ИЗВЕСТИЯ
ПЕНЗЕНСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО
ПЕДАГОГИЧЕСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
имени В. Г. БЕЛИНСКОГО
ЕСТЕСТВЕННЫЕ НАУКИ
№ 25 2011

IZVESTIA
PENZENSKOGO GOSUDARSTVENNOGO
PEDAGOGICHESKOGO UNIVERSITETA
imeni V. G. BELINSKOGO
NATURAL SCIENCES
№ 25 2011

УДК 591.543.42:599.426(470.40)

СВЯЗЬ МОРФОЛОГИИ ЛЕТАТЕЛЬНОГО АППАРАТА С ВЫБОРОМ ТИПА ОХОТНИЧЬЕГО ПРОСТРАНСТВА В СООБЩЕСТВЕ РУКОКРЫЛЫХ ПОВОЛЖЬЯ

© Д. Г. СМИРНОВ*, В. П. ВЕХНИК**
*Пензенский государственный педагогический университет им. В. Г. Белинского,
кафедра зоологии и экологии
**Государственный природный Жигулевский заповедник им. И. И. Спрыгина
e-mail: eptesicus@mail.ru, vekhnik@mail.ru

Смирнов Д. Г., Вехник В. П. – Связь морфологи летательного аппарата с выбором типа охотничьего пространства в сообществе рукокрылых Поволжья // Известия ПГПУ им. В.Г. Белинского. 2011. № 25. С. 247–257. –
В работе дается описание эколого-морфологической структуры сообщества рукокрылых Поволжья, в состав которого входит 17 видов; выясняется связь морфологии летательного аппарата (6 индексов), с выбором типа охотничьего пространства (6 типов). Показано, что структура исследуемого сообщества рукокрылых представлена определенным сочетанием различных морфологических и экологических типов. Каждое охотничье пространство используется несколькими видами, имеющие разные морфологические показатели, а расхождение их в нишевом пространстве обеспечивается за счет разной стратегии кормодобывания. Животные во время фуражирования используют несколько типов охотничьих пространств. Наиболее заполнены видами открытые ограниченные, но не замкнутые пространства (ОО-1), а также открытые неограниченные пространства (ОН). Меньше всего рукокрылые используют области закрытых пространств (ЗП-1 и ЗП-2). Крайнюю форму приуроченности к ОН проявляют N. lasiopterus *и подвиды* E. serotinus, *к ОО-1* – P. kuhlii, E. nilssonii *и* M. mystacinus, *к надводным пространствам (НДВ)* – M. daubentonii *и* M. dasycneme. *Для всех остальных видов характерна оппортунистическая стратегия в выборе охотничьих стаций. Использование пространства ОН оказывается оптимальным для тех видов, которые обладают относительно узким или коротким крылом с большой весовой нагрузкой, а так же маленьким индексом длины хвоста. Использование сложноорганизованных пространств типов ОО-2, ЗП-1 и ЗП-2, наоборот, требует небольшой нагрузки на крыло. Связи между морфологическими особенностями летательного аппарата рукокрылых и охотничьими пространствами типов ОО-1 и НДВ не выявлено.*
Ключевые слова: рукокрылые, летательный аппарат, охотничье пространство, структура сообщества.

Smirnov D. G.,Vekhnik V. P. – Hunting space types in bats' community in Volga region // Izv. penz. gos. pedagog. univ. im.i V.G. Belinskogo. 2011. № 25. P. 247–257. –
Ecological and morphological structure of bats' community in Volga Region are described. Community consists of 17 species. Relation between aircraft morphology (6 indexes), and hunting space types (6 types) is revealed. It is shown that structure of bats' community under consideration is presented by definite combination of different morphological and ecological types. Each type of hunting space is used by several species with different morphological parameters, divergence in niche space is provided by different strategy of hunting. Animals during foraging use several types of hunting space. Open limited but not closed spaces and open unlimited spaces are mostly filled by bats' species. Less than other bats use closed spaces. Outermost form of affiliation to open unlimited spaces are shown by N. lasiopterus *and subspecies of* E. serotinus, *to open limited spaces – by* P. kuhlii, E. nilssonii *and* M. mystacinus, *to water surface spaces – by* M. daubentonii *and* M. dasycneme. *Using of open unlimited space is optimal for species with narrow or short wing and large body weight or with small tail length indeces. Using of complex types of space such as open limited and two types of closed space conversely demands reasonable load on the wing. Relation between morphological features of a bats' aircraft and such types of hunting spaces as open limited spaces and water surface spaces was not detected.*
Keywords: bats, chiroptera, aircraft, hunting space, community structure.

