

В умеренных широтах таким неотъемлемым компонентом природных экосистем являются насекомоядные рукокрылые. Несмотря на это, особенности их экологии и роль в составе наземных биоценозов слабо изучены. Истребляя в большом количестве сумеречных и ночных насекомых, они являются связующим звеном между водными и наземно-воздушными средами, а также играют важную роль в уничтожении вредителей лесного и сельского хозяйства, переносчиков инфекционных заболеваний, таких как малярия, энцефалит и др. (Ботвинкин, 2002; Николаева, 2002). Сами летучие мыши также могут быть носителями опасных для человека вирусов, в том числе бешенства. (Арбовирусы..., 1989). В настоящее время многие их виды находятся в угнетенном состоянии, в связи с чем они занесены в Красные Книги различного масштаба.

На территории Среднего Урала рукокрылые являются слабо изученной группой млекопитающих и лишь в последние десятилетия им стали уделять внимание. За это время были накоплены данные о их видовом составе и особенностях зимней экологии в пещерах (Стрелков, 1958; Большаков, 1966, 1967; Чащин, 1965, 1971; Орлов, 2000; Bolshakov, 2000 и др.). Однако до сих пор практически отсутствуют сведения о населении летучих мышей в теплый период года, когда они активны и населяют вне пещер различные естественные и антропогенные, в том числе урбанизированные места обитания. По этой причине до сих пор не выявлено состояние в регионе перелетных видов, а также не изучены многие важнейшие вопросы летней экологии рукокрылых (состав и динамика населения, особенности пространственно-биотопического размещения, половозрастная структура и др.), в том числе характер влияния на них урбанизации.

Несомненно, изучение этих вопросов предполагает проведение комплексного экологического исследования, включающего

рассмотрение поведенческих механизмов, обеспечивающих внутрипопуляционные взаимодействия отдельных особей (Наумов, 1967; Шварц, 1967; Шилов, 1967; Панов, 1983 и др). Сведений такого рода в отношении рукокрылых крайне мало. Но при этом они являются важным элементом для понимания принципов формирования сообществ рукокрылых и закономерностей функционирования их как компонента биоценозов.

Цель и задачи исследований: Цель работы изучить экологическую специфику рукокрылых в активный период их жизни вне пещер, в том числе этологические аспекты, на примере их локального населения на модельной территории с разнообразными местообитаниями, типичными для лесной зоны Среднего Урала. Для ее достижения требовалось выполнить следующие задачи:

1) Изучить видовое разнообразие, пространственно-биотопическую структуру конкретного сообщества рукокрылых и структурные параметры населения разных видов в его составе;

2) Выявить сезонную динамику этих характеристик в связи со сменой фаз генеративного цикла в активный период;

3) Оценить роль урбанизации в экологической специфике рукокрылых (на примере г. Екатеринбурга);

4) Провести в условиях вольеры изучение этологических аспектов экологии рукокрылых (поведенческие взаимодействия особей) на примере водяной ночницы.

Научная новизна. Впервые на Среднем Урале вне пещер проведено исследование летнего населения рукокрылых (Chiroptera, Vespertilionidae), получены сведения о сезонной динамике его структуры, а также собраны новые данные о численности и особенностях биологии видов в уральской части их ареалов, что для перелетных видов - двуцветного кожана и лесного нетопыря было сделано впервые. Кроме того, описана фауна рукокрылых крупного промышленного города Екатеринбурга, и выявлены закономерности размещения этих животных в условиях городской застройки.

В ходе экспериментальных исследований в вольере получены уникальные сведения о поведенческих взаимодействиях рукокрылых, на основании которых впервые были описаны различные элементы социального поведения водяных ночниц, а так же разработана типология поведенческих контактов особей этого вида.

Теоретическое и практическое значение. Материалы работы, существенно дополняя уже ранее имеющиеся сведения об особенностях экологии рукокрылых, свидетельствуют о

значительном вкладе данной группы в разнообразие природных сообществ Среднего Урала.

Полученные в ходе исследований сведения о населении рукокрылых в естественных и урбанизированных ландшафтах в дальнейшем могут быть использованы при оценке влияния на этих животных антропогенной трансформации природных комплексов, что особенно ценно в отношении охраняемых видов, а также могут быть применены при разработке методов их количественного учета. Рекомендуемый автором подход - комплексное использование маршрутных учетов и отловов летучих мышей в местах их наибольшего скопления позволит проводить мониторинговые исследования рукокрылых наиболее эффективно.

В целом материалы диссертации могут послужить основой для дальнейших фаунистических и экологических исследований, а также могут быть использованы при составлении списков охраняемых видов и разработке эффективной программы сохранения разнообразия рукокрылых на Урале.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. В условиях мозаичных ландшафтов лесной зоны на Среднем Урале в теплое время года вне пещер встречается 8 видов рукокрылых из 10, ранее отмеченных для Среднего Урала. Основу населения наряду с оседлыми бореальными видами составляют перелетные, обитающие здесь только в незимовочный период формы.

2. Специфика размещения рукокрылых в этот период обусловлено структурой летних местообитаний, то есть определенным сочетанием таких факторов, как участки разнообразной древесной растительности, водоемы и подходящие убежища.

3. Летнее население рукокрылых промышленного города (г. Екатеринбурга) представляет собой обедненный вариант по сравнению с их населением на территории с разнообразными естественными и антропогенными местами обитания.

4. В условиях вольеры в поведенческих взаимодействиях водяных ночниц преобладают центростремительные (направленные на сближение особей) тенденции над центробежными (агрессия), что свидетельствует о важном значении первых из них при формировании преимущественно колониальной пространственной структуры населения вида.

