

Структура потенциального энтомокомплекса в питании летучих мышей равнинного Среднего Зауралья

Е. М. ПЕРВУШИНА¹, Г. А. ЗАМШИНА¹, Н. В. НИКОЛАЕВА¹, А. В. ИВАНОВ¹,
В. Н. ОЛЬШВАНГ¹, Т. С. КОСТРОМИНА²

¹ Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
E-mail: pervushina@ipae.uran.ru, galinka_1976@mail.ru, zoovginnv@pm.convex.ru,
fluegel@yandex.ru, olschw@mail.ru

² Свердловский областной краеведческий музей
620151, Екатеринбург, Главпочтамт, а/я 207
E-mail: kostromina_ts@mail.ru

Статья поступила 20.03.2014

Принята к печати 08.07.2014

АННОТАЦИЯ

Изучена таксономическая и размерная структура сообщества сумеречных и ночных насекомых равнинного Среднего Зауралья. В его составе отмечены представители 10 отрядов, преобладают насекомые мелких (до 5 мм) и средних (до 20 мм) размеров тела. Данное сообщество насекомых рассматривается как потенциальная кормовая база для летучих мышей – потенциальная трофическая ниша. Обсуждается влияние пищевых предпочтений на возможность расселения неморальных видов летучих мышей в районе исследований.

Ключевые слова: сообщество ночных насекомых, летучие мыши, питание, Средний Урал.

Трофические связи и конкуренция за пищевые ресурсы являются важными видами взаимодействий между живыми организмами. Они формируют структуру биоценоза и определяют разнообразие живых форм в его составе. Настоящая работа посвящена изучению разнообразия сумеречных и ночных насекомых, которые являются потенциальными кормовыми объектами для летучих мышей (Chiroptera, Vespertilionidae). Взаимодействие этих двух групп животных изучено недостаточно. Летучие мыши в массе поедают насекомых, среди которых много вреди-

телей лесного и сельского хозяйства, а также переносчиков опасных инфекционных заболеваний, таких как малярия, филяриозы и различные комариные энцефалиты [Николаева, 2002]. Оценка структуры рациона рукокрылых позволяет выявить группы поедаемых членистоногих только на уровне крупных таксонов (классов и отрядов), определение до вида или семейства возможно в редких случаях. Поскольку летучие мыши, скорей всего, ловят всех насекомых в пределах своего охотничьего участка [Курсков, 1981], то знания о рационе животных можно до-

полнить сведениями о структуре сообществ ночных насекомых – потенциальной добычи большинства видов в умеренных широтах. Но это осложняется тем, что имеющиеся в литературе энтомологические исследования обычно сводятся к изучению разнообразия конкретных групп членистоногих, а комплексных работ мало, и они в большинстве своем содержат разрозненные и устаревшие сведения.

Для территории Урала и прилегающих равнинных районов пищевые связи летучих мышей выявлены слабо, а сведения о разнообразии ночных насекомых ограничиваются изучением отдельных групп [Ольшванг и др., 2004; Замшина, 2003; и др.]. Известно, что на примыкающих к Уралу участках Западно-Сибирской равнины (Зауралье) происходит уменьшение видового разнообразия рукокрылых главным образом за счет неморальных видов [Большаков и др., 2005]. В теплый период года это, вероятно, обусловлено бедной в равнинных бореальных лесах кормовой базой. Поэтому нас интересовали пищевые связи рукокрылых с насекомыми именно на этой территории – конкретнее, район равнинного Среднего Зауралья. Необходимым этапом таких исследований стало изучение таксономической и размерной структуры природного энтомокомплекса, формирующего потенциальную кормовую базу летучих мышей в этом районе. Полученные на данном этапе результаты изложены в настоящей работе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводились на территории и в окрестностях Экологического научно-просветительского центра “Скородум” (57°34′ с. ш., 62°43′ в. д., с. Скородумское, Ирбитский р-н Свердловской обл.). Изучаемый район расположен в той части Западно-Сибирской равнины, которая примыкает к восточному склону Среднего Урала, и относится к подзоне южной тайги равнинного Среднего Зауралья на границе с подзоной сосново-березовых предлесостепных лесов [Лесорастительные условия..., 1973].

Сбор потенциальных кормовых объектов рукокрылых – сумеречных и ночных насе-

комых – проводили с 10 по 30 июля 2011 г. каждые три дня. Это время года выбрано для исследований не случайно. В июле у летучих мышей появляется молодняк, и значит, существенно возрастает потребление кормовых ресурсов. Точка сбора насекомых располагалась в центре территории в 20 км². Ранее в ее пределах нами проводились отловы рукокрылых (Chiroptera: Vespertilionidae) и сбор их экскрементов для изучения питания фонового вида – двухцветного кожана *Vespertilio murinus* L., после чего животные выпускались в природу [Первушина, Первушин, 2011; Гизуллина, 2013]. Для отлова насекомых использовали световую ловушку механического типа с ртутной лампой Philips ML (250 Вт). Ловушка работала с 23.00 до 5.00. В то же время в месте расположения ловушки проводили измерение температуры воздуха и влажности с помощью электронного термогигрометра RST (Швеция), учитывали максимальное и минимальное значения. Точка сбора располагалась на территории села в 200 м от р. Бобровка (ширина русла 5–7 м) и в 1 км от места ее слияния с р. Ирбит (ширина русла 10–20 м). С одной стороны к селу примыкают неиспользуемые сельскохозяйственные угодья, на противоположной стороне, в 200 м от точки сбора, расположен значительный по площади лесной массив. В этом районе обычны темнохвойные леса с участием сосны, ели, пихты с незначительной примесью лиственных пород – осины, березы, рябины и липы. Луговые сообщества представлены злаками и разнотравьем. В пойме луга чередуются с древесно-кустарниковыми сообществами, в которых эдификаторами являются черемуха, ольха и хмель [Лесорастительные условия..., 1973]. На территории деревни большое количество плодовых и декоративных растений (яблоня, вишня, калина, рябина, слива, сирень, смородина), отмечены одиночные тополя.