У рукокрылых одним из эффективных способов изучения структуры сообщества считается эколого-морфологический подход [5, 16, 21, 15]. Его использование выводит на понимание важнейших тенденций в проявлении у видов морфологических адаптаций к той среде, в которой они исторически проживают. В этой связи, особое внимание заслуживает строение летательного аппарата, рассмотрение которого дает

представление о характере полета рукокрылых, стратегии добычи пищи и больше расширяет знания об их экологии. В свою очередь, в таких обстоятельствах, когда морфологические особенности доступны для изучения, но отсутствуют сведения об экологии, применение эколого-морфологического подхода предоставляет уникальную возможность предсказать оптимальный в использовании для данного вида тип среды местообитания.

Рукокрылые занимают широкий диапазон естественных сред обитания и показывают разнообразные морфологические адаптации. В настоящее время уже существуют некоторое представления о том, каким типам используемого охотничьего пространства соответствуют те или иные показатели формы крыла, индексы, описывающие его структуру и характер полета [17, 12, 21, 15, 20]. Например, при описании сообществ насекомоядных рукокрылых чаще всего выделяют три группы [5, 6, 21]: «воздушные охотники открытых пространств», «воздушные охотники зашумленных пространств» и «присадники, собиратели». В первом случае речь идет о видах, имеющих относительно узкое и часто длинное крыло с большим хиропотагиумом, высокую скорость полета и низкую маневренность. Виды второй группы обладают относительно широким крылом с большим или средним по размерам хиропотагиумом, быстрым и маневренным полетом. Наконец, представители третьей группы имеют широкое крыло с большим хиропотагиумом, медленный, порхающий полет. Однако в различных семействах рукокрылых, особенно таких обширных как гладконосые (Vespertilionidae) или американские листоносы (Phyllostomidae), конкретные параметры крыла у представителей этих групп могут сильно варьировать [5, 1, 6, 13, 23].

В России изучение эколого-морфологической структуры сообщества рукокрылых предпринимались лишь на примере хироптерофауны Подмосковья [4, 5], где отмечено обитание 11 видов. Всего же в пределах равнинной части Европейской России известно 17 видов рукокрылых: *Myotis nattereri* (Kuhl 1817), *M. mystacinus* (Kuhl 1817), *M. aurascens* Kuzyakin 1935, *M. brandtii* (Eversman 1845), *M. daubentonii* (Kuhl 1817), *M. dasycneme* (Boie 1825), *Plecotus auritus* (Linnaeus 1758), *Nyctalus lasiopterus* (Schreber, 1780), *N. noctula* (Schreber 1774), *N. leisleri* (Kuhl 1817), *Pipistrellus pipistrellus* (Schreber 1774), *P. pygmaeus* (Leach 1825) [25], *P. nathusii* (Keyserling, Blasius 1839), *P. kuhlii* (Kuhl 1817), *Eptesicus nilssonii* (Keyserling, Blasius 1839), *E. serotinus serotinus* Schreber 1774, *E. s. turcomanus* Eversmann 1840 и *Vespertilio murinus* Linnaeus 1758. Практически все из них встречаются в Поволжском регионе, где в историческом и геологическом плане сложился целый комплекс природно-климатических условий (от зоны южной тайги до зон пустынь и полупустынь), формирующий широкий спектр различных мест обитания.

Целью настоящей работы было описание структуры сообщества рукокрылых Поволжья, используя для этого сочетание основных эколого-морфологических показателей летательного аппарата рукокрылых и их предпочтения к различным типам охотничьих пространств. В качестве основной рабочей гипотезы рассматривали предположение о том, что между морфологическими особенностями летательного аппарата рукокрылых и типами охотничьего пространства существует определенная связь.

МАТЕРИАЛ М МЕТОДЫ

В работе представлены материалы, собранные авторами с территории Среднего и Нижнего Поволжья (в пределах 55°–46° с. ш., 42°–54° в. д.) в период с 2001 по 2010 гг. Исследованиями в разной степени охвачены все природные зоны рассматриваемого региона – от прикаспийской пустыни на юге до южной подзоны южной тайги на севере.

Для изучения формы крыла использовали фондовые коллекции рукокрылых, хранящиеся на кафедре зоологии и экологии Пензенского государственного педагогического университета им. В.Г. Белинского. Всего обработано 435 экземпляров 17 видов, собранных с территорий Астраханской, Волгоградской, Саратовской, Самарской, Пензенской, Ульяновской, Нижегородской, Кировской обл., а так же республик Мордовия и Мари-Эл.

Для изучения морфологии проводили измерения массы (*M*) и длины тела (*L*), длины хвоста (*C*) и предплечья (*R*), длин третьего (*D3*) и пятого (*D5*) пальцевых элементов передней конечности. Все промеры были сняты при помощи электронного штангенциркуля с точностью до 0.1 мм.

