

УДК 591.55:599.426

## СОЦИАЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ ВОДЯНЫХ НОЧНИЦ (*MYOTIS DAUBENTONII*, CHIROPTEA) В ВОЛЬЕРЕ

© 2012 г. Е. М. Первушина<sup>1</sup>, А. А. Первушин<sup>2</sup>, К. И. Бердюгин<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург 620144, Россия

<sup>2</sup>Свердловский областной краеведческий музей, Екатеринбург 620151, Россия

e-mail: pervushina@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 26.12.2010 г.

Социальное поведение *Myotis daubentonii* изучено в экспериментальных группах в условиях вольеры. Описан репертуар интеграционного дружелюбного, опознавательного и агонистического поведения вида. Приведены частотные характеристики отдельных поведенческих элементов. Во взаимодействиях ночниц преобладают элементы дружелюбного интеграционного поведения (61.6%), наименьшее значение имеют элементы агрессии (4.6%). Поведение животных, разных по полу и возрасту, различается. Самцы значимо чаще самок избегают контактов и демонстрируют агрессию, используя звуковые сигналы. Экспериментальные группы ночниц являются индивидуализированными сообществами; в 4-й группе выявлена четкая двухуровневая иерархия (доминант и остальные особи), возникновение которой, вероятно, вызвано условиями содержания в вольере.

*Ключевые слова:* социальное поведение, рукокрылые, водяная ночница.

В настоящее время имеется целый ряд работ, посвященных исследованию общественного поведения животных различных таксонов, в том числе и млекопитающих, но в отношении рукокрылых такие работы очень немногочисленны. Наиболее полные данные получены для видов, образующих относительно крупные колонии, доступные для наблюдения в естественных поселениях (Nelson, 1965; Van der Merwe, 1973; McCracken, Bradbury, 1981 и др.). Изучение поведения большинства других рукокрылых в природе, особенно в сезон активности вне пещер, затруднено. Поэтому приоритетными в этой области были и остаются до сих пор наблюдения в условиях вольеры, которые позволяют детально выявить взаимоотношения особей друг с другом (Каменева, 1976; Кожурина, Морозов, 2001; Britton, Jones, 1999 и др.).

Одним из видов летучих мышей, практически не изученным в отношении социального поведения, является широко распространенная в лесной зоне Палеарктики водяная ночница (*Myotis daubentonii*). Структура населения этого вида, как и у большинства других рукокрылых умеренных широт, определяется сменой в течение года периода активности и периода зимовки (гибернации) (Кузьякин, 1950). Поэтому несомненный интерес для нас представляли исследования пространственно-этологической структуры населения этого вида в период активности вне пещер. Необходимым их этапом стали наблюдения за формированием социальных взаимоотношений в эксперименталь-

ных группах в условиях вольерного содержания. Изложению результатов, полученных на этом этапе нашего исследования, посвящена данная статья.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Наблюдения за поведением животных проводили летом и в начале осени 2004–2006 гг. в условиях уличной вольеры размером 3.4 × 3.4 × 2.6 м, расположенной на территории биологической станции Уральского государственного университета им. А.М. Горького (Сысертский р-н Свердловской обл.). Вольера была оснащена “кормовым столиком”, на котором размещались кормушки и чашки с водой. На стенах вольеры были развешаны убежища — узкие деревянные скворечники высотой 70 см с различным внутренним строением, съемной крышкой и летком в нижней части. Число скворечников соответствовало максимальному количеству особей в группе. В неволе летучих мышей кормили естественным кормом — слегка обездвиженными ночными насекомыми, отловленными в светоловушку без анестезатора. Изредка животные охотились на насекомых, залетавших в вольеру. Дополнительно в пищевой рацион были включены личинки мучных хрущей. При содержании животных учитывали рекомендации Е.И. Кожуриной и ранее разработанные методики (Гусева, 1974).

Животных для экспериментов по поведению отлавливали в окрестностях биостанции на территории площадью около 16 км<sup>2</sup>. Отловы прово-

Таблица 1. Состав экспериментальных групп водяных ночниц

№ группы	Период эксперимента	Взрослые		Молодые	
		самки	самцы	самки	самцы
1	Август–сентябрь 2004 г.	1	–	–	3
2	Май–июнь 2005 г.	2	3	–	–
3	Август–сентябрь 2005 г.	2	2	1	1
4	Август–сентябрь 2006 г.	2	3	–	–
Всего		7	8	1	4

дили в теплое время года с помощью паутинных сетей и мобильной ловушки (Борисенко, 1999) по возможности в разных местах обитания (расстояние между точками 1.5–2.0 км). Более подробно методика отлова описана нами ранее (Первушина, 2006).

В ходе исследований применяли методику группового ссаживания, используемую в экспериментах с грызунами (Осипова, Сербенюк, 1992), с некоторыми изменениями для рукокрылых. Перед ссаживанием в вольере ночниц передерживали поодиночке в небольших клетках размером 50 × 50 × 60(90) см в течение 2–10 дней в зависимости от времени, необходимого для адаптации животного к условиям неволи. Адаптацию в этом случае рассматривали как привыкание летучих мышей самостоятельно питаться из кормушек. После адаптации животных одновременно помещали в вольеру, формируя тем самым экспериментальную группу. Наблюдения в вольере были проведены в 4 экспериментальных группах, в составе которых были особи, различные по полу, возрасту и функциональному состоянию (табл. 1). По возрасту ночниц делили на взрослых особей и молодых первого года жизни, способных к самостоятельному полету. У последних сохраняются хрящевые прослойки в местах сочленения метакарпальных костей и фаланг передних конечностей.

За первой группой наблюдали 5 сут, за 2-й и 4-й – 25 сут, за 3-й – 26 сут. Эксперименты в 1, 3, 4 группах проводили во второй половине лета – начале осени, когда у водяных ночниц на Среднем Урале происходит расформирование выводковых колоний и начинаются миграции в места спаривания и зимовки (Первушина, 2006). Для сравнения наблюдения за 2 группой проведены в другую фазу генеративного цикла – в период формирования выводковых колоний. В ходе эксперимента из-за отказа от пищи были изъяты самец № 9 (группа 2) на 22-е сут, и самец № 15 (группа 3) на 19-е сут.

Наблюдения в вольере и съемку на видеокамеру осуществляли в целом через день – на 1-, 3-, 5-, 7-, 9-, 11-, 13-, 15-, 21-, 23-, 25-е сут, в сумеречно-ночные часы активности летучих мышей. Время

наблюдений за одни сутки составило 3.2–5 ч для 2 группы, и 5–8.3 ч для 1, 3, 4 групп; продолжительность съемок увеличивалась к 25 сут. Отличия в продолжительности наблюдений разных групп, а также разных суток у каждой отдельной группы обусловлены увеличением длины темного времени суток и, соответственно, увеличением времени активности животных. На характер активности ночниц оказывали влияние и условия неволи. Так, в ряде случаев ночницы начинали вылетать из убежищ задолго до наступления сумерек.

