RUSSIAN JOURNAL OF ECOSYSTEM ECOLOGY Vol. 10 (1), 2025

Received 20.10.2024 Revised 09.11.2024 Accepted 03.03.2025 RESEARCH ARTICLE Open Access

УДК 599.426(471.4):591.543.42 DOI 10.21685/2500-0578-2025-1-5

# ЗАКОНОМЕРНОСТЬ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РУКОКРЫЛЫХ (CHIROPTERA: VESPERTILIONIDAE) В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ТЕМПЕРАТУРЫ И ВЛАЖНОСТИ ВОЗДУХА НА ЗИМОВКАХ В ИСКУССТВЕННЫХ ПОДЗЕМЕЛЬЯХ САМАРСКОЙ ЛУКИ

**М. С. Малявина[1], Р. В. Лукьянов[2], В. П. Вехник[3], Д. Г. Смирнов[4]**

[1, 2, 4] *Пензенский государственный университет, Пенза, Россия*
[3] *Жигулевский государственный биосферный заповедник имени И. И. Спрыгина, Жигулевск, Самарская обл., Россия*
[3] *Национальный парк «Самарская Лука», Жигулевск, Самарская обл., Россия*
[1] *mariamalavina3@gmail.com*, [4] *eptesicus@mail.ru*

**Аннотация.** Исследованы особенности распределения рукокрылых на зимовках в искусственных подземельях Самарской Луки (Самарская область). Получены данные о микроклиматических предпочтениях зимующих рукокрылых семи видов и границах их выносливости в отношении температуры и влажности воздуха укрытий; составлены математические модели зависимости распределения рукокрылых от указанных факторов. Выявлено, что относительно широкой толерантностью по отношению к температуре убежища обладают виды *Plecotus auritus* (Linnaeus, 1758), *Eptesicus* (*Cnephaeus*) *nilssonii* (Keyserling & Blasius, 1839), *Myotis daubentonii* (Kuhl, 1817) и *M. mystacinus* (Kuhl, 1817), относительная стенотермность выявлена для *M. dasycneme* (Boie, 1825) и *M. nattereri* (Kuhl, 1817). Температурный оптимум для большинства видов рукокрылых составляет +2…+4 °С. Виды, склонные к образованию скоплений или занимающие внутренние микроукрытия, способны переносить гибернацию в более прохладных участках подземелья. Всем исследуемым видам рукокрылых свойственна высокая толерантность к значениям влажности воздуха в убежищах.

**Ключевые слова**: рукокрылые, гибернация, абиотические факторы, влажность воздуха, температура воздуха, микроклимат зимних убежищ

**Благодарности**: авторы выражают признательность сотрудникам Жигулевского государственного биосферного заповедника и национального парка «Самарская Лука» за помощь в организации исследования.

**Для цитирования**: Малявина М. С., Лукьянов Р. В., Вехник В. П., Смирнов Д. Г. Закономерность пространственного распределения рукокрылых (Chiroptera: Vespertilionidae) в зависимости от температуры и влажности воздуха на зимовках в искусственных подземельях Самарской Луки // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2025. Vol. 10 (1). https://doi.org/10.21685/2500-0578-2025-1-5

# PATTERN OF SPATIAL DISTRIBUTION OF HIBERNATING BATS (CHIROPTERA: VESPERTILIONIDAE) DEPENDING ON AIR TEMPERATURE AND HUMIDITY IN ARTIFICIAL CAVES OF SAMARA LUKA

**M.S. Malyavina[1], R.V. Lukyanov[2], V.P. Vekhnik[3], D.G. Smirnov[4]**

[1, 2, 4] *Penza State University, Penza, Russia*
[3] *Zhiguli State Biosphere Reserve, Zhigulevsk, Samara region, Russia*
[3] *Samarskaya Luka National Park, Zhigulevsk, Samara region, Russia*
[1] *mariamalavina3@gmail.com*, [4] *eptesicus@mail.ru*

**Abstract.** This paper explores the features of bat distribution during hibernating in artificial caves of the Samara Bend (in the Samara Region). Data on microclimatic preferences of 7 species of hibernating bats and their tolerance limits in relation to air temperature and humidity in shelters were obtained, mathematical models of the dependence of bat distribution on the above factors were compiled. The study found that the species *Plecotus auritus*

© Малявина М. С., Лукьянов Р. В., Вехник В. П., Смирнов Д. Г., 2025. Данная статья доступна по условиям всемирной лицензии *Creative Commons Attribution 4.0 International License* (http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), которая дает разрешение на неограниченное использование, копирование на любые носители при условии указания авторства, источника и ссылки на лицензию Creative Commons, а также изменений, если таковые имеют место.

(Linnaeus, 1758), *Eptesicus* (*Cnephaeus*) *nilssonii* (Keyserling & Blasius, 1839), *Myotis daubentonii* (Kuhl, 1817) and *M. mystacinus* (Kuhl, 1817) have a relatively wide tolerance to the temperature of the shelter, relative stenothermy was found for *M. dasycneme* (Boie, 1825) and slightly less for *M. nattereri* (Kuhl, 1817). The temperature optimum for most bat species is +2…+4 °C. Species that tend to form clusters or occupy internal microshelters are able to endure hibernation in cooler parts of the caves. All the studied bat species are characterized by high tolerance to air humidity values in shelters.

**Keywords**: bats, hibernation, abiotic factors, air humidity, air temperature, microclimate of winter shelters

**Acknowledgements**: the authors express their gratitude to the staff of the Zhigulevsky State Biosphere Reserve and the Samarskaya Luka National Park for their assistance in organizing the study.

**For citation**: Malyavina M.S., Lukyanov R.V., Vekhnik V.P., Smirnov D.G. Pattern of spatial distribution of hibernating bats (Chiroptera: Vespertilionidae) depending on air temperature and humidity in artificial caves of Samara Luka. Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2025;10(1). (In Russ.). Available from: https://doi.org/10.21685/2500-0578-2025-1-5

## *Введение*

Современные исследования показывают, что сокращение численности рукокрылых в биотопах приводит к серьезным негативным последствиям для демографической структуры населения и экономики регионов: лимитируя численность вредителей сельского хозяйства, эти животные позволяют использовать гораздо меньше пестицидов для борьбы с насекомыми и таким образом оказывают колоссальное положительное влияние на экологическое состояние территории [1, 2]. Кроме того, уменьшение числа особей в колониях летучих мышей вызывает у них стресс и, как следствие, падение иммунитета, что способствует усиленной циркуляции вирусов в популяциях и повышению риска передачи опасных зоонозных агентов другим животным [3–5]. Ввиду перечисленных причин вопрос охраны природных популяций рукокрылых и поиска факторов, оказывающих наибольшее влияние на их численность, особенно актуален.