Отловленную массу насекомых выкладывали в пластиковые контейнеры, предварительно завернув в газету; затем сборы помещали в морозильную камеру. Это позволяло быстро фиксировать весь материал и предотвращать повреждение отдельных систематически важных органов насекомых. Двукрылых (Diptera) фиксировали отдельно

в 70%-ном этиловом спирте. Дальнейшее определение и измерение членистоногих проводили в лабораторных условиях. Для большинства насекомых выделены три размерные категории: мелкие формы (длина тела со сложенными крыльями <10 мм), средние (10–20 мм), крупные (>20 мм); для бабочек (Lepidoptera) – пять категорий с учетом длины тела и толщины брюшка: тонкотелые мелкие (<10 мм), тонкотелые средние (10–20 мм), толстотелые мелкие (<10 мм), толстотелые средние (10–20 мм), толстотелые крупные (>20 мм). Определение по возможности проводили до вида или подсемейства (Hymenoptera). Часть материала не удалось определить – отряды Hemiptera, Ephemeroptera. Определение только до семейства проведено для отряда Neuroptera, подотряда Brachycera и Cicadoidea, в ряде случаев – для отрядов Coleoptera и Lepidoptera (Microlepidoptera). В определении материала участвовали Н. В. Николаева (Diptera, Homoptera, Hemiptera, Raphidioptera, Ephemeroptera, класс Arachnida), Г. А. Замшина (Lepidoptera), А. В. Иванов (Coleoptera), Т. С. Костромина (Hymenoptera), В. Н. Ольшванг (Trichoptera).

В ходе работы отловлено 16 304 экземпляра членистоногих из двух классов 12 отрядов 60 семейств; определено 220 видов. Математическую обработку данных проводили с использованием пакета программ Statistica for Windows 6.0 и Excel. Рассчитывали коэффициент корреляции Спирмена и Кендалла, а для нормального распределения – Пирсона. Сравнение рационов разных видов рукокрылых и сравнение сообществ насекомых-фотоксенов (насекомых, летящих на свет по Г. Н. Горностаеву [1984]) проводили с помощью индекса сходства Сёренсена – Чекановского (K_{sc}), позволяющего делать оценку без учета количественных данных [Песенко, 1982]. Для описания ширины трофической ниши рукокрылых использовали литературные данные об обилии поедаемых групп насекомых и применяли индекс полидоминантности (разнообразия) Симпсона [Песенко, 1982]: $D = 1/\sum(p_i)^2$, где p_i – доля ресурса i в общем спектре используемых видом ресурсов (компонентов типа ресурса). Верхний предел D определяется числом выбранных вариантов ресурса (числом таксонов добычи). Для рас-

чета ширины потенциальной трофической ниши использовали данные обилия отрядов насекомых в сборах светоловушкой (табл. 1). Степень перекрывания трофических ниш (j и k) оценивали по этим же показателям с помощью индекса Мориситы [Песенко, 1982]: $I_{jk} = 2\sum p_{ij}^* p_{ik} / (\sum p_{ij}^2 + p_{ik}^2)$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Структура энтомокомплекса. По результатам наших исследований в составе сообщества сумеречных и ночных насекомых в условиях равнинного Среднего Зауралья отмечены представители 10 отрядов (см. табл. 1). Самые многочисленны – отряды Diptera (56,6 %), Lepidoptera (12,9 %) и Trichoptera (10,1 %). Средняя численность пробы за шесть дней учета составила $2982,2 \pm 145,13$ экз./учет, максимальная – 9348 экз./учет, минимальная – 248 экз./учет. Помимо насекомых в пробах найдены в небольшом количестве паукообразные (подклассы клещи (Acari) и пауки (Araneae)). В настоящей работе мы не рассматриваем эти группы членистоногих как элементы потенциальной кормовой базы рукокрылых, хотя они также встречаются в их экскрементах. Пауки являются пищевыми объектами для многих видов, а клещи попадают в пищу летучих мышшей вместе со своими хозяевами – насекомыми (жуками и ручейниками) [Shiel et al., 1991].

За весь период наблюдений в сборах изменялось соотношение численности насекомых разных отрядов (рис. 1). Стабильными компонентами в разных суточных пробах оставались Diptera, Lepidoptera, Trichoptera, Ephemeroptera, Hymenoptera. Как известно, такого рода изменения в структуре энтомокомплекса зависят не только от непрерывно меняющегося состояния популяций, но и от множества внешних погодных факторов. Все эти факторы действуют в изменчивых и сложных сочетаниях, а разные группы насекомых-фотоксенов неодинаково к ним чувствительны [Горностаев, 1984]. Отмеченные нами таксономическое разнообразие (на уровне семейств) и численность насекомых положительно коррелируют с ночными температурами окружающей среды ($r = 0,82$; $r = 0,94$ соответственно; $p < 0,05$). Обратный эффект

Результаты отлова членистоногих светоловушкой, июль 2011 г.