Наблюдатель с видеокамерой находился непосредственно в вольере и оставался почти неподвижным. Вольера освещалась лампами красного света. На камеру снимали по возможности все взаимодействия особей, происходящие как на поверхности сетки вольеры, так и в полете. Отмеченные контакты, но не попавшие в поле зрения объектива, записывали голосовым сообщением на камеру. Для характеристики общей социальной поведенческой активности особей использовали показатель “число взаимодействий”, под которым подразумевали число элементарных непосредственных контактов особей (Олейниченко и др., 2002). Контактom считали действия, происходящие на расстоянии не более двух длин расправленного крыла (20 см). При оценке звуковой сигнализации учитывали сигналы только слышимого диапазона. Контакты животных в убежищах не фиксировали, оценивали только характер размещения на дневке.

В экспериментах по поведению использовали 20 водяных ночниц. Всего было затрачено 221.3 ч, отмечено 3729 контактов. Математическую обработку полученных данных проводили с использованием пакета программ Statistica for Windows 6.0. Для оценки значимости полученных различий использовали критерий  $\chi^2$  Пирсона; для измерения степени зависимости между частотами разных элементов поведения использовали коэффициент корреляции Спирмена и Кендэлла, а для нормального распределения – коэффициент Пирсона (Лакин, 1990). Частоту элементов поведения особей рассчитывали с учетом различий между группами по количеству часов, затраченных на наблюдение.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Типология элементов социального поведения  
в вольере

При описании социального поведения водяных ночниц в вольере мы подробно рассматриваем взаимодействия животных, не связанные с пищевым поведением в кормушках и репродуктивным (спаривание) поведением (Панов, 1983). Они составили 88.6% от общего числа зарегистрированных контактов ( $n = 3729$ ). Кормовое поведение ночниц в условиях неволи (11.3% контактов) и репродуктивное поведение (0.1%) кратко описано нами отдельно.

Элементы непосредственно социального поведения были объединены нами в 4 основные типа по аналогии с таковыми у грызунов и насекомоядных (Осипова, Сербенюк, 1992; Олейниченко и др., 2002), частота их демонстрации ночницами приведена в табл. 2. Это агрессивные, интеграционные дружелюбные (направленные на объединение особей), опознавательные контакты, а также избегание взаимодействий.

**Агрессивные** взаимодействия представляют собой поведение в конфликтных ситуациях (Зорина и др., 2002). В поведении ночниц элементы этого типа составили 4.6% от общего числа социальных контактов и значительно уступали по частоте проявления дружелюбным интеграционным и опознавательным действиям (см. табл. 2). Практически все агрессивные действия отмечены за пределами кормового столика.

Наибольшее значение имели формы не прямой агрессии — демонстрация угрозы, которая представляла собой агрессивный писк или/и резкий бросок в сторону партнера (рис. 1а). Агрессивный писк представляет собой резкий и громкий акустический сигнал слышимого диапазона, с помощью которого ночницы обычно демонстрируют недовольство, будучи потревоженными другими членами группы. Эти сигналы отмечены практически во всех конфликтных ситуациях. Частоты проявления элементов не прямой агрессии положительно коррелируют между собой ( $r = 0.64$ ,  $p < 0.05$ ).

Элементы прямой агрессии — нападение с укусами и погоня (табл. 2, рис. 1б). Нападение обычно сопровождалось быстрым бегством нарушителя и редко заканчивалось продолжительной дракой животных. Мы выделили две формы погони. Это погоня на поверхности сетки вольеры и погоня в полете, в процессе которой одно животное старается на лету сбить другое. В этом случае преследование обычно продолжалось после приземления ночниц на сетку вольеры; пострадавшее животное спасалось бегством или затаивалось. По частоте проявления элементы прямой агрессии положительно коррелируют между собой ( $r =$

$= 1.0$ ,  $p < 0.05$ ). Наибольшее их число отмечено в 4-й группе.

**Избегание** контактов или отказ от взаимодействий с сородичами нередко относят к комплексу реакций агонистического поведения (Зорина и др., 2002). Элементы этого типа мы рассматриваем отдельно, поскольку нежелание вступать в контакт с сородичами не всегда имеет агрессивный характер. Как показали эксперименты, в поведении водяных ночниц избегание контактов составило 13.3% от общего числа социальных контактов. Чтобы избежать нежелательного контакта, ночницы чаще улетали или отползали на безопасное расстояние от партнера. В редких случаях они спасались бегством, а затем взлетали. Изредка наблюдали реакцию затаивания, которой часто завершались опознавательные контакты. Частота проявления этого элемента положительно коррелирует с элементами поведения, предполагающими между животными расстояние 10–20 см ( $0.52 < r < 0.7$ ,  $p < 0.05$ ).

**Интеграционные** дружелюбные контакты, направленные на сближение особей, занимали основное положение во взаимодействиях рукокрылых (табл. 2, рис. 1) и составляли 61.6% от общего числа социальных контактов. Они наиболее разнообразны, что свидетельствует о важной роли интеграционного “позитивного” поведения в жизни рукокрылых.

Наиболее часто отмечались контакты, осуществлявшиеся между животными на расстоянии 10–20 см — это равно приблизительно одной или двум длинам расправленного крыла ночниц. Можно предполагать, что именно такое расстояние соответствует индивидуальной дистанции каждой особи (Панов, 1983). К этим элементам мы отнесли фиксированное расположение индивидов на расстоянии 10–20 см и следование за партнером (табл. 2, рис. 1е). Из них первый элемент имеет максимальную частоту проявления и положительно коррелирует с интеграционными контактами, предполагающими тактильное взаимодействие и движение животных ( $0.53 < r < 0.54$ ,  $p < 0.05$ ).

Остальные элементы дружелюбного поведения проявлялись на меньшей дистанции между партнерами. Самые распространенные среди них — нахождение рядом, касаясь только боковой (дорсальной) части тела партнера, и нависание над партнером (рис. 1в, 1и). Они определяются расположением особей относительно друг друга и сопровождаются тактильными контактами. Первый элемент отмечался чаще, чем остальные элементы в этой группе (табл. 2). Сюда же включены — подставление под обнюхивание, напользание сверху на партнера, переползание, при котором имеет место обтирание крыла о ниже расположенную особь (рис. 1д), касание, подлезание под партнера (рис. 1з), а также чистка — вылизывание одной

**Таблица 2.** Частота элементов социального поведения водяных ночниц в вольере (с учетом различий времени наблюдения за группами)