Очевидно, что летний облик хироптерофауны региона напрямую зависит от выживаемости оседлых видов рукокрылых в холодное время года. При этом наиболее значительное влияние на рукокрылых в состоянии гибернации оказывают климатические условия зимних убежищ, наличие в них микроукрытий и тип окружающего подземелье ландшафта [6–10]. Территория проведения работ выбрана не случайно: из года в год штольни Самарской Луки становятся зимним убежищем для тысяч рукокрылых. По данным наших последних учетов 2023 г., общая численность зимующих здесь рукокрылых составляет около 30 тыс. особей, принадлежащих к 8 видам: *Myotis daubentonii* (Kuhl, 1817), *M. dasycneme* (Boie, 1825), *M. nattereri* (Kuhl, 1817), *M. mystacinus* (Kuhl, 1817), *M. brandtii* (Eversmann, 1845), *Eptesicus* (*Cnephaeus*) *nilssonii* (Keyserling & Blasius, 1839), *E.* (*Cnephaeus*) *serotinus* (Schreber, 1774) и *Plecotus auritus* (Linnaeus, 1758). Кроме того, штольня Попова отличается широким диапазоном температур (от –13,2 до 6,6 °C), что позволяет наиболее полно проанализировать зависимость плотности рукокрылых от микроклиматических характеристик убежища. Учеты численности зимующих рукокрылых последние несколько лет осуществляли с применением новых технических средств и подходов в обработке данных, что позволило внести уточнения в ранее выявленных закономерностях, отражающих предпочтения видов к местам зимовок. Целью данной работы было построение математических моделей, отражающих оптимальные значения температуры и влажности воздуха для рукокрылых 7 видов (указаны выше, данные по *E. serotinus* исключены из анализа, так как находка единична), а также установление границ выносливости зимующих животных в отношении исследуемых абиотических факторов. Полученные данные в дальнейшем планируется использовать при оценке укрытий, гипотетически пригодных для перенесения рукокрылыми периода зимней спячки, и уточнения сведений о численности животных в регионах, где проведение зимних учетов животных затруднительно или невозможно.

## *Материалы и методы*

Исследования проводили в ноябре-декабре 2023 г. в штольне Попова, являющейся местом массового скопления зимующих рукокрылых (по данным учетов 2023 г. численность их в штольне Попова составила 21 519 особей). Гора, в которой располагается штольня, находится в окр. с. Ширяево. Входы в подземелье достаточно обширны и открываются на северную экспозицию (рис. 1).

Перед началом работ были подготовлены схемы подземелья, с разделением внутреннего пространства штольни на отдельные залы.

За один «зал» принимали место пересечения галерей, которое, как правило, ограничено с четырех углов крепежными колоннами [8]. Максимальное количество зверьков, найденных за один полный обход убежища, принимали за показатель численности. В соответствии со схемами (рис. 2) осуществляли обход и тщательный осмотр всех частей подземелья с целью обнаружения рукокрылых. Всего за указанный период обследовано 368 залов общей протяженностью ходов чуть более 11 км. Отдельно подсчитаны особи, занимающие различные микроукрытия (трещины, углубления, ниши) и сидящие «открыто»; а также животные, отмеченные на потолке, нижнем, среднем и верхнем ярусах стен. Результаты учета фиксировали в предварительно подготовленные бланки. Видовую принадлежность рукокрылых устанавливали дистанционно по характерным внешним признакам [11]. Для двух видов – *M. mystacinus* и *M. brandtii* – были выявлены уникальные признаки, позволяющие идентифицировать их на расстоянии. Точность этих признаков была проверена рандомным снятием части особей из разных частей подземелья и определением их из рук. В данном сообщении мы не приводим эти признаки, так как предполагаем посвятить этому вопросу отдельную публикацию.

Рис. 1. Штольни в окрестностях с. Ширяево (входы и залы подземелья)

Fig. 1. Artificial caves near Shiryaevo (entrances and halls of the dungeon)

Для получения годовых трендов изменений микроклиматических характеристик на входе в подземелье и в залах с наибольшей плотностью рукокрылых (ос./зал) были установлены логеры-термографы (DS1922L-F5) и термогигрографы (DL1923-F5), позволяющие бесконтактно фиксировать значения температуры и влажности воздуха в течение длительного времени. Для определения влажности и температуры в средних слоях воздуха использовали гигрометр Center 310 (Тайвань) (погрешность измерений: ±0,7 °C / ±2,5 %, время экспозиции – 2 мин). Прибор устанавливали в центре каждого зала на высоте примерно 2 м над уровнем пола. После стабилизации показателей на приборе их значения заносили в электронные таблицы, на основе которых были построены карто-схемы распределения температуры и влажности в пространстве исследуемого подземелья (рис. 2).

Для установления зависимости численности особей разных видов рукокрылых от микроклиматических характеристик был применен регрессионный анализ. При построении регрессионных моделей за критериальную переменную принято среднее количество особей каждого вида в залах с определенными значениями температуры и влажности воздуха, учитываемыми в качестве предикторов. Залы периметра подземелья, характеризующиеся большей площадью поверхности, исключены из регрессионного анализа с целью повышения репрезентативности выборочных данных. Уровень соответствия модели реальному распределению данных определяли с помощью коэффициента детерминации ($R^2$) и информационного критерия Акаике (AIC). Поскольку выбранные предикторы являются коллинеарными (т.е. взаимосвязанными), регрессионный анализ для выявления закономерностей распределения рукокрылых от влажности и температуры воздуха укрытий производили отдельно (рис. 3, 4). Корреляция между годовыми трендами значений температуры и влажности воздуха на входе в подземелье и в зале с максимальной численностью рукокрылых рассчитана по Пирсону. Статистическую обработку результатов проводили с помощью аналитического программного обеспечения PAST (4.03).