Апробация работы: Результаты исследований были представлены на конференциях молодых ученых (Екатеринбург,

2003, 2004, 2005), на молодежном научном семинаре «Природные и городские экосистемы: проблемы изучения биоразнообразия» (Екатеринбург, 2003) и Всероссийской Сибирской зоологической конференции с участием зарубежных ученых (Новосибирск, 2004), на 13 Международной конференции по изучению рукокрылых (Миколайки, Польша, 2004), на IV Международных чтениях памяти профессора В.В. Станчинского (Смоленск, 2004), на Международной конференции «Александр фон Гумбольдт и проблемы устойчивого развития Урало-Сибирского региона» (Тюмень, 2004), на Всероссийской конференции «Экология промышленного региона и экологическое образование» (Нижний Тагил, 2004), на VIII Всероссийском популяционном семинаре «Популяции в пространстве и времени» (Нижний Новгород, 2005), на научной конференции «Поведение и поведенческая экология млекопитающих» (Черноголовка, 2005).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 13 работ

Структура и объем диссертации: Основной текст диссертации изложен на 147 страницах и состоит из введения, шести глав, выводов. Работа содержит 13 таблиц, 28 рисунков. Имеется приложение. Список литературы включает 185 источников, в том числе 43 на иностранных языках.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Обзор населения рукокрылых Среднего Урала и сопредельных территорий

В главе приводится основанная на анализе литературы характеристика населения рукокрылых Среднего Урала. В его состав входят 10 видов: оседлые – прудовая ночница (*Myotis dasycneme* Boie, 1825), водяная ночница (*M. daubentonii* Kuhl, 1817), усатая ночница (*M. mystacinus* Kuhl, 1817), ночница Брандта (*M. brandtii* Eversmann, 1845), ночница Наттерера (*M. nattereri* Kuhl, 1817), северный кожанок (*Eptesicus nilssonii* Keyserling et Blasius, 1839), бурый ушан (*Plecotus auritus,* Linnaeus, 1758*)*; перелетные - двуцветный кожан (*Vespertilio murinus* Linnaeus, 1758), лесной нетопырь (*Pipistrellus nathusii* Keyserling et Blasius, 1839), рыжая вечерница (*Nyctalus noctula* Schreber, 1774) - (Орлов, 2000).

1.1. Население рукокрылых в пещерах

В разделе рассматривается специфика населения рукокрылых с учетом приуроченности животных к местам летнего и зимнего обитания *в пещерах*. Показано, что до настоящего времени в регионе подробно было изучено только состояние оседлых видов на зимовках в пещерах.

1.2. Летнее население рукокрылых вне пещер

Представлены ранее имевшиеся крайне немногочисленные сведения о населении рукокрылых в теплое время года *вне пещер*.

1.3. Экологическая характеристика видов

Приводится описание особенностей экологии видов рукокрылых в соответствии с предложенной С. В. Крускопом (1998) эколого-морфологической типизацией представителей семейства Vespertilionidae.

Глава 2. Материалы и методы исследований

Исследования в естественных ландшафтах вне пещер проводили на модельной территории в окрестностях биологической станции Уральского государственного университета им. А. М. Горького (Сысертский район Свердловской области). На этой территории, общая площадь которой составила 16 км², изучали рукокрылых стационарно в весенне-летне-осенний период 2001-2005 гг. Для уточнения характера размещения животных в ее пределах были проведены 4 маршрутные линии, пересекающие различные биотопы. Маршрутные линии обследовали поочередно 4 раза за два полевых сезона (2004, 2005 гг.). На маршрутах фиксировали место встречи летучих мышей и их относительную численность, применяя бальную оценку (одновременно летают: одиночные 1 особь, немногочисленные 2-3 особи, многочисленные 4-5 и более особей). Кроме того, в 6 местах, где были отмечены скопления животных (одновременно летает более 5 особей), проводили регулярные отловы и наблюдения с интервалом в 7-10 дней на протяжении всего периода исследований. Обследование маршрутов и отловы на постоянных участках осуществляли в первые два часа сумеречно-ночной активности животных при благоприятных погодных условиях. За весь период работ было пройдено более 60 км маршрутов, затрачено более 400 часов на отловы. Кроме того, попутно отлавливали зверьков в предрассветные часы, в дневное

время осматривали дупла деревьев и постройки человека на наличие потенциальных убежищ летучих мышей. По результатам маршрутных учетов, была рассчитана плотность мест встреч летучих мышей в разных типах биотопов по следующей формуле (Коли, 1979), причем ширина маршрута принималась за 60 м, в соответствии с радиусом действия ультразвукового детектора 30 м:

$$D = \frac{\textit{Число мест встреч}}{\textit{(длина маршрута X ширину маршрута), м}}$$

Для оценки погодных условий в районе стационара фиксировали ежегодно в теплый период показания влажности и температуры с помощью метеорологических термографа (М-16 Ан) и гигрографа (М-21 Ан).

Исследования в урбанизированных ландшафтах проводили летом 2001, 2002 гг. на территории города Екатеринбурга. Данные о размещении животных были собраны по сообщениям жителей, большую часть которых получили после организации в Музее природы Свердловской области ознакомительной акции "Летучие мыши города" в 2001 г. В настоящее время зарегистрировано 94 места встреч летучих мышей. Из них в 9 были сделаны находки животных. За все время исследований в городе было учтено более 100 особей, из которых отловлено 13 двуцветных кожанов. Кроме того, были изучены коллекционные материалы музея кафедры зоологии УрГУ и Свердловского областного краеведческого музея.

Отлов животных на стационаре и в городе производили на их охотничьих участках с помощью мобильной ловушки (Борисенко, 1999), и в убежищах - орнитологическими сетями. Для обнаружения летучих мышей в полете использовали ультразвуковой детектор MAGENTA ELECTRONICS MK II (Англия). У пойманных животных определяли вид, пол, репродуктивное состояние, вес, возраст по наличию хрящевых прослоек в местах сочленения метакарпальных костей и фаланг передних конечностей (Громов и др., 1963), а также производили серию стандартных промеров (Ильин и др., 1999). Индивидуальное мечение летучих мышей осуществляли согласно принятой методике (Лавров, 1955; Панютин, 1980) с помощью орнитологических алюминиевых колец серии XD, XT, XK и специальной серии для рукокрылых VA.

Экспериментальное изучение поведенческих взаимодействий летучих мышей осуществляли в летний период 2004-2005 гг. в уличной вольере размером 3,4x3,4x2,6м, расположенной в естественных условиях на территории

биологической станции УрГУ. В основу экспериментов была положена методика группового ссаживания мелких млекопитающих (Смирин, 1974; Осипова, Сербенюк, 1992) с некоторыми изменениями для рукокрылых (Первушина, 2005). Объектом исследований был выбран многочисленный и обычный в районе стационара оседлый вид водяная ночница (*Myotis daubentonii*, Kuhl, 1817), который в отловах представлен всеми половозрастными группами (взрослые самки и самцы, молодые особи первого года жизни). Перед ссаживанием в вольере животных содержали по одному в клетках размером 50 х 60 (90) см в течение времени, требующегося зверьку для адаптации к условиям неволи (2-6 дней). Животных приучали самостоятельно брать корм из пластиковых тарелок и пить воду из чашек Петри. Кормом являлись обездвиженные насекомые, отловленные предварительно в светоловушку без морителя. Под адаптацией в этом случае подразумевалось привыкание ночниц самостоятельно питаться из кормушек, для размещения которых в вольере был сделан «кормовой столик», расположенный на уровне 1 м от земли. Там же были размещены в соответствии с числом животных убежища – деревянные скворечники высотой 70 см с различным внутренним строением, съемной крышкой и летком в нижней части.