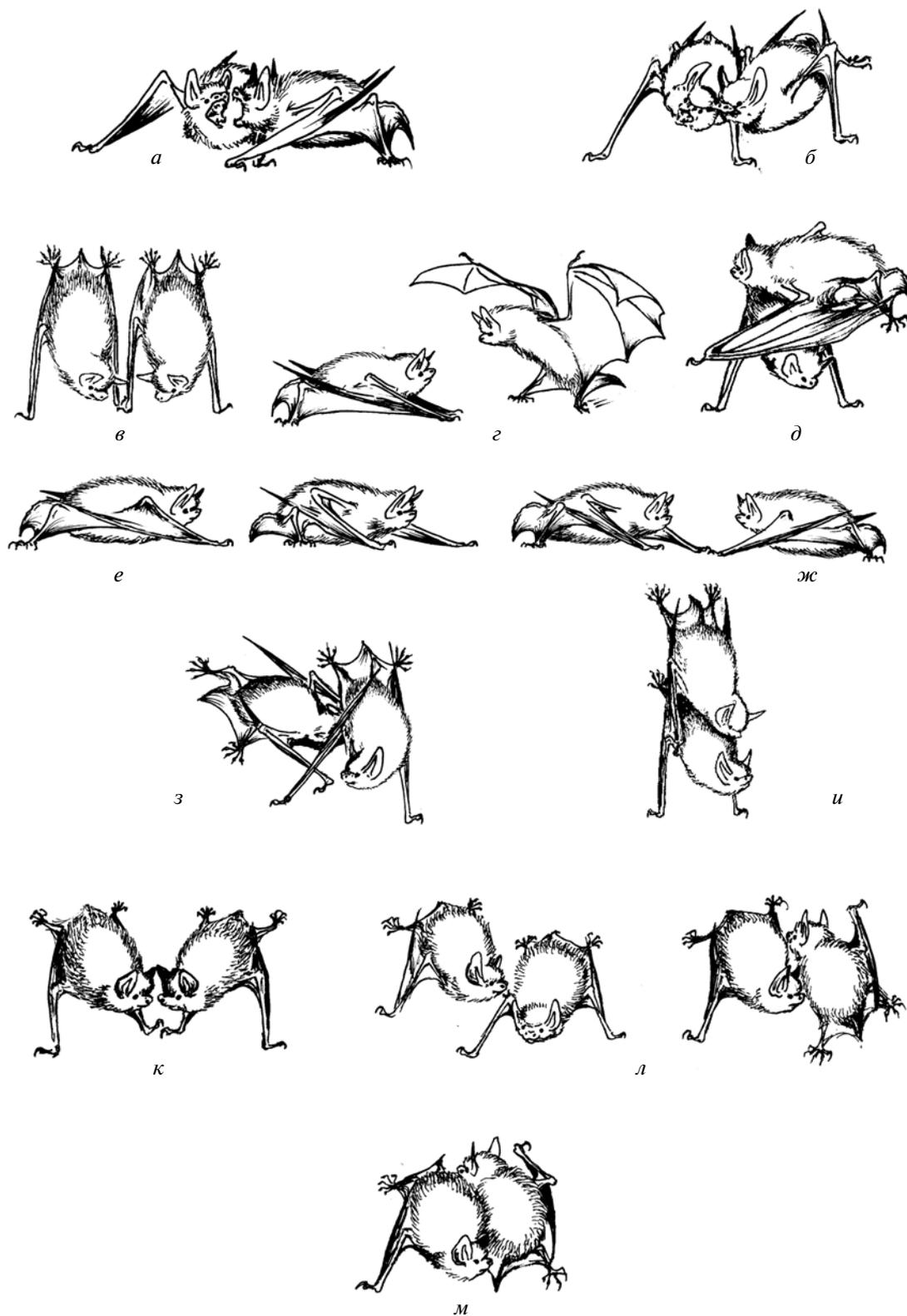
Элементы поведения	$M \pm m$	max	Число контактов
Агрессивные контакты	2.12		
нападение с укусами	$0.1 \pm 0.06$	1.0	11
резкий бросок в сторону партнера	$0.2 \pm 0.09$	1.8	15
погоня	$0.02 \pm 0.02$	0.3	2
погоня в полете	$0.3 \pm 0.32$	6.4	41
агрессивный писк	$1.5 \pm 0.38$	7.0	86
Отказ от контактов	6.9		
затаивание	$0.3 \pm 0.12$	2.2	33
избегание-отползание	$2.4 \pm 0.49$	7.0	152
быстрое бегство	$0.1 \pm 0.05$	1.0	5
улетает	$4.1 \pm 1.03$	20.6	247
Интеграционные дружелюбные контакты	27.08		
следование	$1.8 \pm 0.36$	6.0	111
подставление под обнюхивание	$0.3 \pm 0.12$	1.6	16
находятся рядом*	$4.4 \pm 0.72$	11.9	356
находятся на расстоянии 10–20 см*	$9.8 \pm 1.62$	21.4	866
присаживание перед партнером	$2.5 \pm 0.42$	16.9	111
присаживание на партнера	$0.4 \pm 0.14$	2.1	30
присаживание рядом	$2.9 \pm 0.85$	15.7	187
подползание навстречу друг другу*	$1.3 \pm 0.39$	5.8	74
подползание одного к другому	$1.3 \pm 0.23$	3.3	102
переползание через партнера	$0.2 \pm 0.07$	1.0	9
касание	$1.0 \pm 0.31$	5.4	83
проползание рядом	$0.2 \pm 0.08$	0.9	21
нависание над партнером	$0.6 \pm 0.26$	4.1	36
подлезание под партнера	$0.3 \pm 0.13$	2.1	23
наползание поверх партнера	$0.1 \pm 0.05$	0.8	5
вылизывание партнера	$0.01 \pm 0.01$	0.2	1
Опознавательные контакты	7.9		
назо-назальные контакты*	$4.1 \pm 0.63$	10.2	334
назо-анальные контакты	$1.8 \pm 0.42$	6.0	101
назо-медиальные контакты	$1.6 \pm 0.31$	5.8	125
обнюхивание без касания партнера	$0.4 \pm 0.15$	2.8	48
Другие элементы поведения			
другие звуковые сигналы	$0.6 \pm 0.14$	2.1	44
неагрессивные столкновения в полете*	$0.2 \pm 0.07$	0.9	24
ползание вокруг партнера – “кружение”	$0.04 \pm 0.03$	0.4	5

\* Примечание.  $M \pm m$  – среднее арифметическое и его ошибка; max – максимальное значение для одной особи; элемент всегда отмечался двусторонне, т.е. для каждой участвующей в контакте особи. Общее число контактов  $n = 3303$ .

особи другой. Интересно заметить, что чистка наблюдается при подлезании под партнера, между этими элементами выявлена положительная корреляция ( $r = 0.69$ ,  $p < 0.05$ ). Следовательно, демонстрация последних двух элементов может быть обусловлена той или иной социальной ролью особи в группе. В целом тактильные элемен-

ты положительно коррелируют между собой ( $0.55 < r < 0.72$ ,  $p < 0.05$ ), а также с интеграционными действиями, предполагающими индивидуальную дистанцию 10–20 см ( $0.53 < r < 0.66$ ,  $p < 0.05$ ) и движение особей ( $0.47 < r < 0.77$ ,  $p < 0.05$ ).

Следующая серия элементов связана с движением ночниц относительно друг друга. Сюда от-



**Рис. 1.** Элементы поведения водяных ночниц: агрессия (*а* – резкий бросок в сторону партнера, *б* – нападение с укусами); интеграционные дружелюбные (направленные на сближение) контакты (*в* – находятся рядом, *г* – присаживание перед партнером, *д* – переползание, *е* – следование, *ж* – подползание навстречу, *з* – подлезание под партнера, *и* – нависание друг над другом); опознавательные контакты (*к* – назо-назальный, *л* – медиальное обнюхивание, *м* – назо-анальный). Автор рисунков А.А. Первушин.

носятся присаживание перед партнером или подлетание навстречу (рис. 1з), присаживание на партнера, присаживание рядом, подползание партнеров навстречу друг другу (рис. 1ж), подползание одного из партнеров, проползание рядом. В ряде случаев эти элементы сопровождаются демонстрацией опознавательных контактов и положительно коррелируют с ними ( $0.49 < r < 0.54$ ,  $p < 0.05$ ).

**Опознавательные** контакты, связанные с ольфакторной сигнализацией (хемокоммуникацией), играют важную роль при взаимодействии ночниц. Большое значение запаха в группировках рукокрылых отмечено для некоторых тропических видов (Nelson, 1965; Bouchard, 2001). Последний автор установил, что рукокрылые способны различать пол и принадлежность особей к колонии по запаху внутриушного вещества и содержимого сальных желез на лицевой части головы.