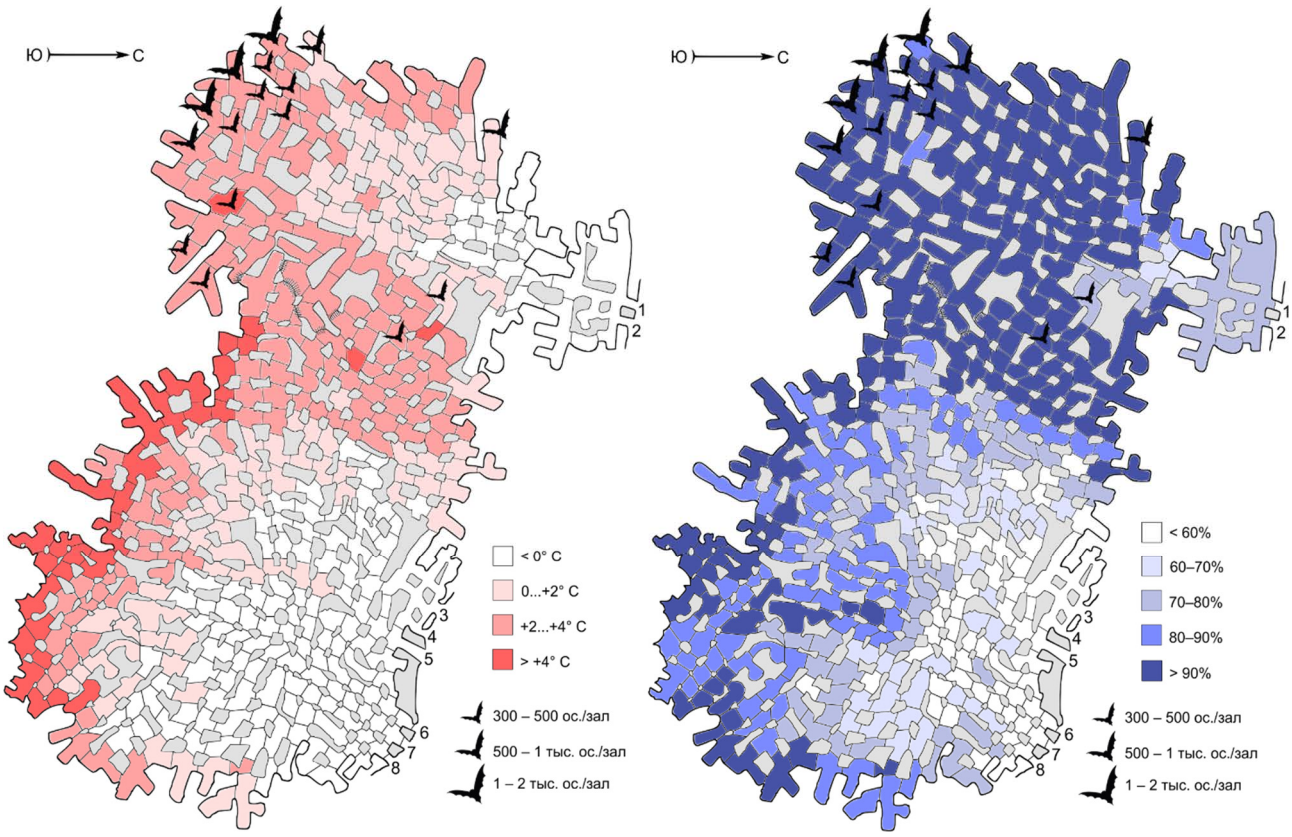


Рис. 2. Значения температуры и влажности в разных залах штольни Попова (красные тона – градиент температур, синие тона – градиент влажности, значки – залы с наибольшей плотностью рукокрылых; объяснения см. в тексте)

Fig. 2. Temperature and humidity values in different halls of the Popova Cave (red tones – temperature gradient, blue tones – humidity gradient, marks – halls with the highest density of bats)

## *Результаты и обсуждение*

*Микроклиматические характеристики искусственного подземелья.* Исследуемое подземелье образовано в результате объединения двух отдельных штолен (условно восточной и западной), в настоящее время ограниченных друг от друга несбойками по уровню, поэтому микроклиматические характеристики этих частей пещеры заметно различаются (см. рис. 2). Температура воздуха в убежище варьирует от –13,2 до +6,6 °С, влажность – от 51,6 до 100 %. Наибольшие значения температуры и влажности воздуха ($t > 4$ °С, $RH > 90$ %) зафиксированы в тупиковой зоне восточной половины подземелья, что обусловлено малой площадью, низкими потолками и неправильной геометрической формой залов, способствующей низкой циркуляции воздушных масс. Привходовая часть подземелья открывается на северо-восточной экспозиции горного склона. Входы широкие и высокие, на одном уровне с дном пещеры, поэтому основная часть расположенных в непосредственной близости от них залов сильно промерзает ($t < 0$ °С, $RH < 60$ %) (рис. 5,*А*) и характеризуется низкой плотностью рукокрылых (в среднем 5–9 ос./зал). Западная часть подземелья является относительно изолированной (немногочисленные входы, расположенные с северной стороны, завалены; главные галереи, идущие вглубь, расположены перпендикулярно галереям юго-западной части, а высота потолков в некоторых частях составляет до 7 м), поэтому показатели температуры и влажности воздуха ($t \sim +1{,}5\ldots+4$ °С, $RH > 90$ %) здесь в течение года практически не изменяются (рис. 3,*Б*). В дальних залах этой части штольни отмечены рекордные значения численности рукокрылых (300–2000 ос./зал) (см. рис. 2). Минимальные и максимальные значения температуры и влажности воздуха для разных видов летучих мышей представлены в табл. 1.

*Зависимость пространственного распределения рукокрылых от влажности воздуха.* В ходе работы выявлены оптимальные значения влажности воздуха убежищ рукокрылых, которые для разных видов варьируют от 90 до 100 % (см. рис. 2), что дополняет имеющиеся сведения о предпочитаемых зимующими животными микроклиматических условиях [9, 10]. Согласно

регрессионным моделям, практически все исследуемые виды обладают широкой нормой реакции на изменения показателей абсолютной влажности воздуха. Из общей закономерности выделяются виды группы «*mystacinus/brandtii*», графики зависимости численности которых от влажности воздуха характеризуются более узким размахом. Примечательно, что для *M. brandtii* также выявлена относительная стенотермность (температурный оптимум составляет +1,5… +2,5 °C).