Членистоногие	$M \pm m$	Число видов	Членистоногие	$M \pm m$	Число видов
Класс Arachnida			Семейство Notodontidae	$2 \pm 0,6$	6
Подкласс Acari	$29 \pm 13,5$	–	Семейство Noctuidae	$179,8 \pm 42,6$	80
Подкласс Araneae	$1,25 \pm 0,3$	–	Семейство Geometridae	$28,3 \pm 12,0$	26
Класс Insecta			Семейство Tortricidae	$38 \pm 18,39$	–
Отряд Ephemeroptera	$42,2 \pm 18,18$	–	Семейство Pyralidae	$81 \pm 53,98$	–
Семейство Baetidae	–	–	Семейство Yponomeutidae	$7 \pm 1,8$	–
Семейство Brachycercidae	–	1	Другие Microlepidoptera	$28,8 \pm 11,84$	–
Отряд Hemiptera	$33,3 \pm 11,43$	–	Отряд Diptera	$1689 \pm 1028,2$	–
Семейство Miridae	–	–	Подотряд Nematocera		
Семейство Lygaeidae	–	–	Семейство Tipulidae	$3,7 \pm 0,9$	1
Семейство Corixidae	–	–	Семейство Limoniidae	$8,8 \pm 3,83$	1
Семейство Berytidae	–	–	Семейство Cyliodromidae	$2 \pm 0,33$	–
Отряд Homoptera	$316 \pm 97,36$	–	Семейство Mucetophilidae	$59,8 \pm 28,5$	3
Семейство Aphididae	$15,5 \pm 4,96$	10	Семейство Sciaridae	$4 \pm 0,66$	4
Семейство Cicadellidae	$300,5 \pm 97,98$	–	Семейство Cecidomyiidae	$24,2 \pm 13,62$	2
Отряд Hymenoptera	$29,8 \pm 14,1$	–	Семейство Psychodidae	$5,7 \pm 1,51$	–
Семейство Ichneumonidae	$8 \pm 4,05$	8*	Семейство Anisopodidae	$2,3 \pm 0,65$	–
Семейство Braconidae	$9,8 \pm 5,24$	8*	Семейство Scatopsidae	$3 \pm 0,5$	–
Н/сем. Proctotrupoidea	$2 \pm 0,33$	–	Семейство Dixidae	$2,5 \pm 0,65$	1
Неопределенные	$16 \pm 7,4$	–	Семейство Chaoboridae	$16 \pm 3,61$	2
Отряд Coleoptera	$129,8 \pm 85,19$	–	Семейство Culicidae	$9,2 \pm 3,0$	8
Семейство Silphidae	$6,3 \pm 3,57$	2	Семейство Simuliidae	$35,3 \pm 11,0$	–
Семейство Tenebrionidae	$5,6 \pm 4,49$	1	Семейство Ceratopogonidae	$902 \pm 548,35$	3
Семейство Hydrophilidae	$26,2 \pm 20,01$	6	Семейство Chironomidae	$531,2 \pm 322,7$	4
Семейство Carabidae	$4,8 \pm 2,9$	7	Подотряд Brachycera		
Семейство Scarabaeidae	$5,8 \pm 3,03$	5	Orthorrhapha		
Семейство Heteroceridae	$17,8 \pm 15,38$	1	Семейство Stratiomyidae	$1 \pm 0,16$	1
Семейство Ptinidae	$1,2 \pm 0,98$	1	Семейство Scenopinidae	$5 \pm 1,47$	–
Семейство Staphylinidae	$10,5 \pm 2,94$	–	Семейство Asilidae	$2 \pm 0,33$	1
Семейство Scirtidae	$11,5 \pm 3,34$	1	Семейство Empididae	$2 \pm 0,33$	–
Семейство Kateretidae	$5,5 \pm 1,16$	–	Семейство Hybotidae	$1 \pm 0,16$	–
Семейство Cerambycidae	$0,5 \pm 0,5$	1	Семейство Dolichopodidae	$53,5 \pm 35,13$	2
Семейство Curculionidae	$1 \pm 0,21$	–	Cyclorrhapha		
Семейство Mucetophagidae	$0,2 \pm 0,16$	1	Семейство Lonchoterae	$13 \pm 2,1$	1
Семейство Dytiscidae	$6,2 \pm 4,6$	2	Семейство Phoridae	$19 \pm 5,75$	1
Семейство Mordellidae	$0,2 \pm 0,16$	1	Семейство Syrphidae	$1 \pm 0,16$	1
Семейство Cryptophagidae	$6 \pm 1,0$	1	Семейство Pipunculidae	$3,5 \pm 0,98$	–
Отряд Neuroptera	$1 \pm 0,21$	–	Семейство Psilidae	$7 \pm 1,16$	–
Семейство Chrysopidae	$1 \pm 0,21$	–	Семейство Sciomyzidae	$9,5 \pm 2,61$	–
Отряд Raphidioptera	$1 \pm 0,16$	–	Семейство Sepsidae	$1 \pm 0,16$	–
Семейство Raphidiidae	$1 \pm 1,16$	1	Семейство Agromyzidae	$80 \pm 34,6$	–
Отряд Trichoptera	$301,7 \pm 200,9$	–	Семейство Chloropidae	$35,7 \pm 15,0$	–
Семейство Limnophilidae	–	3	Семейство Heleomyzidae	$4 \pm 1,0$	–
Семейство Hydropsychidae	–	3	Семейство Sphaeroceridae	$1 \pm 0,16$	–
Семейство Leptoceridae	–	3	Семейство Drosophilidae	$3,3 \pm 0,98$	–
Семейство Hydroptilidae	–	1	Семейство Ephydriidae	$8,7 \pm 3,56$	–
Отряд Lepidoptera	$389,3 \pm 126,5$	–	Семейство Scatophagidae	$2 \pm 0,49$	–
Семейство Arctiidae	$7,8 \pm 2,93$	8	Семейство Anthomyiidae	$9,5 \pm 2,78$	–
Семейство Lasiocampidae	$1 \pm 0,33$	1	Семейство Muscidae	$5,3 \pm 1,54$	–
Семейство Sphingidae	$1 \pm 0,36$	4	Семейство Calliphoridae	$2 \pm 0,33$	1

П р и м е ч а н и е. $M \pm m$ – среднее число экземпляров за 6 дней учетов и его ошибка, * – число подсемейств.