Мы отнесли к этой группе элементы поведения, предполагающие обнюхивание животных друг другом (табл. 2); они составили 18.4% от общего числа социальных контактов. Опознавательные контакты определяются расположением специфических кожных желез на теле животных. У представителей рода ночниц (*Myotis*) имеются параназальные, подмышечные, а также железы зоны анального канала (Кожурина, 1990), что в целом соответствует области обнюхивания водяными ночницами друг друга в условиях эксперимента. Опознавательные взаимоотношения представлены назо-назальными, назо-анальными и назо-медиальными контактами (рис. 1к, 1л, 1м), а также обнюхиванием на расстоянии без прикосновения. Наиболее часто отмечался первый элемент (табл. 2). В целом опознавательные контакты в вольере обычно сопровождались дружелюбными интеграционными действиями ( $0.49 < r < 0.83$ ,  $p < 0.05$ ).

Отдельно от выделенных 4 типов мы рассмотрели элементы социального поведения, **мотивация которых остается до конца неясной**. Частота проявления этих элементов незначительна (табл. 2). Это тихое “цвирканье” — звуковая реакция, которая довольно часто отмечалась при демонстрации тактильных контактов: нахождение рядом, нависание друг над другом ( $0.45 < r < 0.57$ ,  $p < 0.05$ ), и опознавательных действий ( $r = 0.53$ ,  $p < 0.05$ ). По всей вероятности, данная реакция не связана с агрессией.

В эту же категорию элементов можно отнести столкновения в полете, которые не имеют явного агонистического характера, а скорее напоминают игру. Частота данного элемента положительно коррелирует с интеграционными взаимодействиями ( $r = 0.51$ ,  $p < 0.05$ ). Отдельно был выделен элемент — “кружение” вокруг партнера при перемещении по сетке. Он положительно коррелирует с некоторыми интеграционными тактильными и

двигательными контактами ( $0.50 < r < 0.58$ ,  $p < 0.05$ ), и, по-видимому, является формой дружелюбного поведения.

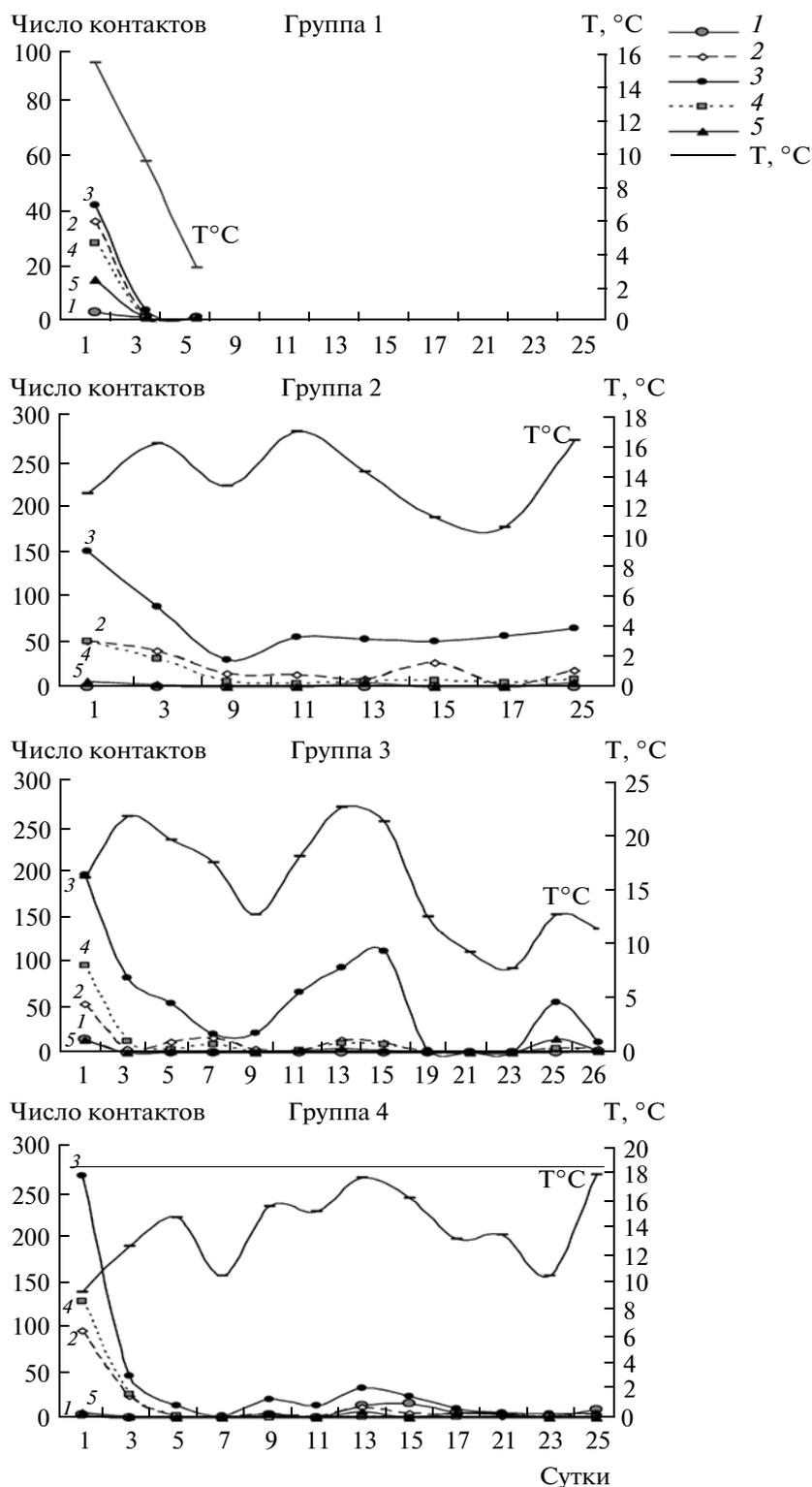
Отдельно мы приводим краткое описание **пищевого** (отношения в кормушках) и **репродуктивного** (непосредственно спаривание) поведения.

**Контакты в кормушках** в целом имели дружелюбный характер. Ночницы стремились использовать кормушки, уже занятые другими членами группы, оставляя без внимания свободные полные корма. Следует отметить, что в кормушках ранее агрессивно настроенные особи не обращали внимания друг на друга. Возможно, в этом случае агрессия отсутствовала в связи с обилием пищи.

**Репродуктивное поведение** водяных ночниц за все время наблюдений было отмечено только один раз в 3-й группе у единственной пары (взрослые самец № 11 и самка № 16) на 25-е сут. Непосредственно спариванию животных предшествовала обоюдная чистка (груминг), которая сопровождалась вылизыванием анальной зоны. Ночницы спаривались, повиснув вниз головой и цепляясь задними конечностями за сетку потолка. Длительность акта составила около 3 ч. Большую часть этого времени животные были неподвижны. До спаривания взаимодействия самца и самки особенно не отличались от взаимодействий других членов группы. Не было отмечено связанных с репродуктивным поведением реакций (территориальное поведение самца и привлечение самки с использованием акустических меток, запаха и т.д.), известных для представителей родов *Nyctalus*, *Pipistrellus*. В то же время самец демонстрировал по отношению к самке большое число интеграционных и опознавательных контактов, что свидетельствует об инициативе самца при выборе полового партнера.