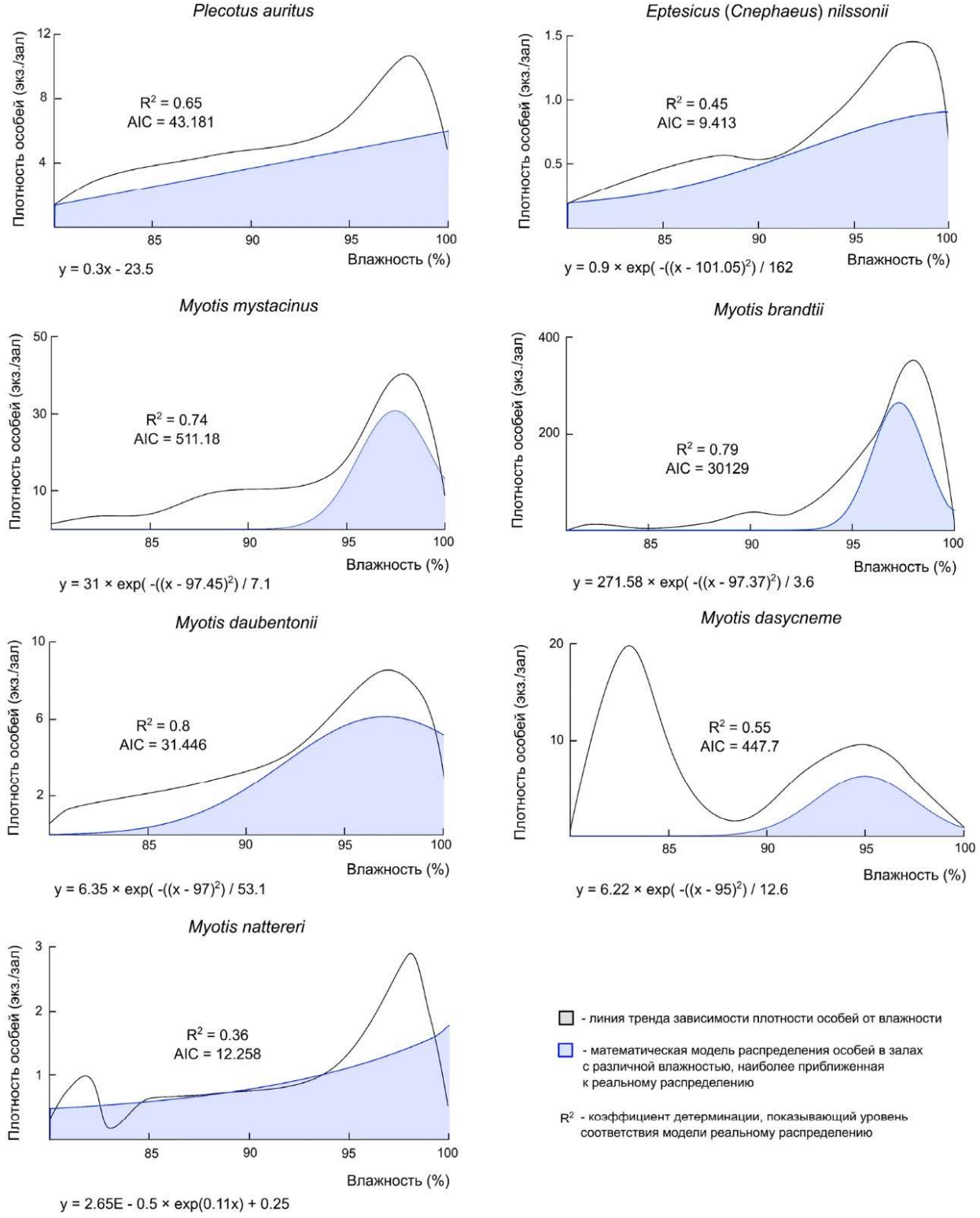


Рис. 3. Результаты анализа соответствия реального распределения рукокрылых по залам штольни Попова в зависимости от влажности воздуха

Fig. 3. Results of analyzing the correspondence of the real distribution of bats in the halls of the Popova Cave depending on air humidity

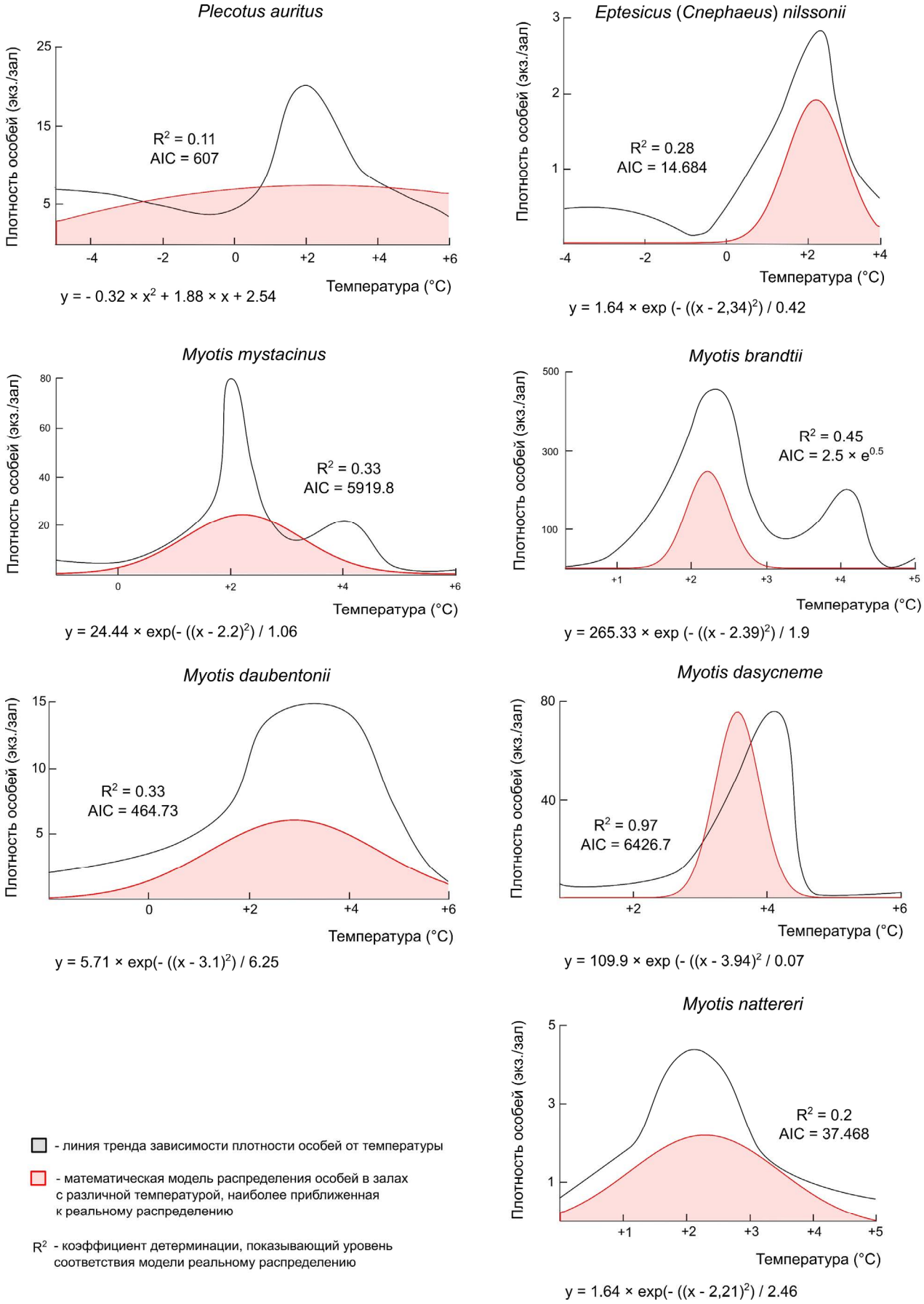


Рис. 4. Результаты анализа соответствия реального распределения рукокрылых по залам штольни Попова в зависимости от температуры воздуха

Fig. 4. Results of the analyzing the correspondence of the real distribution of bats in the halls of the Popova Cave depending on air temperature

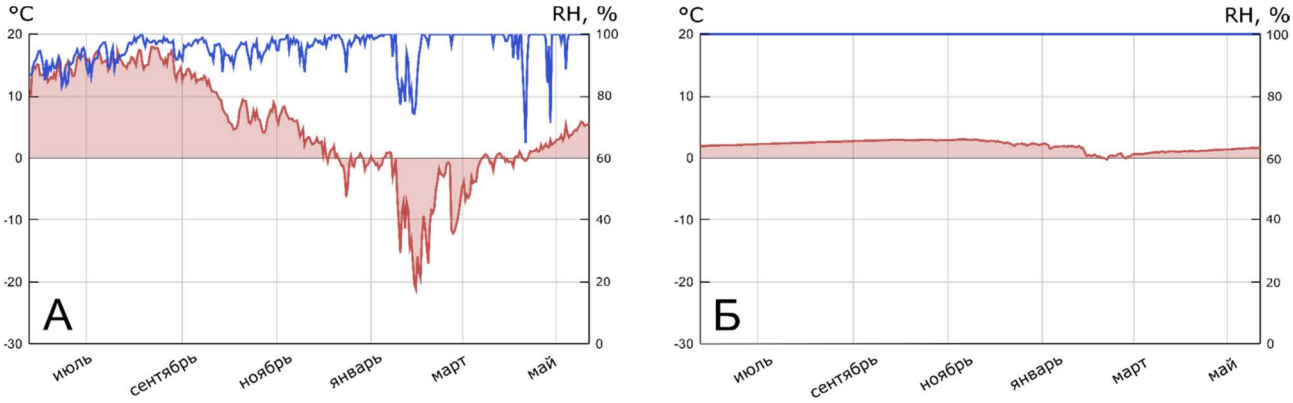


Рис. 5. Годовые тренды значений температуры и влажности воздуха в искусственном подземелье: *А* – у входа в штольню Попова; *Б* – в зале с наибольшей плотностью рукокрылых) ($R = 0{,}64$, $p < 0{,}05$)