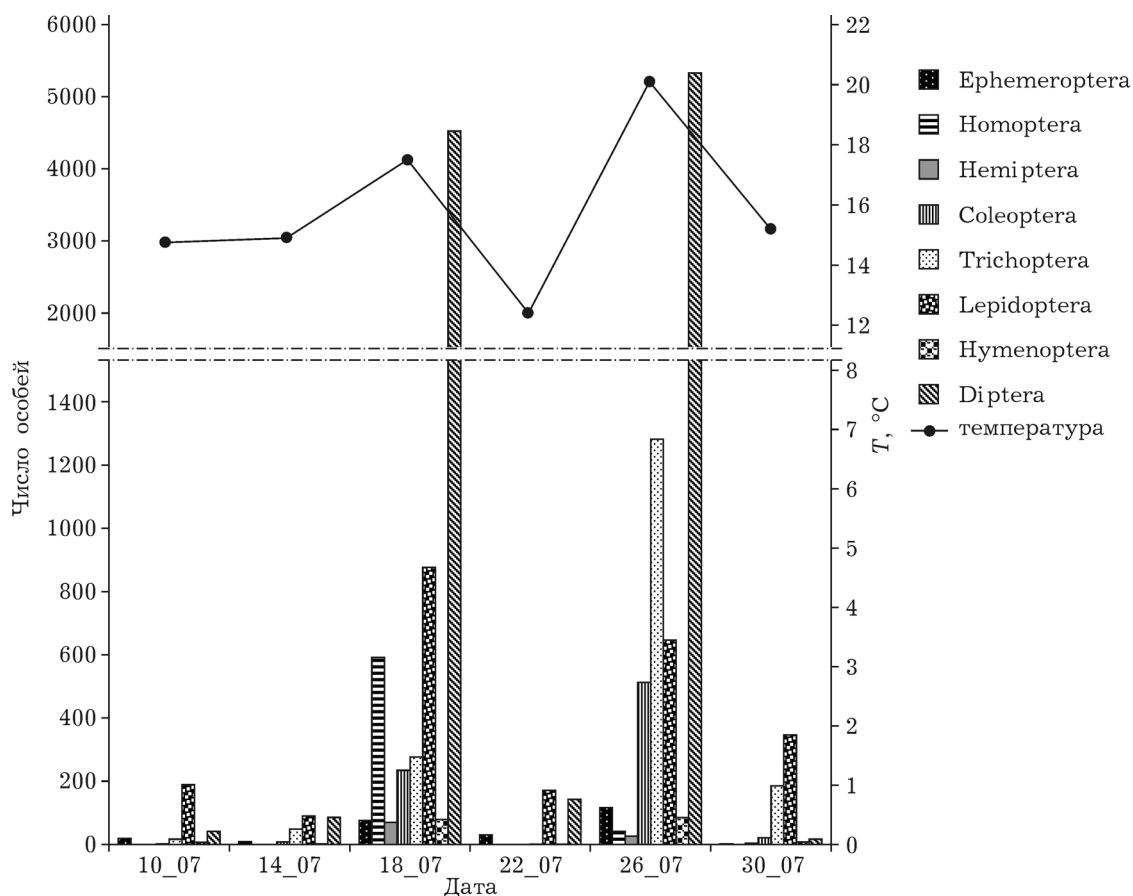


Рис. 1. Динамика структуры энтомокомплекса равнинного Среднего Зауралья (отловы светоловушкой, 2011 г.)

наблюдался при увеличении влажности в дни с ночной температурой ниже 17 °C ($r = -0,77$; $r = -0,56$ соответственно; $p < 0,1$). Максимальные значения разнообразия и численности насекомых отмечались при средних показаниях ночной температуры воздуха 17,1–20,1 °C (см. рис. 1) и влажности 66–68,5 %.

В сравнении с литературными данными о структуре сообществ ночных насекомых, которые получены также с помощью светоловушки [Коломиец, Терсков, 1963; Горностаев, 1984], энтомокомплекс Среднего Зауралья по числу семейств (74) занимает среднее положение между энтомокомплексами Европейской части России (120 семейств) и Западной Сибири (42 семейства). Разнообразие ночных насекомых изучаемой территории на уровне отрядов имеет сходные черты с разнообразием насекомых, обитающих в таежных лесах Западной Сибири ($K_{sc} = 0,5$), но на уровне семейств наибольшее сходство отмечается с разнообразием насекомых европейской части

России ($K_{sc} = 0,4$). В обоих случаях коэффициент сходства имеет невысокие значения.

В составе энтомокомплекса Среднего Зауралья отмечаются главным образом транспалеарктические и трансевразийские виды насекомых (60,7 %), в широтном градиенте большинство видов (65,3 %) имеет полизональное и умереннополярное (температурное) распространение.

Самой многочисленной группой летающих на свет насекомых в наших сборах являются Diptera (см. табл. 1). Среди длинноусых двукрылых (подотряд Nematocera) отмечены долгоножки (Tipulidae) *Tipula paludosa* Mg., лимонииды (Limoniidae) *Pilaria nemoralis* Mg., хаобориды (Chaoboridae) *Chaoborus pallidus* F., *Mochlonyx culiciformis* Deg., земноводные комары (Dixidae) *Dixa obscura* Sw., кровососущие комары (Culicidae) *Culiseta alaskaensis* Ludl., *Ochlerotatus communis* Deg., *Och. punctator* Kirby, *Och. intrudens* Dyar, *Och. cataphylla* Dyar, *Aedes cinereus* Mg., *Culex pipiens* L.,

C. torrentium Mart. Отмечены такие компоненты гнуса, как мошки (Simuliidae), мокрецы (Ceratorogonidae). Некровососущие мокрецы представлены в массе *Atrichopogon meloesus-gans* Kieff. и единичными экземплярами *Dasychelea obscura* Winn. Среди кровососущих мокрецов встречаются единичные экземпляры *Culicoides punctatus* (Mg.). В сборах также многочисленными являются хирономиды (Chironomidae) *Chironomus plumosus* L., *Ch. annularius* Mg., *Cricotopus silvestris* F.

В сборах велико разнообразие короткоусых двукрылых (подотряд Brachycera) – 23 семейства, что мы связываем с наличием в изучаемом районе больших площадей луговой растительности. Для сравнения, в уловах светоловушкой на территории таежных лесов Западной Сибири отмечено девять семейств короткоусых двукрылых [Коломиец, Терсков, 1963], а для Европейской части России – 25 семейств [Горностаев, 1984]. Наиболее многочисленными в наших сборах представители семейств Dolichopodidae (*Hydrophorus* sp., *Medetera* sp.), Agromyzidae, Chloropidae и Phoridae (*Megaselia* sp.) (см. табл. 1). Отмечены также немногочисленные Scatophagidae, Stratiomyidae (*Odontomyia* sp.), Lonchotteridae (*Lonchoptera lutea* Pauz.), Syrphidae (*Eristalis intricarius* L.).

Второй по численности группой насекомых оказались чешуекрылые (Lepidoptera). В основном это представители семейств Noctuidae, Pyralidae, Tortricidae и Geometridae (см. табл. 1). *Xestia ditrapezium* (Den. & Schiff.), *Mythimna ferrago* (F.), *Mythimna impura* (Hbn.), *Scotopteryx chenopodiata* (L.) и *Caradrina morphheus* (Hufn.) отмечены нами как массовые. В экологическом отношении большинство видов чешуекрылых – мезофильные формы, связанные с лесными (38,5 %) и луговыми (38 %) растительными сообществами.

В сборах также в массе попадались ручейники (Trichoptera), развитие которых, как и большинства двукрылых (Nematocera), тесно связано с водными биотопами (см. табл. 1). Отмечены представители семейств Hydropsychidae – *Hydropsyche bulgaromanorum* Mal., *H. guttata* Pict., *H. saxonica* McL.; Leptoceridae – *Mystacides azurea* (L.), *M. longicornis* (L.), *Ceraclea excise* (Mort.); Limnephilidae – *Limnephilus* sp., *L. lunatus* Curt., *L. fuscinervis* (Ztt.); Hydroptilidae – *Hydroptile* sp.