Группы для ссаживания формировались из разных по полу и возрасту водяных ночниц (табл.1). Наблюдения и съемку на видеокамеру проводили на 1, 3, 5, 7, 9, 11, 13, 15, 21, 23, 25 сутки, в сумеречно-ночные часы активности летучих мышей. Вольера

Таблица.1.

Состав экспериментальных групп водяных ночниц

№ группы	Число особей	Состав групп			
		♀♀, ad	♂♂, ad	♀♀, juv	♂♂, juv
I	4	1	-	-	3
II	5	2	3	-	-
III	6	2	2	1	1
Всего	15	5	5	1	4

освещалась лампами красного света. Время наблюдений за сутки составило от 4 до 8 часов. Наблюдатель с видеокамерой находился непосредственно в вольере и оставался практически неподвижным. При этом животные реагировали на него также как на другие неподвижные предметы обстановки в вольере.

Для характеристики общей поведенческой активности летучих мышей использовали показатель «число взаимодействий», под которым подразумевали элементарный социальный контакт, совершенный особями, находившимися непосредственно рядом друг с другом (Громов, 1998; Олейниченко, 2002), на расстоянии не более 1-2 длин расправленного крыла. Отмечались контакты, происходящие как на поверхности сетки, так и в полете. В последнем случае невозможно было выделить их направленность, поэтому элемент приписывался обоим участникам. Основное внимание при анализе уделяли социальным контактам (Панов, 1983). Взаимодействия в кормушках и половое поведение не анализировали.

За все время исследований было учтено более 600 особей 8 видов рукокрылых. Из них отловлено 428 и окольцовано 272 индивида. В ходе экспериментальных работ в вольере проведено 123, 5 часов наблюдений, учтено 2682 контактов с учетом половых взаимодействий и контактов в кормушках.

Математическая обработка полученных данных производилась с использованием пакета программ Statistica for Windows 5.0. Для оценки значимости полученных различий был использован стандартный метод статистики: критерий Хи-квадрат Пирсона, (Ивантер, 1977; Лакин, 1990; Вуколов, 2004). Для сравнения различных вариантов летнего населения рукокрылых применяли коэффициент видового сходства Чекановского-Съеренсена J_{CS} (Песенко, 1982), а также для вычисления параметров биологического разнообразия и построения дендрограмм использовали компьютерную программу BIODIV (Баев, Пенев,1990).

Глава 3. Характеристика районов исследования

Приводится краткое описание географических границ, особенностей ландшафта и растительности Среднего Урала, который охватывает Пермскую и Свердловскую области.

3.1. Характеристика условий в районе стационара

Рассматриваются природно-географические особенности окрестностей биологической станции УрГУ, приводится описание основных типов биотопов. Высокое разнообразие естественных и антропогенных ландшафтов на этой территории предполагает, как известно (Крускоп, Борисенко, 2000), высокое видовое разнообразие обитающих здесь рукокрылых.

3.2. Характеристика условий на территории г. Екатеринбурга

Описываются природно-географические особенности города, в том числе характер его застройки, в виду неоднородности которой для основной застроенной части города были выделены две зоны. I зона – центральная часть города с исторически сложившейся плотностью застройки и отсутствием крупных промышленных территорий (Генеральный..., 2005). II зона – основная застроенная часть города за пределами центра без учета лесопарков и крупных водоемов.

Глава 4. Летнее население рукокрылых на модельной территории Среднего Урала

4.1. Структура населения и его основные характеристики

Нами рассматривался один из вариантов типичного населения рукокрылых лесной зоны Среднего Урала, обитающих *в теплый период года вне пещер.* Исследования показали, что в его составе присутствует 8 видов (табл. 2) из 10, ранее зарегистрированных на

Таблица 2.

Результаты отловов рукокрылых в районе стационара за период 2002-2005 гг. (*-занесены в Красную Книгу Среднего Урала (1996))

	Виды рукокрылых	Отловлено		Число мест отловов	♂♂,ad		♀♀, ad		juv	
		N	%		N	%	N	%	N	%
Перелетные	Двуцветный кожан (*Vespertilio murinus*)	101	23,6	10	1	0,9	65	64,4	35	34,7
	Лесной нетопырь (*Pipistrellus nathusii*)	58	13,6	7	1	1,8	19	33,9	36	64,3
Оседлые	Водяная ночница* (*Myotis daubentonii*)	113	26,4	7	42	40	32	30,5	31	29,5
	Северный кожанок* (*Eptesicus nilssonii*)	71	16,6	9	15	20,8	39	54,2	18	25
	Ночница Брандта (*Myotis brandtii*)	45	10,5	9	11	25,6	25	58,1	7	16,3
	Прудовая ночница* (*Myotis dasycneme*)	33	7,7	5	22	64,7	10	29,4	2	5,9
	Усатая ночница (*Myotis mystacinus*)	3	0,7	3	-	-	3	100	-	-
	Бурый ушан* (*Plecotus auritus*)	4	0,9	3	4	100	-		-	-

территории региона. В большинстве своем они представлены типичными лесными бореальными видами (все оседлые). По данным отловов (табл. 2) многочисленными и обычными здесь являются водяная ночница, северный кожанок, двуцветный кожан и лесной нетопырь, причем последние два перелетных вида ранее считались редкими и были мало изучены на территории Свердловской области (Большаков и др., 2000).

Изучаемое население представляет собой вариант восточно-европейской хироптерофауны и имеет типичный облик сообществ рукокрылых южной тайги. Сходный видовой состав сохраняется на большей части Среднего Урала, причем другие структурные характеристики населения в пределах региона, вероятно, изменчивы. Согласно литературным данным, увеличение числа видов за счет рыжей вечерницы и ночницы Наттерера, по–видимому, может иметь место на границе южной тайги и хвойно- широколиственных лесов в районе Западных предгорий Среднего Урала. Что касается находки в районе биостанции УрГУ лесного нетопыря, то на сегодняшний день она является единственным доказательством его распространения на Восточном склоне Среднего Урала и позволяет расширить северо-восточные границы ареала вида (Первушина, 2005).