Fig. 5. Annual trends in air temperature and humidity in an artificial cave: *A* – at the entrance to the Popova Cave; *Б* – in the hall with the highest bat density ($R = 0.64$, $p < 0.05$)

Таблица 1

Минимальные и максимальные значения температуры (*t*, °C) и влажности воздуха (*RH*, %) для рукокрылых, переживающих состояние гибернации

Table 1

Minimum and maximum values of temperature (*t*, °C) and humidity (*RH*, %) for bats undergoing hibernation

| Виды | *E. nilssonii* | *Pl. auritus* | *M. daubentonii* | *M. brandtii* | *M. mystacinus* | *M. dasycneme* | *M. nattereri* |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| $t_{min}$ | –11,5 | –12,1 | –9,7 | –6,4 | –5,2 | –5,1 | –7,3 |
| $t_{max}$ | +3,8 | +6,6 | +6,3 | +5,7 | +6,3 | +6,2 | +6,6 |
| $RH_{min}$ | 56,9 | 51,6 | 51,6 | 71,2 | 51,6 | 53,2 | 53,3 |
| $RH_{max}$ | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 |

П р и м е ч а н и е: максимальная зарегистрированная температура гибернации не отражает верхних границ выносливости, поскольку в подземелье нет участков теплее +6,6 °C.

Полученные нами результаты показывают отсутствие явной зависимости встречаемости исследованных видов рукокрылых от влажности и свидетельствуют о высокой их толерантности к этому фактору. Кроме того, значения температуры и влажности воздуха положительно коррелируют между собой (см. рис. 5), что не позволяет рассматривать влажность воздуха как фактор, значимо влияющий на пространственное распределение особей в подземелье, в отрыве от значений температуры. Такой вывод подтверждают результаты исследований других авторов, которые характеризуют зависимость испарения воды с поверхности тела рукокрылых как непостоянную криволинейную функцию и утверждают, что влажность воздуха значительно влияет на жизнеспособность рукокрылых лишь при определенных значениях температуры воздуха в убежище и температуры тела животного [12, 13].

Наибольшие значения влажности воздуха отмечены нами в галереях западной половины штольни Попова, где локализуется до 79 % всех рукокрылых [8]. Однако мы не исключаем, что такая высокая плотность особей в залах западной половины подземелья может быть вызвана большей площадью поверхности залов и высотой их потолков, более благоприятными значениями температуры воздуха, а также обилием доступных микроукрытий (доля рукокрылых, сидящих «открыто» в этих залах, составила всего 44 % от всех учтенных особей). Подобный случай повышенной численности рукокрылых в так называемой «комнате Велифера» (или «маленькой комнате летучих мышей»), коррелирующий с высокой влажностью воздуха, был неоднократно отмечен при исследованиях зимующих рукокрылых в пещере Торгока в Нью-Мексико [14, 15]. Авторы связывают такой высокий уровень влажности с расположением зала в «тупиковой зоне» и подчеркивают наличие положительной корреляции между колебаниями температуры и влажности воздуха в подземельях подобного типа.

*Зависимость пространственного распределения рукокрылых от температуры воздуха.* Согласно регрессионным моделям, оптимальные значения температуры воздуха убежищ для

разных видов рукокрылых заметно различаются (см. рис. 4). Так, теоретически рассчитанный температурный оптимум двух видов группы «*mystacinus/brandtii*» и *M. nattereri* включает диапазон значений от +1,5 до +2,5 °C. При этом массовые скопления *M. brandtii* и *M. mystacinus* (300–500 ос.) локализуются в основном в первых залах западной половины подземелья, которые отделены от восточной части несбойками по уровню высоты до 2,5 м. Наличие такой преграды, по всей видимости, снижает интенсивность циркуляции воздуха и способствует скоплению водяных паров в галереях, что затрудняет испарение влаги с поверхности тел зимующих рукокрылых и препятствует теплоотдаче. Кроме того, склонность *M. brandtii* к образованию крупных скоплений и предрасположенность *M. nattereri* и *M. mystacinus* к гибернации в изолированных микротрещинах и углублениях [8] также затрудняют теплообмен между телами животных и воздушными массами. Возможно, описанные поведенческие особенности обусловливают предпочитаемые микроклиматические характеристики занимаемого убежища, или напротив, являются адаптациями рукокрылых к зимовке в более прохладных участках подземелья.

Склонность к обитанию в более теплых залах с температурой +2…+4 °C демонстрируют *M. daubentonii* и *M. dasycneme*. Примечательно, что поведенческие аспекты зимовки этих видов кардинально отличаются: чаще одиночно сидящие особи *M. daubentonii* обычно размещаются «открыто» на потолке и в верхнем ярусе стен подземелья, а *M. dasycneme* предпочитает собираться большими группами и занимает глубокие и узкие трещины потолка в локальных участках подземелья [8]. Виды, склонные к использованию разнообразных трещин, ниш и углублений оказываются в некоторой степени защищенными от неблагоприятного воздействия отрицательных температур. Таким образом, из всех исследуемых видов рукокрылых термофильность в наибольшей степени свойственна *M. dasycneme*, что согласуется с результатами других авторов, которые отмечают зимовки этой ночницы при температурах от +2 до +12 °C [16–20]. Тем не менее при отсутствии убежища с более подходящими микроклиматическими характеристиками организм *M. dasycneme* способен успешно адаптироваться к перенесению более низких температур (от 0 до +2 °C) [21], однако это требует усиленных энергозатрат на преодоление холодового шока. Так, в условиях низких положительных температур (до +2 °C) в плазме крови *M. dasycneme*, зимующих в подземельях Челябинской и Свердловской обл. (восточная граница европейской части ареала [22]), наблюдали полное исчезновение незаменимой АК триптофана. Это позволяет сделать предположение о высокой востребованности в синтезе серотонина, как одного из триггеров, активно участвующего в поддержании гипотермии и гипометаболизма рукокрылых [23].

Особого внимания заслуживают многочисленные находки *Pl. auritus* и *E. nilssonii* в залах с отрицательными значениями температуры и низкой влажностью воздуха, находящимися неподалеку от входов в подземелье. Такие случаи описаны в ряде других исследований [8, 20, 24, 25], что подчеркивает высокую толерантность перечисленных выше видов к изменениям значений температуры воздуха убежищ, демонстрируемую регрессионными моделями. При этом наибольшую приспособленность к перенесению низких температур проявляет *E. nilssonii*, что обусловлено физиологическими и биохимическими особенностями вида. Так, в периферической крови зимующего северного кожанка выявлено более высокое относительное и абсолютное содержание эозинофилов, базофилов и лимфоцитов [26, 27], а для гомогенатов тканей отмечены видоспецифичные механизмы функционирования ферментных и антиоксидантных систем организма [28]. Перечисленные адаптации позволяют *E. nilssonii* сохранять активность до поздней осени, зимовать в малозащищенных от мороза пещерах, располагаться преимущественно открыто на поверхностях потолка и стен и практически не использовать в пещерах микроукрытия, а также переживать длительные бауты оцепенения [28–30], что приводит к доминированию вида в средней и северной тайге [31]. Однако в условиях более мягкого климата Самарской Луки (южная граница ареала) численность вида составляет менее 1 % от общей численности зимующих рукокрылых, а комплекс доминант среди оседлых летучих мышей представлен здесь видами группы «*mystacinus/brandtii*» (82,6 % всех учтенных особей). Таким образом, адаптивные физиолого-биохимические особенности *E. nilssonii* имеют относительный характер и, возможно, даже лимитируют численность вида на исследуемой территории, однако выявление конкретных причин этой проблемы требует дополнительного изучения.