#### Структура и динамика взаимоотношений в экспериментальных группах

Ночницы наиболее интенсивно контактировали в первые сутки существования групп (рис. 2). В среднем за первые сутки было отмечено до 58% контактов от их общего числа за весь период наблюдений. Так, в первой группе частота контактов в первые сутки составляла 20.3 контактов/ч, во второй — 81.5, в третьей — 75, в четвертой — 80.3. В последующие дни, независимо от количества затраченных на наблюдение часов, число контактов во всех группах уменьшалось в среднем до 9.6 контактов/ч за одни сутки и оставалось таким до конца эксперимента. Активность при этом менялась в течение темного времени суток. Наиболее активно ночницы контактировали в первую половину ночи (2–4 ч после наступления сумерек). Во второй половине активность заметно снижалась, так как часть особей возвращалась в убежище. Это, возможно, связано с особенно-



**Рис. 2.** Динамика типов поведения в экспериментальных группах ночниц: 1 – явная агрессия, 2 – избегание контактов, 3 – интеграционные дружелюбные контакты, 4 – опознавательные контакты, 5 – агрессивные звуковые сигналы, Т °С – температура воздуха.

стями биологии изучаемого вида. Число отмеченных взаимодействий зависело и от погодных условий (см. рис. 2). При понижении температу-

ры воздуха (ночью до 3–9°C) или при наличии дождя число контактов было минимальным (0.3 контактов/ч за сутки) или они не были отмечены во-

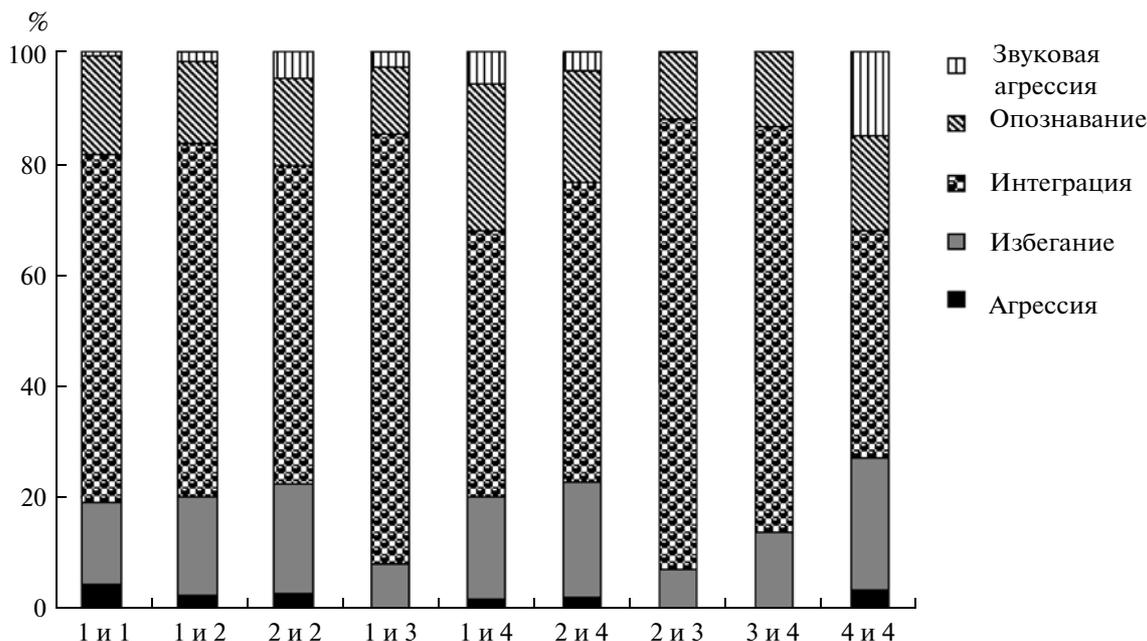


Рис. 3. Относительная частота контактов между ночницами разного пола и возраста: 1 – взрослые самки, 2 – взрослые самцы, 3 – молодая самка, 4 – молодые самцы.

все (группа № 1 – 3-и, 5-е сут; группа № 3 – 21-е, 23-е сут). Статистически значимой связи между этими параметрами нами не выявлено.

В отношениях ночниц за все время существования экспериментальных групп преобладали элементы дружелюбного интеграционного поведения (см. рис. 2). В первые сутки они составили от 34.4 до 58.8 % в разных группах. В дальнейшем их доля также оставалась высокой (45.5–93.3%). Наряду с этим важную роль играли опознавательные контакты. Максимальное их число было отмечено в первые сутки и составило 42–78% от общего числа контактов данного типа, из чего следует, что именно в первые сутки происходит активное запечатление членами группы специфических запахов друг друга.

Что касается агонистических форм поведения, то специфика их наличия в каждой группе различна. В 1-й и 3-й группах явные агрессивные действия наблюдали только в первые сутки пребывания ночниц в вольере (рис. 2). При подсаживании в 3-ю группу “чужака” на 26-е сут отношение членов группы к нему было в основном нейтральным, и он заселился с остальными членами группы в одно укрытие.

Иначе складывались отношения во 2-й и 4-й группе (рис. 2). Во 2-й группе явные агрессивные действия не были выявлены. Мы полагаем, что в этой группе поведение животных в большей степени было направлено на стремление друг к другу, нежели на агрессию к сородичам, поскольку срод-

ки наблюдения за группой пришлось на период весенних миграций и формирование выводковых колоний. По-другому развивались отношения в 4-й группе, где элементы прямой агрессии отмечались, как и в других группах, только в первые сутки, но затем, начиная с 9 дня, они были отмечены снова и сохранялись до конца эксперимента. Наличие большого количества элементов явной агрессии в этой группе свидетельствовало о формировании двухуровневой структуры иерархических отношений: доминант и остальные особи.

На протяжении длительного времени существования каждой группы в вольере изменялся характер использования животными убежищ в дневное время суток. Несмотря на конфликтные ситуации вне убежищ, различные по своему функциональному состоянию особи заселяли укрытия совместно, самцы и самки могли использовать одно укрытие. В первый день пребывания в вольере ночницы располагались поодиночке или парами на разных участках, не всегда занимая укрытия. В последующие дни все животные заселяли одно убежище (группы 1, 3) или разные укрытия по одной, две и три особи (группы 2, 4). Занимая убежище совместно, животные располагались в разных его частях группами и поодиночке на некотором расстоянии друг от друга.