В составе изучаемого населения присутствуют 5 эколого-морфологических типов (Leuconoe, Sylisius, Pipistrellus, Eptesicus, Plecotus) из 8, выделенных для сообществ рукокрылых умеренного климатического пояса Евразии (Крускоп, 1998). При этом исчезают столь распространенные в умеренных широтах Nyctalus- и Myotis (подрод Isotus)-типы. Наибольшее сходство (J_{CS}=1) видовой состав изучаемого населения имеет с таковым Ильменского заповедника на севере Южного Урала (Снитько, 2004). Отличия наблюдаются лишь в численном соотношении видов, а именно в уменьшении в незимовочный период на юге Среднего Урала вне пещер относительного обилия прудовой ночницы. Наименьшее сходство отмечается с вариантами летнего населения рукокрылых центра Европейской России (J_{CS}=0,56-0,82) и юга Сибири (J_{CS}=0,6-0,75).

4.2. Характер пространственно-биотопического размещения рукокрылых

В целом места встреч летучих мышей распределены на изучаемой территории не равномерно, что обусловлено структурой их летних местообитаний, а именно наличием эффективного охотничьего пространства и подходящих убежищ. При рассмотрении

особенностей размещения летучих мышей основное внимание уделялось специфике использования охотничьих участков. Они приурочены главным образом к наиболее богатым кормовой базой интразональным (пойменным, околоводным) биотопам. Как показали маршрутные учеты, наибольшая плотность мест встреч (119,1 точек на 1 км²) отмечалась вблизи водоемов, а именно в той их части, которая граничит с древесной растительностью поймы или расположенного в нижней части берегового склона сосново-березового леса. Именно, в этих местообитаниях наблюдались

Таблица 3.

Приуроченность рукокрылых к различным типам биотопов и кормовым стациям в районе стационара по данным отловов

Виды рукокрылых	Лесные биотопы междуречья		Пограничные участки водоемов и древесной растительности поймы или леса берегового склона		Открытые пространства ЛЭП, пойменных лугов		Селитебные территории		Итого
	ОЛ	ЛД, ЛП	ЛД	ВДР	ЛЭП	ПЛ	УБ	ОУ	
V. murinus	*	-	*	*	*	-	***	*	5
P. nathusii	-	-	**	***	-	*	-	-	3
M. daubentonii	*	-	**	***	-	-	*	-	4
E. nilssonii	*	*	*	***	-	-	**	*	6
M. brandtii	*	*	**	***	-	-	*	-	5
M. dasycneme	-	-	**	**	-	-	**	-	3
Pl. auritus	*	-	-	-	-	-	*	*	3
M. mystacinus	-	-	*	*	-	-	*	-	3
Итого	5	2	7	7			7	3	

Условные обозначения: ОЛ - опушки леса, ЛД – лесные дороги, ЛП – лесные поляны, ВДР – водная поверхность, граничащая с участками древесной растительности (пойма, участки сосново-березового притеррасного леса), ЛЭП – крупные просеки ЛЭП, ПЛ – пойменный луг, УБ – убежища в постройках человека, ОУ – охотничьи участки в пределах селитебной территории; Бальная оценка численности видов: * - одиночные, ** - немногочисленные (3-5 особей), *** - многочисленные (более 5 особей). В графе «Итого» указывается число мест встреч.

высокое видовое разнообразие и плотность встреч летучих мышей, а также располагалось большинство выводковых колоний. В лесных биотопах междуречья, наоборот, охотящиеся животные

немногочисленны (72, 1 точек на 1 км²), чаще всего здесь отмечались одиночные летучие мыши и плотность их встреч (63,0 на 1 км²) превышала эту величину в других типах биотопов. Менее предпочтительны для летучих мышей (37,3 точек на 1 км²) открытые, не защищенные от ветра пространства (крупные просеки, поля, луга).

Исследования показали, что в качестве кормовых стаций летучие мыши предпочитают использовать открытое пространство, защищенное от ветра древесной растительностью (опушки леса, лесные дороги, просеки, поляны, водоемы, пространство между постройками и т.д.) – (табл. 3). В летнее время на одном постоянном участке одновременно отлавливали животных нескольких видов. Наиболее пластичными видами при выборе кормовых стаций являлись северный кожанок, ночница Брандта и двуцветный кожан (табл. 3). Находки ночниц водяной и прудовой, лесного нетопыря также были отмечены во многих биотопах, но явно прослеживается тяготение этих видов к водоемам, о чем сообщают и другие исследователи (Стрелков, Ильин, 1990; Arnold, 1998; Bartoniča, 2003).

Убежища животных в большинстве случаев, были отмечены в лесном массиве берегового склона и междуречья, а также на селитебных территориях в постройках человека.

4.3. Структурные параметры населения разных видов

4.3.1. Половозрастная структура

В районе стационара в незимовочный период все виды рукокрылых за исключением усатой ночницы и ушана представлены всеми половозрастными группами, а именно, взрослыми самцами и самками, молодыми животными первого года жизни (табл. 2).

Выводковые колонии были отмечены для большинства из них. Исключительно одиночными размножающимися самками представлена усатая ночница. Не формируют выводковых колоний прудовая ночница, у которой на протяжении теплого периода года здесь встречаются преимущественно одиночные взрослые самцы, а также лесной нетопырь. Появление здесь в июле завершивших лактацию самок и летных детенышей последнего вида свидетельствует о том, что он может выводить потомство на смежных территориях. Взрослые самцы обоих перелетных видов в отловах единичны. Это подтверждает предположение, согласно которому большая часть самцов этих видов весной не участвует в сезонных миграциях в северную часть ареала и проводит лето вне области выведения потомства (Стрелков, 1999).

4.3.2. Пространственная структура и особенности биологии фоновых видов

Рассматриваются указанные особенности наиболее многочисленных и обычных в районе стационара рукокрылых: двуцветного кожана и водяной ночницы. Для обоих видов на данной территории наблюдался, преимущественно, колониальный тип поселений, который определяется в случае двуцветного кожана формированием выводковых колоний преимущественно взрослыми самками. В отличие от него у водяной ночницы отдельно от выводковых колоний самок неоднократно были отмечены одиночные взрослые самцы и их группировки, иногда вместе с яловыми самками (Первушин, Первушина, 2005); и те и другие могут встречаться в выводковых колониях. Охотничьи участки особей разного пола и возраста перекрываются.