Находки *Pl. auritus* в залах с отрицательной температурой воздуха неоднозначны. Учитывая мелкие размеры тела и значительную площадь теплоотдачи (достигаемую за счет больших размеров ушей, пронизанных кровеносными сосудами), можно предположить, что бурый ушан является одним из самых теплолюбивых видов из всех исследуемых, однако регрессионная модель, напротив, показывает высокую приспособленность

животного к гибернации при температурах от –4 °С, а северная граница ареала вида проходит по 60–62 °С.ш. (что является свидетельством более успешного перенесения низких температур *Pl. auritus*, нежели видами рода *Myotis*, северные границы ареалов которых расположены южнее). Кроме того, *Pl. auritus* предпочитает занимать верхний и средний ярусы стен убежища, а иногда встречается даже на нижнем ярусе, в отличие от других видов, демонстрирующих склонность к зимовке на потолках искусственных подземелий [32], где температура существенно выше. Другие авторы также отмечают способность *Pl. auritus* зимовать при более низких температурах относительно видов рода *Myotis*, при этом гибернация *Pl. auritus* характеризуется наиболее короткими баутами оцепенения по сравнению с другими видами, что может свидетельствовать о некомфортных условиях зимовки (в том числе слишком высокой температуре воздуха убежища) [33, 34]. Таким образом, *Pl. auritus*, по-видимому, также обладает уникальным комплексом физиологических адаптаций для перенесения пониженных температур, однако на данный момент в изученных источниках литературы найдена только информация о схожем составе изоферментов лактатдегидрогеназы в тканях зимующих *E. nilssonii* и *Pl. auritus* [35]. Находки *M. mystacinus* и *M. daubentonii* в залах с отрицательными значениями температуры воздуха единичны и противоречат общей закономерности, поэтому были приняты случайными и исключены из регрессионного анализа.

## *Заключение*

Согласно регрессионным моделям, оптимальные значения температуры воздуха убежищ и границы выносливости в отношении этого фактора для разных видов рукокрылых заметно различаются. Так, *E. nilssonii* и *Pl. auritus* отнесены к группе относительно криофильных видов – эти животные обладают комплексом биохимических и физиологических адаптаций к зимовкам в условиях северных широт и часто встречаются в залах с отрицательными значениями температур.

Представители рода *Myotis* предпочитают зимовать в более теплых залах, температура в которых колеблется от +2 до +4 °С, причем наибольшую термофильность проявляет *M. dasycneme*. Оптимальные значения влажности воздуха убежищ рукокрылых для разных видов варьируют от 90 до 100 %. Тем не менее влажность и температура воздуха являются взаимозависимыми переменными, поэтому выявление конкретных значений влажности воздуха, при которых жизнедеятельность рукокрылых угнетается, затруднено.

Выбор места зимовки рукокрылыми обусловлен не только влиянием микроклиматических факторов, во многом он определяется особенностями рельефа укрытия и поведенческими аспектами жизнедеятельности животных. Так, для видов, предпочитающих сидеть одиночно и (или) «открыто», как правило, отмечается незначительное смещение графика в сторону более высоких температур.

## *Список литературы*


1. Russo D., Bosso L., Ancilotto L. Novel perspectives on bat insectivory highlight the value of this ecosystem service in farmland: Research frontiers and management implications // Agriculture Ecosystems & Environment. 2018. Vol. 266. P. 31–38.
2. Lima F. P., Bastos R. P. No bats, no gain: educational intervention increases farmers' perception of ecosystem services // International Journal of Agricultural Sustainability. 2021. Vol. 20, № 1. P. 1–16.
3. Gonzalez V., Hurtado-Monzón A. M., O'Krafka S. [et al.]. Studying bats using a One Health lens: bridging the gap between bat virology and disease ecology // Journal of Virology. 2024. Vol. 98, № 12. P. e01453–24. doi: 10.1128/jvi.01453-24
4. Brook S. E., Dobson A. P. Bats as «special» reservoirs for emerging zoonotic pathogens // Trends in Microbiology. 2015. Vol. 23, № 3. P. 172–180.
5. Lunn T. J., Peel A. J., McCallum H. [et al.]. Spatial dynamics of pathogen transmission in communally roosting species: Impacts of changing habitats on bat-virus dynamics // Journal of Animal Ecology. 2021. Vol. 90, № 11. P. 2609–2622.
6. Смирнов Д. Г., Вехник В. П. Численность и структура сообществ рукокрылых (Chiroptera: Vespertilionidae), зимующих в искусственных подземельях Самарской Луки // Russian Journal of Ecology. 2011. Т. 42, № 1. С. 71–79.
7. Смирнов Д. Г., Вехник В. П., Курмаева Н. М. [и др.]. Видовая структура и динамика сообщества рукокрылых (Chiroptera: Vespertilionidae), зимующих в искусственных подземельях Самарской Луки // Известия РАН. Серия биологическая. 2007. Т. 34, № 5. С. 507–516.
8. Смирнов Д. Г., Вехник В. П., Курмаева Н. М., Шепелев А. А. Сезонные особенности формирования пространственной структуры населения рукокрылых в штольнях Самарской Луки // Поволжский экологический журнал. 2012. № 1. С. 73–82.
9. Смирнов Д. Г., Вехник В. П., Курмаева Н. М. [и др.]. Пространственная структура половых групп у рукокрылых на зимовках в искусственных подземельях Самарской Луки // Териофауна России и сопредельных