Отряд жесткокрылые (Coleoptera) в сборах представлен 16 семействами (см. табл. 1). Преобладают насекомые, тесно связанные с водными и прибрежными биотопами – Hydrophilidae, Heteroceridae и Dytiscidae (58,8 % от общего числа экземпляров), что, вероятно, можно объяснить расположением точки сбора вблизи реки и заболоченностью прибрежных лугов. В меньшем количестве отловлены обитатели открытых пространств и лугов (21,4 %) – представители семейств Carabidae, Tenebrionidae, Scirtidae, Scarabaeidae, Kateretidae и некрофаги сем. Silphidae. Лесные виды в сборах представлены единичными экземплярами (сем. Cerambycidae, Curculionidae, Мусетопфагиде). Отмечены отдельные особи точильщиков Ptinidae и в большом количестве Staphylinidae.

Среди паразитических перепончатокрылых (Hymenoptera) в пробах встречались представители двух надсемейств: Ichneumonoidea (Ichneumonidae, Braconidae) и Proctotrupoidea, последние малочисленны и не определены до более низких таксонов (см. табл. 1). Из Ichneumonidae отмечены следующие подсемейства: Tryphoninae (*Natelia* sp.), Mesochorinae, Cthenopelmatinae (*Opheltes flavipterus* (Grav.)), Cryptinae, Ophioninae, Ichneumoninae, Diplazontinae, Banchinae. Из Braconidae отмечены подсемейства Rogadinae (*Aleiodes unipunctator* (Thunb.), *A. seriatus* (H.-Sch.)), Alysiinae (*Phaenocarpa* sp.), Opiinae (*Biosteres carbonarius* (Nees)), Euphorinae (*Meteorus* sp., *Zelex* sp.), Orgilinae, Cheloninae (*Phanerothoma* sp.), Brachistinae, Microgasterinae.

Равнокрылые (Homoptera) представлены семействами Aphididae и Cicadellidae. Среди Aphididae отмечены *Euceraphis punctipennis* Zett., *Aphis fabae* Scop., *A. farinosa* Gmel., *A. grossulariae* Kalt., *A. nasturtii* Kalt., *A. craccivora* Koch, *A. pomi* Deg., *A. urticata* F., *Hyperomyzus pallidus* H. R. L., *Brachycaudus helichrysi* Kalt.

Среди настоящих сетчатокрылых (Neuroptera) отловлены единичные представители семейства Chrysopidae (см. табл. 1), а в 2012 г. поймана одна особь *Немеробиус* sp. (*Немеробиида*). Кроме того, в сборах 2011 г. найден один экземпляр верблюдки *Raphidia* sp. (*Рaphидиоптера*).

Что касается размерной структуры изученного энтомокомплекса, то в его составе

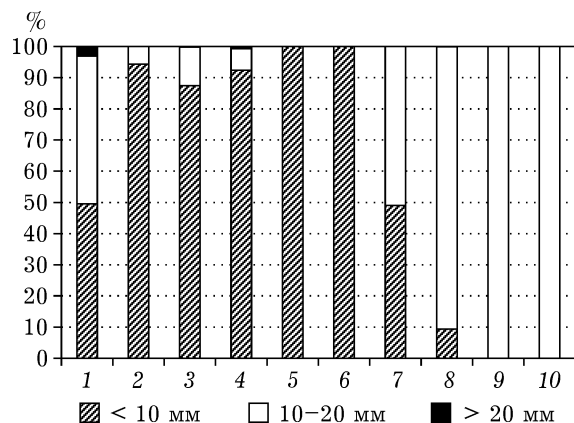


Рис. 2. Размерная структура энтомокомплекса равнинного Среднего Зауралья (отловы светоловушкой, 2011 г.). Обозначения: 1 – Lepidoptera, 2 – Diptera, 3 – Coleoptera, 4 – Hymenoptera, 5 – Homoptera, 6 – Hemiptera, 7 – Ephemeroptera, 8 – Trichoptera, 9 – Neuroptera, 10 – Raphidioptera

преобладали насекомые мелких размеров тела до 10 мм (77,4 % от общего числа всех насекомых). Из них 2/3 имеют размеры тела меньше 5 мм. Крупные насекомые с размером тела более 20 мм являлись единичными (0,5 % от общего числа всех насекомых), и отмечены в отрядах Trichoptera, Lepidoptera, Hymenoptera, Coleoptera (рис. 2). Особи мелкой размерной категории (до 10 мм) преобладали среди Hemiptera (100 %), Coleoptera (87,4 %), Homoptera (100 %), Hymenoptera (92,4 %), Diptera (94,4 %). Доля насекомых средних размеров – от 10 до 20 мм – оказалась значительной для Lepidoptera (47,4 %), Trichoptera (90,5 %) и Ephemeroptera (51 %). Таким образом, в составе изученного энтомокомплекса преобладают насекомые мелких и средних размерных категорий с мягким и твердым хитиновым покровом.

Потенциальная трофическая ниша рукокрылых. На территории Среднего Урала и прилегающих равнинных районов отмечены 10 видов рукокрылых (табл. 2) [Большаков и др., 2005]. Из них в условиях равнинного Среднего Зауралья встречается шесть: оседлые – ночницы прудовая *Myotis dasycneme* Voie (относительное обилие 1,1 %), водяная *M. daubentonii* Kuhl (13,8 %) и Брандта *M. brandtii* Eversmann (36,2 %), северный кожанок *Eptesicus nilssonii* Keyserling, *Blasius* (4,3 %); перелетные – двухцветный кожан

Vespertilio murinus L. (37,2 %) и лесной нетопырь *Pipistrellus nathusii* Keyserling, *Blasius* (7,4 %) [Первушина, Первушин, 2011]. Кроме того, здесь высока вероятность встречи бурого ушана (*Plecotus auritus* L.). Этот оседлый бореальный вид является обычным для Урала и отмечен в предгорьях Среднего Зауралья [Большаков и др., 2005].

Рацион разных видов рукокрылых имеет схожую структуру (см. табл. 2). Все отмеченные в наших сборах светоловушкой группы насекомых являются объектами питания животных. К основным компонентам рациона можно отнести Diptera, Trichoptera, Lepidoptera и Coleoptera.