В ходе кольцевания было установлено, что индивидуальный состав выводковых колоний обоих видов непостоянный. Только небольшая часть (16,7%) животных заселяла постоянные убежища повторно (Первушина, 2005).

4.4. Динамика структуры населения в теплое время года

В общем основные структурные характеристики изучаемого летнего населения (видовой состав, относительное обилие видов) остаются практически постоянными год от года. Однако в течение весенне-летне-осеннего периода каждый год наблюдались некоторые изменения в соотношении видов, половозрастном составе и репродуктивном состоянии животных (рис. 1), характер которых повторялся ежегодно и связан со сменой фаз генеративного цикла (Первушина, 2004). В соответствии с этими изменениями нами были условно выделены следующие фазы активного периода: *весенние миграции в места летнего обитания, роды и лактация, вылет детенышей и начало миграций, осенние миграции из летних мест обитания,* и установлены приблизительные сроки той или иной фазы (рис. 1). В зависимости от года отмечались незначительные смещения в сроках, но в целом общий характер смены фаз сохранялся на протяжении нескольких лет исследований.

Наибольшее видовое разнообразие и максимальная численность животных были отмечены в период вылета молодых и начала

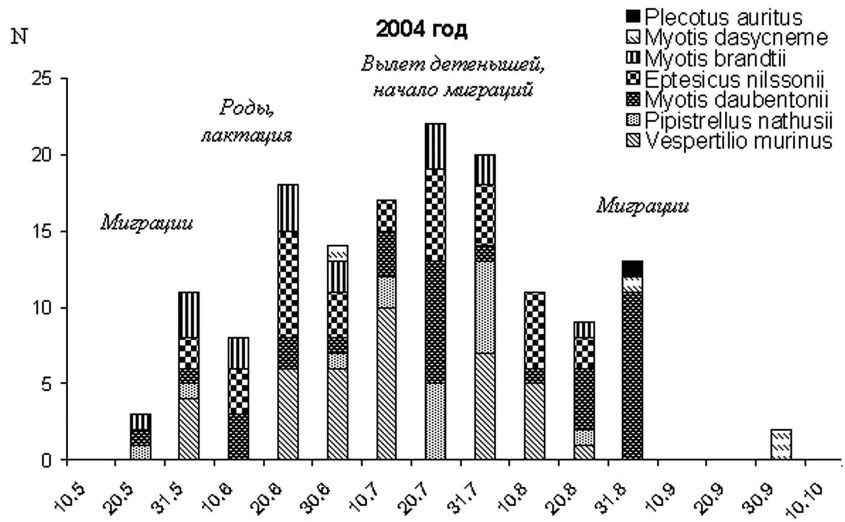

Рис. 1. Сезонная динамика видовой структуры летнего населения рукокрылых в районе биостанции УрГУ за 2004 гг.

миграций. Постоянно в течение теплого времени года на данной территории встречались все виды рукокрылых, за исключением лесного нетопыря, который ежегодно отмечался здесь непродолжительное время только в период весенних миграций готовых к размножению самок и миграций обратно из летних мест обитания уже самок с детенышами.

Глава 5. Экологическая специфика рукокрылых урбанизированных территорий (на примере г. Екатеринбурга)

5.1. Летнее население рукокрылых г. Екатеринбурга

На сегодняшний день в пределах основной застроенной части города зарегистрированы находки прудовой ночницы, северного кожанка, двуцветного кожана. Исследования показали, что в теплый период года на территории города обычным и многочисленным видом является двуцветный кожан, который формирует здесь выводковые колонии (Первушина, 2003, 2004). По сравнению с населением рукокрылых в мозаичных условиях обитания стационара видовое и эколого-морфологическое разнообразие рукокрылых города значительно ниже. Сходная картина сокращения числа видов

городских сообществ по сравнению с населением рукокрылых в естественных условиях отмечается для многих городов.

5.2. Общая характеристика населения рукокрылых городов

В ходе анализа литературных данных о хироптерофауне городов России, Украины, Западной Европы (Стрелков, Ильин, 1990; Кузьмин и др., 2000; Кожурина, 2000; Стрелков, 2001; Горетовкая и др., 2002; Загороднюк, 2003; Redel, 1996 и другие) было показано, что видовой состав рукокрылых каждого города имеет свои особенности и соответствует его географическому положению (рис. 2).

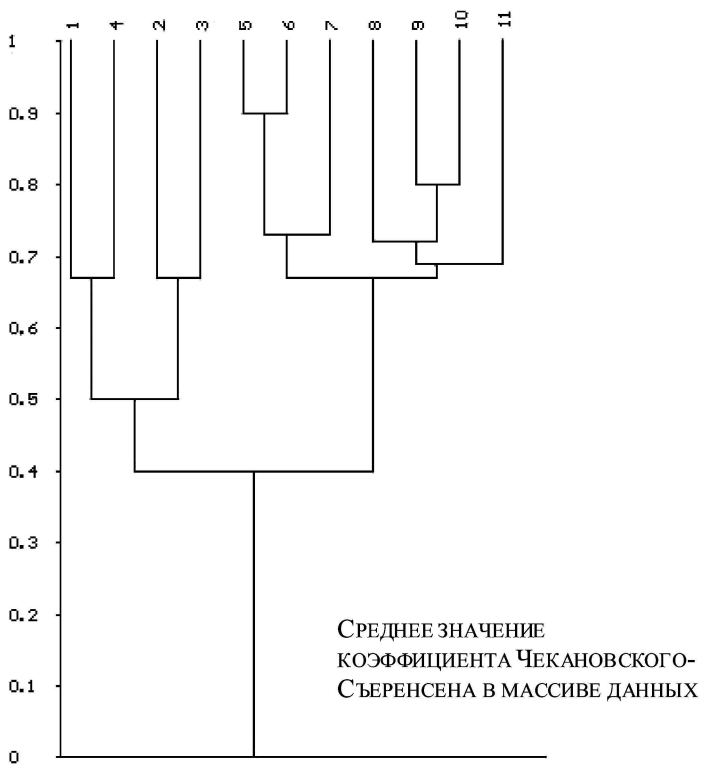

Рис. 2. Дендрограмма сходства различных вариантов населения рукокрылых городов (на уровне видового состава): 1 - Екатеринбург, 2 - Иркутск, 3 - Омск, 4 - Барнаул, 5 - Москва, 6 - города Поволжья, 7 - Киев, 8 – Лондон, 9 – Берлин, 10 – Прага, 11 – Мюнхен.