регионов : материалы X съезда Териологического общества при РАН. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2016. 487 с.
10. de Boer W. F., de Koppel S. V., de Knegt H. J., Decker, J. J. A. Hibernation site requirements of bats in man-made hibernacula in a spatial context // Ecological Applications. 2013. Vol. 23. P. 502–514. doi: 10.1890/1051-0761-23.2.502
11. Dietz C., Helversen O. Illustrated identification key to the bats of Europe. Tübingen & Erlangen (Germany). Electronic publication: version 1.0. 2004. 72 p.
12. Kurta A., Smith S. M. Hibernating Bats and Abandoned Mines in the Upper Peninsula of Michigan // Northeastern Naturalist. 2014. Vol. 21, № 4. P. 587–605.
13. Bassett J. B., Pinshow B., Korine C. Ecological and behavioral methods for the study of bats / ed. by T. H. Kunz, S. Parsons. 2nd ed. Baltimore, Maryland : Johns Hopkins University Press, 2009. 901 p.
14. Howell D. J. Bats of Fort Stanton Cave and Torgoc's Cave. BLM Roswell Resource Area. 57 p.
15. Forbes J. Air Temperature and Relative Humidity Study: Torgac Cave, New Mexico // Journal of Cave and Karst Studies. 1998. Vol. 60, № 1. P. 27–32.
16. Стрелков П. П. Материалы по зимовкам летучих мышей в европейской части СССР // Труды зоологического института Академии наук СССР. 1958. Т. 25. С. 255–303.
17. Gilson R. Notes sur le thermopreferendum et l'emplacement preferentiel du Vespertilion des marais (*Myotis dasycneme*, Boie 1825) pendant l'hibernation // Bull Centre Bag Rech Cheiropt Belg. 1972. Vol. 5. P. 74–95.
18. Masing M. On the air temperature at hibernation sites of bats // Eesti ulukid. 1982. Vol. 1. P. 67–74
19. Masing M. Movements of bats between roosts in winter // Acta et comm, Univ Tartuensis. 1987. Vol. 769. P. 56–60.
20. Masing M., Lutsar L. Hibernation temperatures in seven species of sedentary bats (Chiroptera) in Northeastern Europe // Acta Zoologica Lituanica. 2007. Vol. 17, № 1. P. 47–55.
21. Ковальчук Л. А., Мищенко В. А., Черная Л. В. [и др.]. Сезонная изменчивость иммуногематологических параметров периферической крови прудовой ночницы *Myotis dasycneme* (Boie, 1825), обитающей на Урале // Доклады Российской академии наук. Науки о жизни. 2023. Т. 510, № 1. С. 278–282. doi: 10.31857/S2686738922601072
22. Снитько В. П., Снитько Л. В. Рукокрылые (Chiroptera, Vespertilionidae) Южного Урала (Челябинская область) // Зоологический журнал. 2017. Т. 93, № 3. С. 320–349.
23. Ковальчук Л. А., Мищенко В. А., Черная Л. В., Микшевич Н. В. Эколого-физиологические параметры *Myotis dasycneme* (Mammalia Chiroptera: Vespertilionidae) фауны Урала // Nature Conservation Research. 2023. Т. 8, № 4. С. 94–111. doi: 10.24189/ncr.2023.034
24. Schober W., Grimmberger E. The bats of Europe & North America: knowing them, identifying them, protecting them. Neptune : T. F. H. Publications, 1997. 160 p.
25. Wermundsen T., Siivonen Y. Seasonal variation in use of winter roosts by five bat species in south-east Finland // Open Life Sciences. 2010. Vol. 5. P. 262–273. doi: 10.2478/s11535-009-0063-8
26. Узенбаева Л. Б., Белкин В. В., Илюха В. А. [и др.]. Особенности состава и морфологии клеток периферической крови у трех видов летучих мышей Карелии в период зимней спячки // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 2015. Т. 51, № 4. С. 342–348.
27. Узенбаева Л. Г., Кижина А. Г., Илюха В. А. [и др.]. Морфология и состав клеток периферической крови при спячке у летучих мышей (Chiroptera: Vespertilionidae) северо-запада России // Известия РАН. Серия биологическая. 2014. № 4. С. 419–428.
28. Антонова Е. П., Илюха В. А., Сергина С. Н. Антиоксидантная защита у зимоспящих млекопитающих // Принципы экологии. 2015. Т. 4, № 2. С. 4–20.
29. Рыков А. М. Рукокрылые // Компоненты экосистем и биоразнообразия карстовых территорий Европейского Севера России (на примере заповедника «Пинежский»). Архангельск, 2008. С. 293–294.
30. Белкин В. В., Панченко Д. В., Тирронен К. Ф. [и др.]. Экологический статус рукокрылых (Chiroptera) на зимовках в Восточной Фенноскандии // Экология. 2015. № 5. С. 463–469.
31. Belkin V. V., Fyodorov F. V., Ilyukha V. A., Yakimova A. E. Characteristics of the bat (Chiroptera) population in Protected Areas in the northern and middle taiga subzones of European Russia // Nature Conservation Research. 2021. Vol. 6. P. 17–31. doi: 10.24189/ncr.2021.002
32. Смирнов Д. Г., Вехник В. П., Курмаева Н. М. [и др.]. Пространственная структура сообщества рукокрылых (Chiroptera: Vespertilionidae), зимующих в искусственных подземельях Самарской Луки // Известия РАН. Серия биологическая. 2021. № 2. С. 243–252.
33. Hays G. C., Speakman J. R., Webb P. I. Why do brown long-eared bats (*Plecotus auritus*) fly in winter? // Physiological Zoology. 1992. Vol. 65, № 3. P. 554–567.
34. Siivonen Y., Wermundsen T. Characteristics of winter roosts of bat species in southern Finland // Mammalia. 2008. Vol. 72, № 1. P. 50–56. doi: 10.1515/MAMM.2008.003
35. Антонова Е. П., Илюха В. А., Сергина С. Н. [и др.]. Сезонные изменения энергообеспечения и антиоксидантной защиты у летучих мышей // Современные проблемы анатомии, гистологии и эмбриологии животных : сб. науч. тр. VI Всерос. Интернет-конференции с междунар. участием, посвящ. 85-летию зоотехнического образования. Казань, 2015. 96 с.