Используя данные сборов светоловушки (обилие отрядов насекомых), мы рассчитали ширину потенциальной трофической ниши для рукокрылых Среднего Зауралья, индекс полидоминантности для нее составил 2,3. Чтобы сравнить эту величину с реальными сведениями о питании животных в изучаемом районе, нами определялась, по данным О. Р. Гизуллиной [2013], ширина реализованной трофической ниши для фонового вида – двухцветного кожана (индекс полидоминантности 3,9). Рацион этого вида изучен О. Р. Гизуллиной по экскрементам животных, отловленных вблизи места расположения нашей светоловушки, в июле 2012 г. Согласно этим данным, основу питания вида составляют многочисленные и в наших сборах представители отряда Diptera (Nematocera, Brachycera), их доля в рационе 42,2 %. Кроме того, кожаны поедают в большом количестве Homoptera (Aphididae, Cicadellidae), Coleoptera (17,6 и 17,8 % соответственно) и небольшую долю Hemiptera (8,4 %), Neuroptera (Chrysopidae, Hemerobiidae) (6,9 %), Lepidoptera (3 %), Trichoptera (2,4 %), Hymenoptera (Ichneumonidae) (1,4 %). Реализованная трофическая ниша фонового вида [Гизуллиная, 2013] и учтенная нами потенциальная ниша хорошо перекрываются (индекс Мориситы 0,84). В этом случае речь не идет о понятии фундаментальной трофической ниши, предложенной Хатчинсоном. Индекс показывает, что описанная выше таксономическая структура сообщества ночных насекомых имеет сходные черты с перечнем пищевых объектов двухцветного кожана в исследуемом районе.

Структура рациона рукокрылых Среднего Урала

Группы членистоногих	Виды рукокрылых (размеры тела, мм)										
	<i>E. nilssonii</i> [50–60]	<i>Pl. auritus</i> [38–47]	<i>M. dasycneme</i> [51–73]	<i>M. daubentonii</i> [40–58]	<i>M. brandtii</i> [37–47]	<i>M. mystacinus</i> [39–43]	<i>M. nattereri</i> [37–48]	<i>*P. nathusii</i> [45–56]	<i>*N. noctula</i> [61–85]	<i>*V. murinus</i> [54–64]	
Класс Arachnida Araneae, Opiliones	0,8	17,6	–	3,6	–	–	17,4	0,5	–	–	–
Класс Chilopoda	–	5,9	–	–	–	–	0,8	–	–	–	–
Класс Insecta											
Еphemeroptera	10,0	10,0	–	1,6	–	–	–	1,02	–	–	0,1
Рlecoptera	10,0	10,0	–	–	–	–	10,0	10,0	–	–	0,3
Orthoptera	–	–	–	–	–	–	–	0,3	2,2	–	–
Dermoptera	1,1	7,4	–	4,0	–	–	1,3	–	0,4	0,2	–
Psocoptera	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,5
Homoptera	–	–	3,2	8,7	1,3	6,6	–	5,8	4,2	–	13,8
Hemiptera	–	0,4	1,5	5,0	0,01	3,8	3,2	1,6	3,6	–	5,7
Hymenoptera	–	2,0	0,5	9,9	1,9	1,7	10,7	3,9	3,6	–	2,9
Coleoptera	18,2	8,0	5,5	9,4	12,9	2,6	4,9	6,6	48,7	–	6,5
Neuroptera	–	3,0	–	4,3	1,7	1,4	–	5,7	0,1	–	7,5
Trichoptera	9,8	10,0	37,5	23,5	1,6	11,5	12,7	19,9	7,2	–	12,1
Lepidoptera	17,1	27,0	43,3	4,6	44,8	70,0	5,4	1,9	34,9	–	10,8
Diptera	49,3	32,8	69,9	25,4	36,1	2,0	42,9	58,4	65,5	–	40,1
Всего групп	8	12	7	11	8	8	10	12	10	–	12
Литературные источники	[Курсков, 1981; Ру- dell, 1989]	[Курсков, 1981; Ру- dell, 1989; Shiel et al., 1991]	[Zommer, Zommer, Смирнов, Вехник, 2014]	[Arnold et al., 2001; Flavin et al., 2001]	[Смирнов, Вехник, 2014]	[Смирнов, Вехник, 2014]	[Курсков, 1981; Shiel et al., 1991]	[Сологор, Петрусенко, 1973; Arnold et al., 2001]	[Сологор, Петрусенко, 1973; Смирнов, Вехник, 2014]	[Ваецгова, Петрусенко, 1973; Смирнов, Вехник, 1989]	
Ширина максимально реализованные трофические ниши рукокрылых	4,0	6,9	3,2	6,4	2,9	1,9	4,6	3,3	3,0	–	4,6

П р и м е ч а н и е. По литературным данным, полученным на территории Европы и европейской части России. Приведены максимальные значения обилия пищевых объектов. *Перелетные формы рукокрылых.

Нас интересовало, подходит ли изученный энтомокомплекс в качестве кормовой базы неморальным видам летучих мышей – лесному нетопырю, рыжей вечернице (*Nyctalus noctula* Schreber), усатой ночнице (*Myotis mystacinus* Kuhl.) и ночнице Наттерера (*M. nattereri* Kuhl) [Богдарина, Стрелков, 2003]. Для этого по литературным данным, полученным на территории Европы и европейской части России (см. табл. 2), мы рассчитали ширину максимально реализованной трофической ниши для всех видов рукокрылых, обитающих на Среднем Урале и Зауралье. Использовалось соотношение максимальных показателей обилия для той или иной группы корма. Максимально реализованная ниша оказалась у всех видов шире учтенной нами по данным светловушки потенциальной ниши, в том числе шире реализованной в районе исследований ниши фонового вида – двухцветного кожана. Исключением является усатая ночница (индекс доминантности 1,9). Степень перекрытия потенциальной и максимальной ниш достаточно высока для прудовой ночницы, лесного нетопыря, северного кожана и двухцветного кожана (индекс Мориситы от 0,89 до 0,95). Это означает, что таксономическая структура изученного энтомокомплекса в качестве кормовой базы наиболее подходит этим видам, в том числе единственному из неморальных видов – лесному нетопырю, который проникает в равнинное Среднее Зауралье по интразональным пойменным местообитаниям.