Общий список рукокрылых городов указанных территорий составил 25 видов, принадлежащих к 8 родам семейств Vespertilionidae и Rhinolophidae. По своей экологической специфике обитающие в городах указанных территорий рукокрылые весьма разнообразны. Городские территории успешно осваивают охотники различной высоты, среди которых встречаются как типичные лесные мезофильные формы, так и обитатели более сухих ландшафтов.

Наибольшее сходство видовой состав рукокрылых Екатеринбурга имеет с таковым в городах западно-азиатской части России (J_{CS}=0,4-0,67), для которых типичными являются кожаноподобные воздушные охотники Eptesicus-типа: северный кожанок и двуцветный кожан. Из них последний по числу находок в городах средней полосы России занимает первое место. Однако в городах Западной Европы он отмечается реже, чем типичный дендрофильный вид рыжая вечерница, наряду с которой довольно часто встречаются нетопырь-карлик, бурый ушан и водяная ночница (Redel, 1996).

5.3. Особенности летнего размещения рукокрылых города

На примере г. Екатеринбурга были рассмотрены особенности размещения рукокрылых города по отношению к трем факторам: значительные участки древесной растительности, водоемы, городские здания как подходящие убежища (рис. 3). Известно, что их наличие является важным условием при расселении рукокрылых в городах (Крускоп, Борисенко, 2000). Нами учитывалось расстояние от мест встреч рукокрылых до ближайших водоемов, парков, бульваров, лесопарков и т. п., и расстояние до различных городских зданий.

Летучие мыши присутствуют практически во всех районах города. Все известные места их встреч приурочены к его застроенной части, их наибольшая плотность отмечена в I зоне, соответствующей центру города (2,3 встреч на км^2). Специфика размещения рукокрылых существенно отличается от таковой в районе стационара.

Четкой зависимости их размещения от наличия водоемов и указанных участков древесной растительности не выявлено (рис. 3). Наибольшее число мест встреч располагалось на удалении 200-500 м от городских парков, бульваров и т. п., причем различия между зонами не значимы. Большинство мест встреч (62,8%) также было расположено на значительном удалении и от водоемов, что наиболее четко проявляется во II зоне (рис. 3). По-видимому, рукокрылые в условиях города способны эффективно охотиться на большой высоте

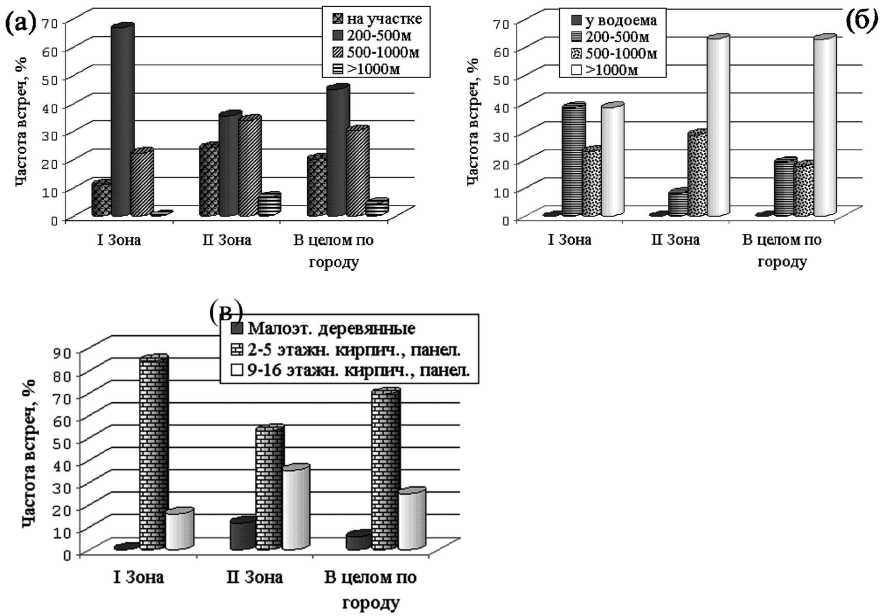

Рис. 3. Размещение рукокрылых на территории г. Екатеринбурга в зависимости от: (а) - наличия участков древесной растительности (N мест встреч = 89), (б) – наличия водоемов (N мест встреч = 78), (в) – характера застройки (высота зданий) - (N мест встреч = 36)

(2-6 м и выше, до уровня 13 этажа) вблизи небольших участков древесной растительности (во дворах домов), что мы неоднократно наблюдали. Кроме того, в качестве убежищ летучие мыши успешно могут использовать полости в высотных зданиях из кирпича и бетонных блоков, которые преобладают в современной городской застройке. В общем по городу и отдельно для каждой зоны большинство мест встреч было отмечено именно вблизи кирпичных и панельных домов 2-16 этажей (рис. 3), причем значимо высока частота встреч около 2-5-этажных домов более старой застройки, изобилующих трещинами (χ^2>7,71; p<0,05).

Согласно собственным (Первушина, 2003, 2004) и литературным данным (Стрелков, Ильин, 1990; Кузьмин и др., 2000; Ильин и др., 2003 и другие) такие особенности размещения характерны для двуцветного кожана, который проявляет склонность селиться рядом с человеком и является условным синантропом.

Глава 6. Поведенческие взаимодействия рукокрылых в условиях вольеры (на примере водяной ночницы)

6.1. Типология поведенческих контактов

В ходе наблюдений нами были выявлены разнообразные элементы социального поведения водяных ночниц (табл. 4).

Таблица 4.