## References


1. Russo D., Bosso L., Ancilotto L. Novel perspectives on bat insectivory highlight the value of this ecosystem service in farmland: Research frontiers and management implications. *Agriculture Ecosystems & Environment*. 2018;266:31–38.
2. Lima F.P., Bastos R.P. No bats, no gain: educational intervention increases farmers' perception of ecosystem services. *International Journal of Agricultural Sustainability*. 2021;20(1):1–16.
3. Gonzalez V., Hurtado-Monzón A. M., O'Krafka S. et al. Studying bats using a One Health lens: bridging the gap between bat virology and disease ecology. *Journal of Virology*. 2024;98(12):e01453–24. doi: 10.1128/jvi.01453-24
4. Brook S.E., Dobson A.P. Bats as «special» reservoirs for emerging zoonotic pathogens. *Trends in Microbiology*. 2015;23(3):172–180.
5. Lunn T.J., Peel A.J., McCallum H. et al. Spatial dynamics of pathogen transmission in communally roosting species: Impacts of changing habitats on bat-virus dynamics. *Journal of Animal Ecology*. 2021;90(11):2609–2622.
6. Smirnov D.G., Vekhnik V.P. Abundance and structure of bat communities (Chiroptera: Vespertilionidae) wintering in artificial caves of the Samara Bend. *Russian Journal of Ecology*. 2011;42(1):71–79. (In Russ.)
7. Smirnov D.G., Vekhnik V.P., Kurmaeva N.M. et al. Species structure and dynamics of bat community (Chiroptera: Vespertilionidae) wintering in artificial caves of the Samara Bend. *Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya* = Bulletin of the Russian Academy of Sciences. Biological Series. 2007;34(5):507–516. (In Russ.)
8. Smirnov D.G., Vekhnik V.P., Kurmaeva N.M., Shepelev A.A. Seasonal features of forming the spatial structure of bat population in the caves of the Samara Bend. *Povolzhskiy ekologicheskiy zhurnal* = Volga River Region Ecological Journal. 2012;(1):73–82. (In Russ.)
9. Smirnov D.G., Vekhnik V.P., Kurmaeva N.M. et al. Spatial structure of gender groups in bats wintering in artificial caves of the Samara Bend. *Teriofauna Rossii i sopredelnykh regionov: materialy X sezda Teriologicheskogo obshchestva pri RAN* = Theriofauna of Russia and adjacent regions: Proceedings of the 10th Congress of the Theriological Society of the Russian Academy of Sciences. Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2016:487. (In Russ.)
10. de Boer W.F., de Koppel S.V., de Knegt H.J., Decker, J.J. A. Hibernation site requirements of bats in man-made hibernacula in a spatial context. *Ecological Applications*. 2013;23:502–514. doi: 10.1890/1051-0761-23.2.502
11. Dietz C., Helversen O. *Illustrated identification key to the bats of Europe. Tübingen & Erlangen (Germany). Electronic publication: version 1.0*. 2004:72.
12. Kurta A., Smith S. M. Hibernating Bats and Abandoned Mines in the Upper Peninsula of Michigan. *Northeastern Naturalist*. 2014;21(4):587–605.
13. Bassett J.B., Pinshow B., Korine C. *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. 2nd ed. Baltimore, Maryland: Johns Hopkins University Press, 2009:901.
14. Howell D.J. *Bats of Fort Stanton Cave and Torgoc's Cave*. BLM Roswell Resource Area:57.
15. Forbes J. Air Temperature and Relative Humidity Study: Torgac Cave, New Mexico. *Journal of Cave and Karst Studies*. 1998;60(1):27–32.
16. Strelkov P.P. Materials on the wintering grounds of bats in the European part of the USSR. *Trudy zoologicheskogo instituta Akademii nauk SSSR* = Works of the Zoological Institute of the USSR Academy of Sciences. 1958;25: 255–303. (In Russ.)
17. Gilson R. Notes sur le thermopreferendum et l'emplacement preferentiel du Vespertilion des marais (Myotis dasycneme, Boie 1825) pendant l'hibernation. *Bull Centre Bag Rech Cheiropt Belg*. 1972;5:74–95.
18. Masing M. On the air temperature at hibernation sites of bats. *Eesti ulukid*. 1982;1:67–74
19. Masing M. Movements of bats between roosts in winter. *Acta et comm, Univ Tartuensis*. 1987;769:56–60.
20. Masing M., Lutsar L. Hibernation temperatures in seven species of sedentary bats (Chiroptera) in Northeastern Europe. *Acta Zoologica Lituanica*. 2007;17(1):47–55.
21. Kovalchuk L.A., Mishchenko V.A., Chernaya L.V. et al. Seasonal variability of immunohematological parameters of peripheral blood of the pond bat Myotis dasycneme (Boie, 1825) living in the Urals. *Doklady Rossiyskoy akademii nauk. Nauki o zhizni* = Reports of the Russian Academy of Sciences. Life Sciences. 2023;510(1):278–282. (In Russ.). doi: 10.31857/S2686738922601072
22. Snitko V.P., Snitko L.V. Bats (Chiroptera, Vespertilionidae) in the Southern Urals (Chelyabinsk Region). *Zoologicheskiy zhurnal* = Zoological Journal. 2017;93(3):320–349. (In Russ.)
23. Kovalchuk L.A., Mishchenko V.A., Chernaya L.V., Mikshevich N.V. Ecological and physiological parameters of Myotis dasycneme (Mammalia Chiroptera: Vespertilionidae) of the Ural fauna. *Nature Conservation Research*. 2023;8(4):94–111. (In Russ.). doi: 10.24189/ncr.2023.034
24. Schober W., Grimmberger E. *The bats of Europe & North America: knowing them, identifying them, protecting them*. Neptune: T. F. H. Publications, 1997:160.
25. Wermundsen T., Siivonen Y. Seasonal variation in use of winter roosts by five bat species in south-east Finland. *Open Life Sciences*. 2010;5:262–273. doi: 10.2478/s11535-009-0063-8
26. Uzenbaeva L.B., Belkin V.V., Ilyukha V.A. et al. Peculiarities in the composition and morphology of peripheral blood cells in three species of bats from Karelia during hibernation. *Zhurnal evolyutsionnoy biokhimii i fiziologii* = Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology. 2015;51(4):342–348. (In Russ.)

27. Uzenbaeva L.G., Kizhina A.G., Ilyukha V.A. et al. Morphology and composition of peripheral blood cells during hibernation in bats (Chiroptera: Vespertilionidae) in northwestern Russia. *Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya* = Bulletin of the Russian Academy of Sciences. Biological Series. 2014;(4):419–428. (In Russ.)
28. Antonova E.P., Ilyukha V.A., Sergina S.N. Antioxidant protection in hibernating mammals. *Printsipy ekologii* = Principles of Ecology. 2015;4(2):4–20. (In Russ.)
29. Rykov A.M. Bats. *Komponenty ekosistem i bioraznoobraziya karstovykh territoriy Evropeyskogo Severa Rossii (na primere zapovednika «Pinezhskiy»)* = Components of ecosystems and biodiversity of karst territories in the European North of Russia (case study of the Pinezhsky Nature Reserve). Arkhangelsk, 2008:293–294. (In Russ.)
30. Belkin V.V., Panchenko D.V., Tirronen K.F. et al. Ecological status of bats (Chiroptera) on wintering grounds in Eastern Fennoscandia. *Ekologiya* = Ecology. 2015;(5):463–469. (In Russ.)
31. Belkin V.V., Fyodorov F.V., Ilyukha V.A., Yakimova A.E. Characteristics of the bat (Chiroptera) population in Protected Areas in the northern and middle taiga subzones of European Russia. *Nature Conservation Research*. 2021;6:17–31. doi: 10.24189/ncr.2021.002
32. Smirnov D.G., Vekhnik V.P., Kurmaeva N.M. et al. Spatial structure of bat community (Chiroptera: Vespertilionidae) wintering in artificial caves of the Samara Bend. *Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya* = Bulletin of the Russian Academy of Sciences. Biological Series. 2021;(2):243–252. (In Russ.)
33. Hays G.C., Speakman J.R., Webb P.I. Why do brown long-eared bats (Plecotus auritus) fly in winter? *Physiological Zoology*. 1992;65(3):554–567.
34. Siivonen Y., Wermundsen T. Characteristics of winter roosts of bat species in southern Finland. *Mammalia*. 2008;72(1):50–56. doi: 10.1515/MAMM.2008.003
35. Antonova E.P., Ilyukha V.A., Sergina S.N. et al. Seasonal changes in energy supply and antioxidant protection in bats. *Sovremennye problemy anatomii, gistologii i embriologii zhivotnykh: sb. nauch. tr. VI Vseros. Internet-konferentsii s mezhdunar. uchastiem, posvyashch. 85-letiyu zootekhnicheskogo obrazovaniya* = Modern problems of animal anatomy, histology and embryology: collection of scientific papers of the 6th All-Russian Internet conference with international participation, dedicated to the 85th anniversary of zootechnical education. Kazan, 2015:96. (In Russ.)



View publication stats