Но не только таксономическая структура энтомокомплекса – потенциальной кормовой базы – является определяющим фактором при выборе животными пищевых объектов, большое значение также имеет размер жертв. Ранее мы показали, что насекомые мелких и средних размеров категорий с мягким и твердым хитиновым покровом, преобладающие в наших сборах, составляют основу кормовой базы летучих мышей со средними размерами тела до 65 мм [Перушина и др., 2011]. Такие размеры тела характерны для большинства рукокрылых Среднего Урала и Зауралья (см. табл. 2). Исключением являются неморальный вид – рыжая вечерница и бореальный – прудовая

ночница. Они имеют относительно большие размеры тела, и поэтому их расселение в Среднем Зауралье может быть ограничено недостатком крупных объектов питания. Для этих видов отмечена узкая ширина максимально реализованной ниши – индекс меньше 3,2 (см. табл. 2). Это свидетельствует о большей их специализации в отношении потребляемых кормов и согласуется с литературными данными, полученными на территории Самарской Луки [Смирнов, Вехник, 2014]. Возможно, низкое разнообразие потребляемых кормов у этих видов компенсируется более высоким обилием и крупными размерами поедаемых насекомых. Данное предположение подтверждает тот факт, что на небольших речках с низким обилием насекомых, типичных для ландшафта равнинного Среднего Зауралья, крайне мала плотность прудовой ночницы, хотя ее кормовые станции тесно связаны с водоемами. В сравнении с ней близкая по экологии, но более мелкая по размерам водяная ночница в Среднем Зауралье – обычный вид; она, наоборот, успешно осваивает небольшие реки, возможно, благодаря тому, что компенсирует относительно низкое обилие корма широким спектром пищевых объектов (индекс ширины максимальной трофической ниши – 6,4).

Что касается рыжей вечерницы, то этот неморальный перелетный вид населяет преимущественно зону широколиственных и смешанных лесов, лесостепь и пустыни, проникает из европейской части России на территорию Южного Урала, встречается на юге Западной Сибири. Находки вида в пределах Среднего Урала известны только на западном макросклоне в Пермской обл. [Большаков и др., 2005]. В рационе рыжей вечерницы наряду с мелкими насекомыми, например, Diptera, важное место занимают достаточно крупные (более 20 мм) жуки семейств Cerambycidae, Lucanidae и бабочки семейств Lasiocampidae, Sphingidae [Сологор, Петрусенко, 1973; Курсков, 1981]. Поэтому, возможно, пищевые предпочтения могут ограничивать расселение этого вида в северные районы Западно-Сибирской равнины, в том числе и в равнинное Среднее Зауралье, где кормовая база летучих мышей представле-

на в основном насекомыми мелких и средних размеров, а их разнообразие и обилие ниже, чем известно для европейской части России.

Для остальных неморальных видов – ночниц усатой и Наттерера – не просматривается явной связи пищевых предпочтений с отсутствием в Среднем Зауралье. Трофическая ниша усатой ночницы имеет большое сходство с рационом близкородственного вида – ночницы Брандта ($K_{sc} = 0,5$). К тому же усатая ночница, обычная на западном макросклоне Среднего Урала в Среднем Предуралье, не встречается на востоке в равнинном Среднем Зауралье выше 57° с. ш., тогда как численность ночницы Брандта в этом районе существенно увеличивается [Первушина, Первушин, 2011]. Следовательно, между этими двумя видами возможна конкуренция за пищевые ресурсы. Но полученные в экотонных сообществах Самарской Луки данные свидетельствуют об обратном [Смирнов, Вехник, 2014]: выявлены различия между видами по частоте встречаемости кормовых объектов; в этом случае индекс перекрывания трофических ниш видов соответствует средним значениям. Основную часть в диете обоих видов составляют *Lepidoptera*, но в питании усатой ночницы большое значение имеют *Trichoptera*, а у ночницы Брандта, напротив, *Coleoptera* и *Diptera*. Такие различия в питании, по мнению авторов, обусловлены разными пространственными нишами и стратегией кормодобывания видов. Небольшие значения индекса ширины максимальной трофической ниши, полученные нами для этих двух видов, мы объясняем недостатком сведений об их питании.

В рационе еще одного неморального вида – ночницы Наттерера – много общего с бурым ушаном ($K_{sc} = 0,47$). Оба вида поедают значительную долю короткоусых двукрылых поотряда *Brachycera* (*Calliphoridae*, *Muscidae*, *Rhagionidae*) и бескрылых членистоногих (*Arachnoida* и *Chilopoda*). Из-за схожей стратегии кормодобывания, а именно способности схватывать добычу с поверхности, эти виды относят к группе “присадников”, хотя их трофические ниши различаются по обилию кормов [Shiel et al., 1991]. Ушан по сравнению с ночницей Наттерера имеет очень

широкий спектр питания (индекс ширины максимальной трофической ниши – 6,9), и, вероятно, поэтому встречается в пределах всей умеренной зоны Евразии. На Среднем Урале он является обычным, но малочисленным [Большаков и др., 2005]. Напротив, ночница Наттерера преимущественно населяет смешанные и лиственные леса европейского типа. Эти кормовые станции могут быть для нее наиболее подходящими, так как характеризуются мощной листовой подстилкой с высокой плотностью наземных членистоногих, важных для питания вида. Более точные сведения, подтверждающие это предположение, пока отсутствуют.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таксономическая структура сообщества насекомых равнинного Среднего Зауралья имеет много общего со структурой лесных энтомокомплексов европейской части России и Западной Сибири. Главным образом в его составе отмечены широко распространенные в умеренной зоне Евразии виды насекомых. Разнообразие и численность групп определены в большей степени биотопическими особенностями района исследований. Благодаря сочетанию разных биотопов, в сборах представлены насекомые, связанные с водными, луговыми и лесными растительными сообществами, а также с селитебными территориями человека.

Данная таксономическая структура энтомокомплекса как потенциальная кормовая база в той или иной степени подходит всем видам рукокрылых, обитающим на территории равнинного Среднего Зауралья. Она динамична и показывает особенности учтенной потенциальной трофической ниши видов в конкретный момент времени. Размерная структура энтомокомплекса характеризуется значительным преобладанием потенциальных кормовых объектов мелких и средних размеров. Небольшое количество насекомых крупных размеров (более 20 мм) может быть фактором, ограничивающим расселение видов рукокрылых с размерами тела больше 65 мм. К ним относится прудовая ночница. Мы предполагаем, что низкая численность это-

го вида в районе исследований обусловлена недостатком кормовых ресурсов, а именно низким обилием подходящих пищевых объектов, в том числе крупноразмерных. Вероятно, по этой же причине на территории равнинного Среднего Зауралья не встречается перелетный неморальный вид – рыжая вечерница. Сведения о питании других представителей “неморальной фауны” – ночниц усатой и Наттерера – не позволяют делать подобных предположений. По-видимому, отсутствие этих оседлых видов на территории равнинного Среднего Зауралья обусловлено другими причинами.