Для выявления эколого-морфологических групп разнообразие строения крыла было исследовано при помощи ранее принятых индексов [17]:

1. индекс площади крыльев: ***WAI*** = *2(R+D3)D5*;
2. индекс верхушки крыла: ***WTI*** = *D3/R*;
3. индекс пропорции или формы крыла: ***ARI*** = *(R+D3)/D5*;
4. индекс весовой нагрузки на крыло: ***WLI*** = = *M/WAI*;
5. индекс длины хвоста: ***CI*** = *C/L*.

Кроме того, нами был введен еще один индекс, описывающий относительную длину крыла:

6. индекс относительной длины крыла: ***WRI*** = = *(R+D3)/L*.

Все исследованные животные являются взрослыми особями за исключением *N. lasiopterus*, которые представлены в выборке как полувзрослыми (n = 6), так и взрослыми экземплярами (n = 5). Полувзрослые животные были добыты во второй половине июня. К этому времени они достигают размеров и пропорций крыла взрослых животных, наравне с которыми летают в одних и тех же охотничьих пространствах. Это было основанием для объединения взрослых и летных молодых животных в одну выборочную совокупность.

Чтобы выявить уровень сходства и различия видов по основным параметрам крыла проводили статистическую ординацию видов методом главных компонент. Критерием для правильности выбора размерности факторного пространства служили собственные

значения факторов. Анализировали те факторы (главные компоненты), у которых значения собственных чисел были больше единицы. Вклады крыловых индексов оценивали по значениям факторных нагрузок.

В естественных местообитаниях учеты рукокрылых проводили с мая по сентябрь. Визуальные наблюдения за кормовым поведением (около 900 часов) осуществляли в вечерних сумерках, начиная от заката до полной темноты. Основное внимание обращали на то, в какой части воздушного пространства происходит их охота. Для этого оценивали высоту полета и отношение к различным вертикальным элементам ландшафта. Одновременно с наблюдениями вели учеты с ультразвуковым детектором (Pettersson D-100), с помощью которого уточняли видовую принадлежность зверьков и их активность. Критерием активности, а так же интенсивности охоты служило количество «пролетов» («кормовых трелей») и количество кормовых жужжаний (соответственно), издаваемых животными за единицу времени. «Пролетом» или «кормовой трелью» считали серию сигналов одного зверька, воспринимаемую детектором как постепенно нарастающие (при подлете к наблюдателю), а затем убывающие (при удалении от наблюдателя) по силе звуки одного характера. В случаях, когда в зоне слышимости находилось одновременно несколько зверьков, подсчитывали количество «кормовых жужжаний» или «степень звукового фона». Последнюю вычисляли по количеству предполагаемых серий сигналов от нескольких зверьков. Детекторный учет проводили в течение 15 минут, начиная с 22.00 (по Москве), что принималось за единицу времени. Визуальные наблюдения и детектирование сочетали с отловом животных паутинными сетями. Всего в пределах рассматриваемой территории обследовано свыше 100 географических пунктов, имеющих различные эколого-ландшафтные характеристики.

Под *охотничьим пространством* мы понимали определенную область воздушного пространства в сочетании с определенными элементами ландшафта или рельефа, используемую рукокрылыми как место охоты. Все многообразие воздушных пространств, которое рукокрылые используют как охотничье, для удобства было поделено нами на шесть типов. Первый тип – открытые неограниченные пространства (ОН), включают территории неограниченные вертикальными элементами ландшафта. В таких местах животные, как правило, летают на большой высоте: над пологом леса, над полями, лугами, над водной акваторией. Второй тип – пространства ограниченные вертикальными элементами ландшафта, но не замкнутые хотя бы с одной стороны (ОО-1): городские дворы и широкие улицы населенных пунктов, широкие лесные просеки и дороги, лесные речные коридоры, поляны общей площадью более 200 м^2. Третий – пространства ограниченные вертикальными элементами ландшафта со всех сторон (ОО-2): лесные поляны, вырубки, гари общей площадью менее 200 м^2. Четвертый – закрытые пространства, расположенные внутри сильно разряженных участков леса, где сомкнутость крон более 80% (ЗП-1): леса паркового типа и небольшие поляны, узкие просеки и лесные дороги, скрытые под пологом леса. Пятый – закрытые пространства внутри сильно загущенных лесных массивов, с высокой плотностью древостоя и часто с густым подлеском (ЗП-2). Шестой – пространства над водной гладью на высоте до 1 м (НДВ).

Встречаемость рукокрылых в различных категориях охотничьих пространств определяли (стандартизировали) как выраженное в процентах отношение количества «пролетов», зафиксированных у конкретного вида в данной категории охотничьего пространства к общему числу «пролетов» этого же вида, отмеченных во всех типах стаций. Общее количество учтенных «пролетов» 17 видов рукокрылых составило 54324.