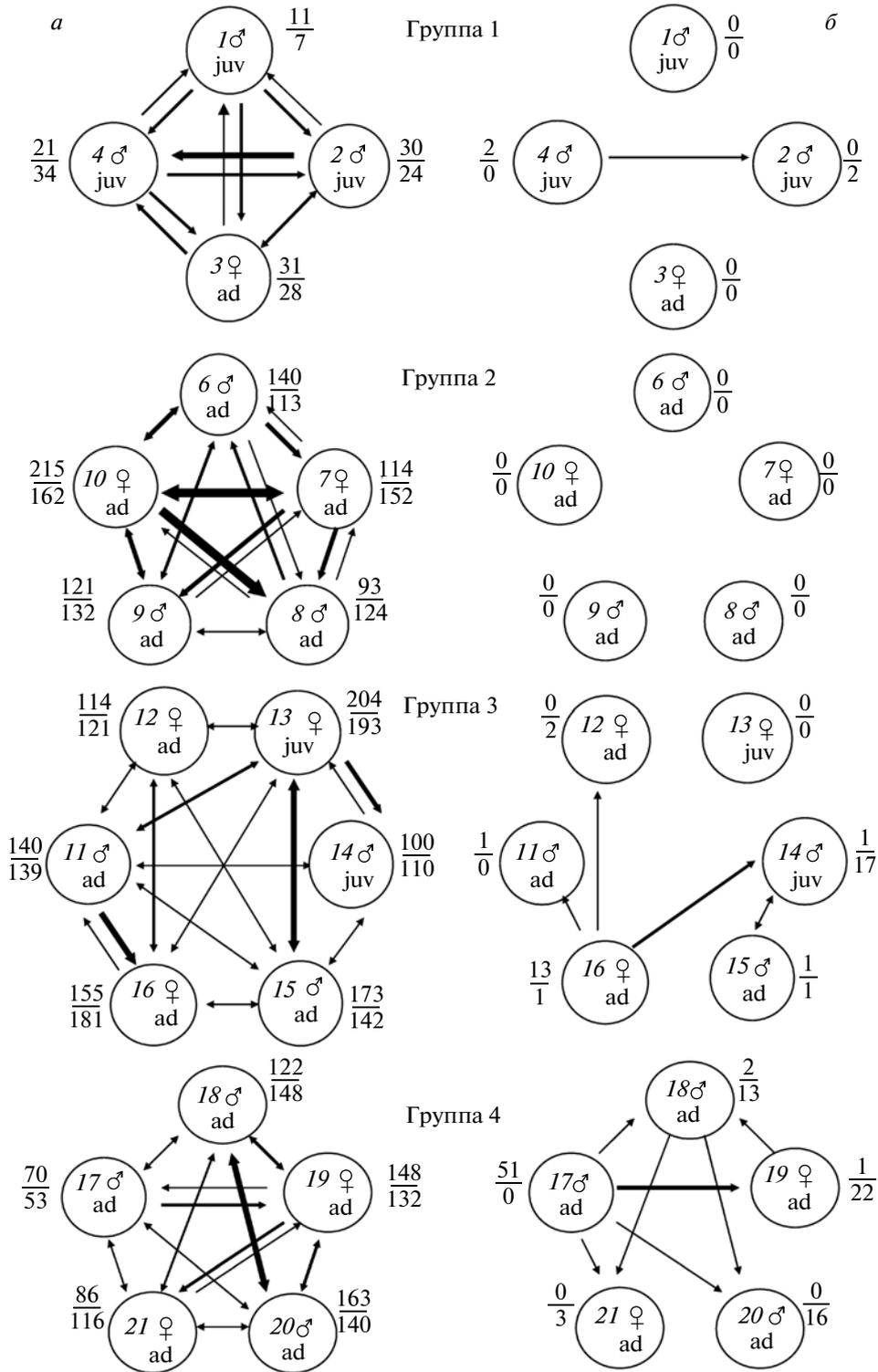
**Характер взаимодействий.** Анализ показал, что уровень социальной активности варьировал по ряду показателей в зависимости от пола и возраста ночниц (рис. 3). Наиболее активно контакти-

ровали разнополые взрослые животные, число взаимодействий между ними составило 43.1% от общего числа контактов. Самцы, независимо от возраста, значимо чаще, чем самки избегали контактов и издавали агрессивные звуковые сигналы по отношению друг к другу ( $\chi^2 > 17.06$ ,  $p < 0.01$ ,  $df = 4$ ). Элементы явной агрессии были обычны между взрослыми животными разного и одного пола, а также между молодыми самцами. По сравнению с контактами разнополых особей между взрослыми самцами мы чаще наблюдали непрямую агрессию в виде звуковых сигналов, а между взрослыми самками явную агрессию ( $\chi^2 > 13.04$ ,  $p < 0.05$ ,  $df = 4$ ). Взаимодействия взрослых и молодых животных редко имели явно агрессивный характер. Так, в отношениях взрослых самок и молодых самцов значимо высок уровень проявления опознавательной активности (обнюхивание) и агрессивных звуковых сигналов ( $\chi^2 > 11.38$ ,  $p < 0.05$ ,  $df = 4$ ). Инициаторами прямой агрессии чаще становились взрослые ночницы, не зависимо от пола, а инициаторами не прямой агрессии в виде звуковых сигналов – молодые самцы ( $\chi^2 > 14.09$ ,  $p < 0.01$ ,  $df = 4$ ). Что касается дружелюбных интеграционных контактов, то их демонстрировали (принимали и инициировали) все ночницы, независимо от пола и возраста. Максимальное число этих действий было направлено к молодой самке, которая также чаще, чем остальные особи, была инициатором контактов данного типа ( $\chi^2 > 12.83$ ,  $p < 0.05$ ,  $df = 4$ ).

**Направленность контактов.** В поведении водяных ночниц наблюдались индивидуальные особенности. Как видно на рис. 4, у каждой особи элементы дружелюбного и агрессивного поведения имеют разную частоту демонстрации. Эти действия ночниц были избирательными по отношению к членам группы, то есть взаимодействия особей имели четко направленный характер. Существование различий в соотношении направленных на каждую особь и инициированных ею действий позволяет выделить условные ранги особей в исследуемых группах. О наличии рангов также косвенно свидетельствует тот факт, что во всех группах наблюдалась очередность вылета животных на кормежку. Из убежища на протяжении нескольких суток подряд первой вылетала одна и та же особь, она же залетала последней и дольше остальных находилась вне убежища. В 1-й группе это молодой самец № 4 (в течение 5 сут), во 2-й – взрослый самец № 9 (17 сут), в 3-й – участвовавшая в спаривании взрослая самка № 16 (23 сут). В 4-й группе на протяжении 9 сут вылетал взрослый самец № 18, а в период с 13-х по 23-и сутки его заменил взрослый самец № 17. Такой порядок сохранялся даже если члены группы занимали разные укрытия. Анализ социограмм (см. рис. 4) показал, что эти животные наиболее часто демонстрировали прямую агрессию по отноше-

нию к другим членам группы, а последние чаще избегали первых. Это, на наш взгляд, указывает на высокий ранг данных особей. Остальные члены группы вылетали на кормежку с разной очередностью, но последней укрытие покидала обычно одна и та же особь. В 1-й группе это молодой самец № 1, во 2-й – взрослый самец № 8, в 3-й – молодой самец № 14, в 4-й – взрослая самка № 21. По сравнению с другими эти индивиды были мало активны, на них чаще была направлена агрессия явная и/или в виде звуковых сигналов, а также они реже являлись инициаторами дружелюбных отношений, что может свидетельствовать об их низком ранге в группе. Очередность вылета животных на кормежку устанавливалась приблизительно на 5–7-е сут пребывания ночниц в вольере, что косвенно свидетельствует о стабилизации отношений в группах в эти сроки, за исключением 4-й группы.