Относительная частота проявления элементов социального поведения во взаимоотношениях водяных ночниц в вольере (%)

Элементы поведения	M ± m	Max	n контактов
Агрессия:	1,3		
нападение с укусами	0,4±0,23	3,3	6
угроза	0,5±0,38	4,9	11
резкий бросок в сторону партнера	0,4±0,04	0,6	1
Отказ от контактов:	15,9		
затаивание	0,6±0,26	3,4	10
избегание-отползание	5,1±0,91	11,6	109
быстрое бегство	0,2±0,16	2,3	2
улетает	10,0±2,03	30,0	190
Интеграционные контакты:	58,5		
следование	5,0±1,18	14,0	75
подставление под обнюхивание	0,7±0,29	3,3	14
находятся рядом*	10,2±1,32	17,2	232
находятся на расстоянии 10-20см*	20,4±3,90	42,2	531
присаживание перед партнером	4,4±1,72	20,0	44
присаживание на партнера	0,8±0,23	2,3	23
присаживание рядом	6,4±1,61	18,8	145
подползание навстречу друг другу	3,1±0,78	9,7	60
подползание одного к другому	2,9±0,56	7,0	68
переползание через партнера	0,5±0,27	4,0	7
касание партнера	1,8±0,57	5,7	61
нависание друг над другом	1,3±0,48	6,5	36
подлезание под партнера	0,8±0,29	3,3	26
наползание поверх партнера	0,2±0,08	0,9	5
Опознавательные контакты:	17,0		
назо-назальные контакты*	7,8±1,14	20,0	139
назо-анальные контакты	5,1±1,43	20,0	73
назо-медиальные контакты	3,4±0,64	8,0	76
обнюхивание не касаясь партнера	0,7±0,25	3,0	13
Другие элементы поведения:			
агрессивный писк	4,9±1,53	23,3	70
другие звуковые сигналы	1,5±0,40	4,8	41
столкновения в полете*	0,7±0,29	3,8	17
ползание вокруг партнера	0,2±0,09	1,0	6

Обозначения: M±m - среднее арифметическое и его ошибка; Max - максимальная относительная частота проявления элемента для одной особи; *- элемент отмечался двусторонне. Общее число элементов n=2091

Элементы социального поведения составили 77,2% от общего числа зарегистрированных контактов (n=2682) и были объединены в 4 основных типа по аналогии с таковыми у грызунов и насекомоядных (Осипова, Сербенюк, 1992; Щипанов и др., 1998). Остальные 22,8% приходятся на контакты в кормушках и половое поведение, которые в работе не анализировали.

Исследования показали, что наибольшее значение для рукокрылых имеют интеграционные, направленные на сближение особей, контакты (63,5% от общего числа). Во взаимодействиях ночниц они отмечались чаще, чем все остальные элементы и были весьма разнообразны (табл. 4). Среди них значительную долю составляли контакты, предполагающие между животными расстояние 10-20 см - приблизительно соответствует 1-2 длинам расправленного крыла (табл. 4), что свидетельствует о соблюдении особями индивидуальной дистанции.

6.2. Специфика социальных взаимоотношений в группах

Высокую активность в стремлении контактировать водяные ночницы проявляли в первые сутки эксперимента. В это время отмечалось в среднем до 28,5% от общего числа контактов (за 25 дней наблюдений). Это составило 100 300 контактов. В последующие же дни их число уменьшилось до 30 - 150 за сутки и оставалось приблизительно на одном и том же уровне длительное время до конца эксперимента. Такая закономерность отмечалась во всех наблюдаемых группах.

На протяжении всего времени пребывания в условиях вольеры в группировках водяных ночниц преобладали дружелюбные интеграционные (направленные на сближение) и опознавательные взаимоотношения (в среднем по 3 группам от 23,1 до 86,7%; от 4,2 до 26,9%) – (рис. 4). При этом пространственное разобщение особей в основном осуществлялось за счет избегания контактов и соблюдения животными индивидуальной дистанции (контакты, предполагающие расстояние между особями) – (табл. 4). Агрессивные взаимодействия были малочисленны (2-5,1%). Они отмечались только в первые сутки существования групп (I, III группы) или не отмечались совсем (II группа). Вероятно, поэтому явной иерархии во взаимоотношениях животных не наблюдалось, хотя анализ показал их четкую направленность и индивидуальность у отдельных особей.

В характере взаимоотношений между особями разного и одного пола, возраста преобладали дружелюбные контакты, но взрослые и

молодые самцы значимо наиболее часто избегали особей своего пола (χ^2>17,76; p<0,01), а контактировали друг с другом наиболее часто (37,5% от общего числа контактов) разнополые животные, независимо от возраста. При заселении убежищ изоляции разнополых особей, наблюдаемой у этого вида в природе, также отмечено не было.

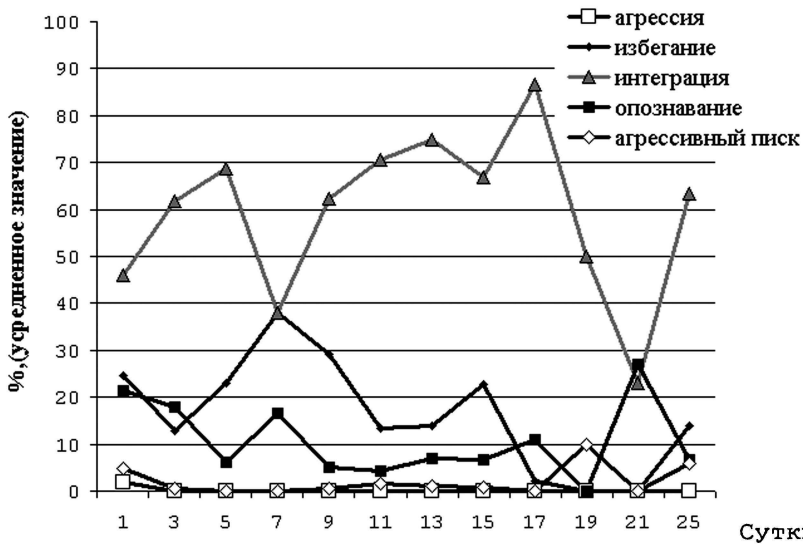

Рис. 4. Соотношение различных типов поведенческих контактов во взаимодействиях водяных ночниц (среднее значение для I, II, III групп)

Таким образом, наблюдаемая в вольере специфика социальных взаимоотношений водяных ночниц может быть рассмотрена как один из вариантов структуры поведенческих взаимоотношений особей данного вида в естественных условиях. Такой характер поведенческих отношений, по-видимому, может проявляться в природе при условии обильной кормовой базы и недостатке подходящих убежищ, обеспечивая преимущественно, колониальный тип пространственной структуры у этого вида.

ВЫВОДЫ

1. Летнее локальное население рукокрылых (Chiroptera, Vespertilionidae) на Среднем Урале в условиях разнообразных

местообитаний лесной зоны представлено 8 видами из 10, ранее отмеченных для региона. Обычными и многочисленными среди них являются оседлые виды – водяная ночница, северный кожанок и перелетный – двуцветный кожан.