Авторы выражают признательность Г. Н. и В. Н. Бачуриным за возможность проведения исследований на территории Экологического научно-просветительского центра “Скородум”, благодарят сотрудника СОКМ А. А. Первушину за помощь в сборах насекомых и сотрудника ИЭРиЖ УрО РАН, д-ру биол. наук И. А. Богачеву за ценные советы при подготовке статьи. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 12-04-31257.

ЛИТЕРАТУРА

- Богдарина С. В., Стрелков П. П. Распространение рукокрылых (Chiroptera) на севере европейской части России // *Plecotus et al.* 2003. № 6. С. 7–28.
- Большаков В. Н., Орлов О. Л., Снитко В. П. Летучие мыши Урала. Екатеринбург: Академкнига, 2005. 176 с.
- Гизуллина О. Р. Пищевые предпочтения двухцветного кожана (Chiroptera, Vespertilionidae) в Среднем Зауралье // *Экология: теория и практика: мат-лы конф. молодых ученых*, 15–19 апреля 2013 г. ИЭРиЖ УрО РАН. Екатеринбург: Голицкий, 2013. С. 22–24.
- Горностаев Г. Н. Введение в этологию насекомых-фотоксенов (лет насекомых на искусственные источники света) // *Этология насекомых*. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1984. С. 101–167. (Тр. ВЭО; Т. 66).
- Замшина Г. А. С чем связаны различия в уровнях обилия у разных видов чешуекрылых Heterocera? // *Проблемы глобальной и региональной экологии: материалы конф. молодых ученых*, 31 марта – 4 апреля 2003. Екатеринбург, 2003. С. 50–55.
- Коломиец Н. Г., Терсков И. А. Лесные насекомые Сибири, реагирующие на ультрафиолетовый свет // *Изв. СО АН СССР. Сер. Биол.-мед. наук*. 1963. № 12, вып. 3. С. 82–90.
- Курсков А. Н. Рукокрылые Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1981. 136 с.
- Лесорастительные условия и типы лесов Свердловской области: практ. руководство / под ред. Б. П. Колесникова [и др.]. Свердловск, 1973. 176 с.
- Николаева Н. В. Кровососущие комары – потенциальные переносчики инфекций на Урале // *Экологические проблемы горных территорий: мат-лы Междунар. науч. конф.*, 18–20 июня 2002 г. Екатеринбург, 2002. С. 266–269.
- Ольшванг В. Н., Нуппонен К. Т., Лагунов А. В., Горбунов П. Ю. Чешуекрылые Ильменского заповедника. Екатеринбург: ИГЗ УрО РАН, 2004. 288 с.
- Первушина Е. М., Первушин А. А. Новые сведения о рукокрылых (Chiroptera, Vespertilionidae) Свердловской области // *Plecotus et al.* 2011. Вып. 14. С. 19–25.
- Первушина Е. М., Замшина Г. А., Николаева Н. В., Федякина М. А. Трофические связи насекомоядных рукокрылых на юге Среднего Урала // *Вестн. Удмурт. ун-та. Биология. Науки о Земле*. 2011. Вып. 3. С. 65–74.
- Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
- Смирнов Д. Г., Вехник В. П. Экология питания и дифференциация трофических ниш рукокрылых (Chiroptera: Vespertilionidae) в пойменных экосистемах Самарской Луки // *Изв. РАН. Сер. биологическая*. 2014. № 1. С. 53–64.
- Сологор Е. А., Петрусенко А. А. К изучению питания рукокрылых (Chiroptera) Среднего Приднепровья // *Вестн. зоологии*. Киев, 1973. Вып. 3. С. 40–45.
- Arnold A., Braun M., Becker N., Storch V. Contribution to the trophic ecology of bats in the upper Rhine Valley, southwest Germany // *Proc. of the VIIIth EBRS. Chiropterological Krakow*, 2001. Vol. 2. P. 17–27.
- Bauerova Z., Ruprecht A. L. Contribution to the knowledge of the trophic ecology of the parti-coloured bat, *Vespertilio murinus* // *Folia Zoologica*. 1989. Vol. 38, N 3. P. 227–232.
- Flavin D. A., Biggane S. S., Shiel C.B., Smiddy P., Fairley J. S. Analysis of diet of Daubenton's bat *Myotis daubentonii* in Ireland // *Acta Theriologica*. 2001. Vol. 46, N 1. С. 43–52.
- Shiel C. B., McAney C. M., Fairley J. S. Analysis of the diet of Natterer's bat *Myotis nattereri* and the common long-eared bat *Plecotus auritus* in the West of Ireland // *J. Zool.* 1991. Vol. 223. P. 299–305.

Rydell J. Food habits of northern (*Eptesicus nilssonii*) and brown long-eared (*Plecotus auritus*) bats in Sweden // Holarctic Ecology. 1989. Vol. 12. P. 16–20.

Zommer R., Zommer S. Ergebnisse zur Kotanalyse bei Teichfledermäusen, *Myotis dasycneme* (Boie, 1825) // Myotis. 1997. N 3. P. 103–107.

The structure of the Entomocomplex and its Role in the Feeding of Bats in the Plains of Middle Trans-Urals

E. M. PERVUSHINA¹, G. A. ZAMSHINA¹, N. V. NIKOLAYEVA¹, A. V. IVANOV¹,
V. N. OLSCHWANG¹, T. S. KOSTROMINA²

¹ Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS
620144, Yekaterinburg, 8 Marta str., 202

E-mails: pervushina@i-pae.uran.ru, galinka_1976@mail.ru, zoovginnv@pm.convex.ru,
fluegel@yandex.ru, olschw@mail.ru

² Sverdlovsk Museum of Regional Studies
620151, Yekaterinburg, General P.O. Box 207
E-mail: kostromina_ts@mail.ru

The taxonomic and size structure of the community of twilight and nocturnal insects inhabiting the plains of Middle Trans-Urals was studied. The studied community was represented by insects of 10 orders, predominantly small (up to 10 mm) and middle-sized (up to 20 mm). This insect community was regarded as potential food supply for the bats – a potential trophic niche. The effect of food preferences on the possibility of distribution of the nemoral bat species in the region of study was discussed.

Key words: community of nocturnal insects, bats, feeding, the Middle Urals.