Описанная последовательность вылета нарушалась, например, в случае резкого понижения температуры окружающей среды, в отсутствие одного из членов группы или при наличии явной иерархии. Например, во 2-й группе после изъятия из эксперимента самца № 9 его первое место в очередности вылета на кормежку занял взрослый самец № 6, который ранее вылетал из убежища вторым номером. В 4-й группе последовательность вылета особей изменилась в связи с формированием на 9-е сутки двухуровневой иерархии в отношениях ночниц. Первоначально лидирующее положение во время вылета занимал взрослый самец № 18. На 9-е сутки очередность вылета нарушилась, а на 13-е и в последующие сутки первым из убежища стал вылетать взрослый самец № 17, который проявил жесткую агрессию в отношении всех членов группы (рис. 4). До этого момента он вылетал на кормежку предпоследним и имел на своем счету небольшое число инициированных дружелюбных контактов. В большей степени агрессии со стороны доминанта подвергались самки № 19 и 21. Возможно, поэтому они стали вылетать к кормушке днем и занимать укрытия отдельно от других членов группы. Ранее они использовали одно убежище совместно с самцами. После смены лидера последние продолжали размещаться на дневку в одном убежище, но № 18 стал вылетать на кормежку вторым и третьим. По сравнению с другими членами группы он, возможно, имел более высокое положение. Об этом свидетельствует небольшое количество агрессивных действий доминанта по отношению к нему. Третий самец в группе (№ 20) демонстрировал по отношению к доминирующему самцу элементы подчинения, вылизывая его. В последний день эксперимента все животные в этой группе заселили на дневку одно убежище.



**Рис. 4.** Социограммы взаимоотношений ночниц в вольере: *a* – дружелюбные (интеграционные и опознавательные) контакты, *b* – прямая агрессия. Толщина стрелок пропорциональна числу инициированных особью актов. В числителе – суммарное число инициированных особью актов, в знаменателе – суммарное число направленных на особь актов.

## ОБСУЖДЕНИЕ

На основании полученных нами сведений можно описать некоторые черты социального поведения водяной ночницы.

При взаимодействии особей этого вида в вольере большое значение имеет дружелюбное поведение, направленное на объединение. Даже при наличии между животными агрессии они стремятся совместно использовать кормовую территорию и заселить одно убежище. Пространственное разделение ночниц происходит преимущественно посредством не прямой агрессии, реакции избегания и соблюдения индивидуальной дистанции. Чаще эти действия проявляют по отношению друг к другу самцы независимо от возраста. Они обычны и между молодыми самцами первого года жизни и взрослыми самками. Это согласуется с тем, что в естественных условиях взрослые самцы предпочитают селиться одиночно в течение всего периода активности, а молодые самцы чаще, чем самки, отселяются во второй половине лета от материнских колоний (Первушина, 2008). В связи с этим уровень агрессивных действий между взрослыми животными и молодыми самцами может возрастать во второй половине лета.

В условиях вольеры отмечается большое число контактов на расстоянии одной или двух длин расправленного крыла, которое, вероятно, соответствует индивидуальной дистанции каждой особи (Панов, 1983). В природе в скоплениях ночниц дистанция между ними чаще практически отсутствует. Мы объясняем это тем, что в природе обычно наблюдают уже сформированные группы (выводковые или зимовочные колонии и т.д.), в составе которых функциональное состояние большинства животных предполагает объединение. Наоборот, в условиях вольеры мы рассматривали особенности социального поведения ночниц в процессе формирования группы, а не в стабильный период ее существования. В естественных поселениях отношения такого рода могут складываться между животными одного вида, населяющими одну территорию, но принадлежащими к группировкам разного функционального значения (выводковые колонии самок, группы самцов и т.д.), к одной или разным популяциям.

Что касается жесткой агрессии и двухуровневой иерархии, наблюдавшихся в одной из групп водяных ночниц, то, на наш взгляд, это поведение обусловлено их содержанием в вольере. Агрессивные формы поведения нередко возникают при содержании млекопитающих в неволе (Зорина и др., 2002). Случаи проявления в этих условиях жесткой агрессии рукокрылых к особям своего вида и, как следствие, четкая иерархия, также известны. Например, у подковоносов Мегели (*Rhinolophus mehelyi*) конфликтное поведение наблюдали во время охотничьего полета в большой уличной вольере,

хотя на дневке отношения между животными имели дружелюбный или нейтральный характер (Каменева, 1976). Агрессия отмечалась и у вампиров (*Desmodus rotundus*) при введении в вольеру теплокровной жертвы, но она отсутствовала в нетипичной для естественных условий ситуации — при потреблении пищи из кормушек (Schmidt, Greenhall, 1972). В этих случаях, вероятно, имела место конкуренция за пищевые ресурсы, которая сопровождалась территориальным поведением в пространстве вольеры, приближенном к естественным условиям. Похожее поведение мы наблюдали в вольере у водяных ночниц, однако явная конкуренция за пищевые ресурсы и территорию между ними отсутствовала. По-видимому, двухуровневая иерархия в 4-й группе обусловлена ее составом, а именно совместным содержанием половозрелых самцов, количество которых превысило порог оптимальной плотности в ограниченном пространстве вольеры.

Все исследованные нами экспериментальные группировки ночниц представляли собой индивидуализированные сообщества особей одного вида (Зорина и др., 2002), в которых лидирующее положение занимали взрослые животные разного пола. Их высокий статус, вероятно, обусловлен возрастом и готовностью к спариванию. Как было показано выше, социальная структура каждого такого сообщества не статична и может меняться в зависимости от условий. После того, как установились стабильные отношения, данное сообщество представляет собой открытую систему, то есть в его состав могут быть приняты незнакомые особи того же вида, что свидетельствует о наличии у животных своеобразной “терпимости” к особям своего вида в экстремальных условиях вольеры. На основании этого можно предполагать, что у водяных ночниц при формировании естественных поселений важную роль играют, помимо родственных, прочные не родственные связи, основанные на длительном личном знакомстве особей. Похожее отношения известны в природе у вампиров, которые формируют небольшие по численности стабильные группы в составе более крупных образований (Зорина и др., 2002). По-видимому, и у ночниц прочные связи возникают в небольших по численности группах, где лидирующее положение занимают старые и опытные животные. Эти мелкие стабильные группы из особей, знакомых длительное время, вероятно, входят в состав более крупных образований, таких как выводковые колонии, крупные группировки самцов и колонии смешанного состава. В определенные периоды жизненного цикла к ним могут присоединяться одиночные особи.

Все вышесказанное позволяет предположить, что в природных популяциях поведение изученного вида направлено в большей степени на поиск контактов с сородичами и формирование

элементарных группировок, нежели на разобшение особей в пространстве. Такая высокая мотивация к поиску контактов, очевидно, наследственно закреплена у большинства представителей отряда, так как в целом все рукокрылые, благодаря способности к активному полету, расселяются на значительной (по площади) территории и вынуждены отыскивать сородичей. Однако на общем фоне преобладания дружелюбных интеграционных взаимодействий происходит, согласно закону Олли, постоянное изменение соотношения двух групповых процессов: функциональной интеграции и пространственной дифференциации особей. Эти изменения могут быть обусловлены сменой той или иной фазы генеративного цикла и соответствуют определенному функциональному состоянию и поведению животных. Так, на время зимовки пространственная дифференциация особей должна существенно уменьшаться из-за необходимости скапливаться в немногочисленных зимовочных укрытиях. В активный период года эта тенденция, вероятно, сохраняется на время миграций. Но когда животные начинают обживать летние места обитания, наоборот, активнее должны действовать механизмы, направленные на их разобшение в пространстве, что необходимо для равномерного использования пищевых ресурсов. При этом уровень агрессии несколько увеличивается во второй половине лета, когда распадаются выводковые колонии, и взрослые ночницы стремятся к местам спаривания.