2. Исследуемая территория входит в область выведения потомства двуцветного кожана и оседлых видов, за исключением прудовой ночницы и бурого ушана. Лесной нетопырь встречается только в период миграций (взрослые самки с детенышами), что свидетельствует о выведении потомства этим видом на смежных территориях в пределах региона. Факт размножения вида в Свердловской области установлен впервые.

3. Основные структурные характеристики локального летнего населения (видовой состав, относительное обилие видов) остаются в целом постоянными год от года, но выявлены сезонные изменения структурных параметров видовых популяций, на основании которых четко выделяются следующие фазы активного периода: миграции в места летнего обитания, формирование и функционирование выводковых колоний, вылет молодняка и начало миграций, миграции из летних мест обитания.

4. Летние местообитания летучих мышей вне пещер, главным образом, приурочены к интразональным (околоводным, пойменным) биотопам и селитебным территориям. Здесь отмечаются наибольшие видовое разнообразие и плотность встреч животных. Интразональные биотопы используются большинством видов в качестве кормовых стаций, а селитебные территории являются основным местом размещения убежищ.

5. Население рукокрылых крупного промышленного города (Екатеринбурга) представлено 3 видами: прудовой ночницей, северным кожанком, двуцветным кожаном. В теплое время года город является местом обитания и выведения потомства, по крайней мере, двуцветного кожана, обычного и довольно многочисленного вида в условиях городской застройки.

6. На юге лесной зоны Среднего Урала отмечается преимущественно колониальный тип пространственной структуры населения фоновых видов - водяной ночницы и двуцветного кожана. У последнего тип распределения определяется формированием выводковых колоний самками, группировки которых носят временный характер, их индивидуальный состав и величина непостоянны.

7. В условиях вольеры в поведенческих взаимоотношениях водяных ночниц преобладают центростремительные тенденции (интеграционные и опознавательные контакты) над центробежными (агрессивные действия). Пространственное разобщение особей в основном осуществляется за счет избегания контактов с сородичами или соблюдения индивидуальной дистанции.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

1. Первушина Е. М. Летнее население рукокрылых (Chiroptera, Vespertilionidae) в районе биологической станции Уральского государственного университета / Е.М. Первушина, А.А. Первушин // Проблемы глобальной и региональной экологии: материалы конф. молодых ученых, 31 марта - 4 апр. 2003 г. - Екатеринбург, 2003. - С. 179-182.

2. Первушина Е. М. Рукокрылые урбанизированных территорий (на примере г. Екатеринбурга) / Е.М. Первушина, А.А. Первушин // Природные и городские экосистемы: проблемы изучения биоразнообразия: сб. ст. участников молодеж. науч. семинара 2002, 2003 гг. - Екатеринбург, 2003. - С. 77-82.

3. Первушина Е. М. Динамика структуры летнего локального населения рукокрылых (*Chiroptera, Vespertilionidae*) на Среднем Урале / Е. М. Первушина, А. А. Первушин // Экологические механизмы динамики и устойчивости биоты: материалы Всеросс. конф. молодых ученых, 19-23 апр. 2004 г. - Екатеринбург, 2004. - С. 170-173;

4. Федякина М. А. Некоторые экологические аспекты размножения двуцветного кожана (*Vespertilio murinus*) в окрестностях биологической станции Уральского государственного университета / М. А. Федякина, Н. В. Сурнина, Е. М. Первушина // Экологические механизмы динамики и устойчивости биоты: материалы Всеросс. конф. молодых ученых, 19-23 апр. 2004 г. - Екатеринбург, 2004. - С. 273-274;

5. Первушина Е. М. Некоторые аспекты пространственно-временных взаимоотношений летучих мышей в незимовочный период / Е.М. Первушина // Сибирская зоологическая конференция: тезисы докладов. - Новосибирск, 2004. - С. 302-303.

6. Pervushina E. M. Local summer community of bats in the south Middle Urals / E. M. Pervushina // Programme and abstracts for the 13th

International Bat Research Conference Poland, Mikołajki, 23-27 August 2004. - Warszawa, 2004. - P. 98.

7. Первушина Е. М. Летнее сообщество рукокрылых (*Chiroptera, Vespertilionidae*) в условиях разнообразных ландшафтов юго-восточной части Среднего Урала / Е. М. Первушина // Материалы IV Междунар. Чтений памяти проф. В.В. Станчинского. - Смоленск, 2004. - С. 457-461;

8. Первушина Е. М. Проблемы сохранения биоразнообразия рукокрылых на Среднем Урале / Е. М. Первушина / Александр Фон Гумбольд и проблемы устойчивого развития Урало-Сибирского региона: материалы российско-германской конф., 20-22 сентября 2004 г., Тюмень, Тобольск. – Тюмень, 2004. – С. 360-361.

9. Первушина Е. М. Рукокрылые (Chiroptera, Vespertilionidae) как индикатор экологической обстановки урбанизированных территорий / Е. М. Первушина, А. А. Первушин // Экология промышленного региона и экологическое образование: материалы Всеросс. конф., 29 нояб.-1 дек. 2004 г. - Нижний Тагил, 2004. - С. 163-166;

10. Первушина Е. М. Особенности пространственного размещения особей двуцветного кожана (*Vespertilio murinus* L) на юге лесной зоны Среднего Урала / Е. М. Первушина, А. А. Первушин // Популяции в пространстве и времени: материалы VIII Всеросс. популяционного семинара, 11-15 апр. 2005 г. - Нижний Новгород, 2005. - С. 309-311;

11. Первушина Е. М. Опыт изучения поведенческих взаимоотношений летучих мышей в вольере / Е. М. Первушина, А. А. Первушин // Поведение и поведенческая экология млекопитающих: материалы научной конференции, 4-8 октября 2005 г., г. Черноголовка. – Москва, 2005. - С.161-163;

12. Первушин А. А. Изучение поведенческих аспектов экологической специфики летучих мышей (на примере *Myotis daubentonii* Kuhl) / А. А. Первушин, Е. М. Первушина // Экология: от генов до экосистем: материалы Всеросс. конф. молодых ученых, 25-29 апр. 2005 г. - Екатеринбург, 2005 – С. 200-204.

13. Первушина Е. М. К распространению и биологии двуцветного кожана *Vespertilio murinus* и нетопыря Натузиуса *Pipistrellus nathusii* (Chiroptera, Vespertilionidae) в Свердловской области / Е. М. Первушина, А. А. Первушин // Plecotus et al. - 2005 – №8. – С. 32-38.