По всей видимости, территориальность, связанная с жесткими формами агрессии, у изучаемого вида в природе возникает крайне редко даже в условиях конкуренции за подходящие охотничьи участки. При этом животные могут использовать элементы не прямой агрессии, например акустической демонстрации. Похожее поведение было отмечено в природе у рыжих вечерниц (*Nyctalus noctula*) на охотничьих участках (Каменева, Панютин, 1976). Основываясь на вольерных наблюдениях, можно полагать, что самцам водяных ночниц не свойственно территориальное поведение, связанное с репродуктивной функцией, которое у других видов летучих мышей (*Nyctalus* sp., *Pipistrellus* sp.) сопровождается жесткой агрессией в борьбе за самку или демонстрацией брачной трели. Сходным образом репродуктивное поведение проявляется в природе у близкородственного североамериканского вида бурой ночницы (*Myotis lucifugus*) (Tomas et al., 1979). Взрослые самцы *M. lucifugus* не охраняют свои участки обитания и не проявляют жесткую конкуренцию в борьбе за самок, взаимоотношения полов носят характер промискуитета.

В заключение следует сказать, что описанные нами особенности социального поведения водяных ночниц, безусловно, могут являться одним из многочисленных вариантов, свойственных дан-

ному виду в естественных поселениях. Мы не исключаем, что схожая специфика поведенческих взаимодействий существует и у других представителей рода *Myotis*.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую признательность за всестороннюю поддержку исследований директору ИЭРиЖ УрО РАН академику В.Н. Большакову, деканату и сотрудникам биологического факультета Уральского государственного университета им. А.М. Горького, директору биологической станции УрГУ Е.А. Мельникову. Мы искренне благодарны сотруднику ИПЭиЭ РАН Е.И. Кожуриной за ценные советы и помощь в приобретении детектора.

Работа поддержана грантом для молодых ученых и аспирантов УрО РАН, 2004.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Борисенко А.В., 1999. Мобильная ловушка для отлова рукокрылых // *Plecotus et al.* № 2. С. 10–19.
- Гусева Е.С., 1974. Из опыта содержания рукокрылых в неволе // Материалы Первого Всесоюзного совещания по рукокрылым (*Chiroptera*). Ленинград. С. 139–142.
- Зорина З.А., Полетаева И.И., Резникова Ж.И., 2002. Основы этологии и генетики поведения. М.: Изд-во МГУ. 383 с.
- Каменева С.П., 1976. О поведении в вольере подковноноса Мегели *Rhinolophus mehelyi* // Групповое поведение животных. Докл. II Всесоюз. конф. по поведению животных. М. С. 154–156.
- Каменева С.П., Панютин К.К., 1976. О полете и охотничьем поведении рыжей вечерницы *Nyctalus noctula* // Групповое поведение животных. Доклады II Всесоюз. конф. по поведению животных. М. С. 156–158.
- Кожурина Е.И., 1990. Морфологические основы изучения обоняния рукокрылых // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. Биол. Т. 95. Вып. 4. С. 3–16.
- Кожурина Е.И., Морозов П.Н., 2001. Исследования рукокрылых (*Chiroptera*) на научно-экспериментальной базе “Черноголовка” Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН // Роль биостанций в сохранении биоразнообразия России. Материалы конф., посвящ. 250-летию МГУ и 90-летию Звенигородской биол. станции им. С. Н. Скадовского. М.: Изд-во Звенигородской биостанции. С. 78–80.
- Кузякин А.П., 1950. Летучие мыши. М.: Советская наука. 443 с.
- Лакин Г.Ф., 1990. Биометрия. М.: Высшая школа. 352 с.
- Олейниченко В.Ю., Долгов В.А., Банников А.А., Купцов А.В., 2002. Поведение и некоторые особенности использования пространства кавказской бурозубки (*Sorex satunini*) // Зоол. журн. Т. 81. Вып. 6. С. 734–744.

- Осипова О.В., Сербенюк М.А., 1992. Социальные отношения красных полевков (*Clethrionomys rutilus*) в экспериментальных условиях // Поведение и коммуникация млекопитающих. М. С. 114–137.
- Панов Е.Н., 1983. Поведение животных и этологическая структура популяций. М.: Наука. 423 с.
- Первушина Е.М., 2006. Экологический анализ летнего населения рукокрылых (Chiroptera, Vespertilionidae) Среднего Урала. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН. 25 с. – 2008. Половозрастная структура летних поселений рукокрылых (Chiroptera, Vespertilionidae) на юге лесной зоны Среднего Урала // Современное состояние и пути развития популяционной биологии. Материалы X Всерос. популяц. семинара (г. Ижевск, 17–22 ноября 2008 г.). Ижевск: КнигоГрад. С. 172–174.
- Bouchard S., 2001. Sex discrimination and roostmate recognition by olfactory cues in the African bats, *Mops condylurus* and *Chaerephon pumilus* (Chiroptera: Mopsidae) // J. Zool. V. 254. № 1. P. 109–117.
- Britton A., Jones G., 1999. Echolocation behaviour and prey-capture success in foraging bats: laboratory and field experiments on *Myotis daubentonii* // J. Exp. Biol. V. 202. № 13. P. 1793–1801.
- McCracken G.F., Bradbury J.W., 1981. Social organization and kinship in the polygynous bat, *Phyllostomus hastatus* // Behavioral Ecol. and Sociobiol. Berlin West. V. 8. P. 11–34.
- Nelson J.E., 1965. Behavior of Australian Pteropodidae (Megachiroptera) // Animal Behaviour. V. 13. № 4. P. 544–557.
- Schmidt U., Greenhall A.M., 1972. Preliminary studies of the interactions between feeding vampire bats, *Desmodus rotundus*, under natural and laboratory conditions // Mammalia. V. 36. № 2. P. 241–246.
- Tomas D.W., Fenton M.B., Barclay R.M.R., 1979. Social behavior of the Little brown bat, *Myotis lucifugus* // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 6. P. 129–136.
- Van der Merwe M., 1973. Aspects of social behavior of the natal clinging bat *Miniopterus schreibersi natalensis* (A. Smith, 1834) // Mammalia. V. 37. № 3. P. 379–389.

## SOCIAL BEHAVIOR OF WATER BAT (*MYOTIS DAUBENTONII*, CHIROPTERA) IN AN OPEN-AIR CAGE

E. M. Pervushina<sup>1</sup>, A. A. Pervushin<sup>2</sup>, K. I. Berdyugin<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg 620144, Russia

<sup>2</sup>Sverdlovsk Regional Museum, Yekaterinburg 620151, Russia

e-mail: pervushina@ipae.uran.ru

The social behavior of *Myotis daubentonii* in experimental groups placed in an open-air cage was studied. The repertoire of identifying, aggressive and friendly integration (aimed at group formation) behavior of bats is described. Frequencies of individual behavioral elements are presented. The elements of friendly behavior predominated (61.6%), while the elements of aggression were rare (4.6%). The behavior of individuals of different sex and age differed: the young and adult males much more frequently than females avoided contacts and utter aggressive sounds. In the experimental groups, the bats personally distinguished each other. In group 4 there was a two-level hierarchy (a dominant and the rest individuals), evidently, due to conditions of captivity.