Структуру группирования видов по характеру используемого охотничьего пространства изучали с помощью анализа соответствия. В качестве критерия проверки значимости связи между двумя категориальными переменными (вид × охотничье пространство) использовали критерий χ^2 Пирсона. Значение статистики χ^2 Пирсона деленное на общее количество наблюдений определяло инерцию.

Наиболее предпочитаемые охотничьи пространства для всего сообщества рукокрылых выявляли с помощью дисперсионного анализа (ANOVA). Силу влияния типа охотничьего пространства на распределение видов определяли как долю факториальной дисперсии в общем варьировании признака [2].

Зависимость между параметрами крыла рукокрылых и типами их охотничьих пространств устанавливали по коэффициенту ранговой корреляции Спирмена R, при пороге значимости $p \le 0.05$.

Все расчеты осуществляли при помощи пакета программ Statistica®6.0 [22].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Морфо-функциональный анализ

Размерные характеристики

Важной характеристикой сообщества является размерный состав, входящих в него членов. Размерные показатели представляют интегрирующую характеристику вида, определяющую его экологическую нишу. Состав пищи, преимущественная высота, на которой летают рукокрылые, и предпочитаемое биотопическое пространство тесно связаны с их размерами.

На основе размерных и весовых характеристик, определенных по среднестатистическим показателям (длина предплечья, масса и длина тела), все исследованные виды были разделены нами на три класса. Первый размерный класс включает самые крупные виды: *N. lasiopterus*, *N. noctula* и две подвидовые формы *E. serotinus*. Второй класс образован средними по размеру видами: *M. dasycneme*, *N. leisleri* и *V. murinus*. Наконец третий класс объединяет оставшиеся 10 видов, которые обладают малыми размерами тела и массой.

Анализ эколого-морфологических индексов летательного аппарата

Средние значения основных крыловых индексов рукокрылых приведены в табл. 1.

Результаты классификации 17 исследованных видов рукокрылых, проведенной на основе крыловых индексов получены методом главных компонент (рис. 1). Дифференциация видов связана с первыми двумя главными компонентами, которые описывают 81.8% общей дисперсии и имеют собственные значения больше единицы (табл. 2). Первая главная компонента, имеющая максимальное собственное значение, наиболее сильно коррелирует с индексами *WLI* и *ARI* (положительная корреляция) и с *CI* (отрицательная корреляция). Таким образом, первая главная компонента описывает размерные характеристики крыла и его относительную ширину (*ARI*). Вторая главная компонента максимально скоррелирована с *WRI* и *WTI* (отрицательная корреляция), т. е. описывает удлинение крыла, и вклад его дистальной части.

Таблица 1

Морфологические показатели (индексы) летательного аппарата рукокрылых Поволжья

Вид	*n*		*WAI*	*WTI*	*ARI*	*WLI*	*CI*	*WRI*
M. nattereri	13	Lim M±SE	0.0093–0.0130 0.0115±0.0003	1.44–1.76 1.67±0.028	1.91–2.10 2.02±0.018	4.94–7.79 6.02±0.215	0.85–1.03 0.95±0.016	2.06–2.65 2.34±0.044
M. aurascens	13	Lim M±SE	0.0068–0.0083 0.0076±0.0001	1.52–1.73 1.60±0.016	1.94–2.08 2.01±0.011	5.55–7.99 6.70±0.223	0.83–1.07 0.92±0.017	1.91–2.12 2.01±0.018
M. mystacinus	24	Lim M±SE	0.0064–0.0091 0.0073±0.0001	1.47–1.71 1.56±0.011	1.94–2.19 2.05±0.010	4.83–9.12 6.27±0.202	0.72–1.12 0.92±0.023	1.85–2.57 2.12±0.045
M. brandtii	31	Lim M±SE	0.0063–0.0089 0.0076±0.0009	1.17–1.68 1.49±0.016	2.03–2.31 2.09±0.012	5.93–14.16 7.91±0.29	0.74–0.99 0.87±0.012	1.74–2.35 2.02±0.023
M. daubetonii	28	Lim M±SE	0.0083–0.0102 0.0090±0.0001	1.44–1.67 1.55±0.009	1.90–2.14 2.04±0.011	6.28–11.68 8.05±0.248	0.59–0.94 0.81±0.012	1.75–2.38 2.02±0.026
M. dasycneme	40	Lim M±SE	0.0121–0.0150 0.0138±0.0001	1.50–1.72 1.62±0.007	1.92–2.19 2.10±0.007	5.55–12.4 9.61±0.199	0.71–0.91 0.81±0.008	1.81–2.34 1.97±0.017
Pl. auritus	41	Lim M±SE	0.0093–0.0125 0.0107±0.0001	1.07–1.92 1.64±0.017	2.00–2.47 2.07±0.012	5.32–10.19 7.25±0.214	0.88–1.21 1.02±0.010	2.11–2.62 2.30±0.019
N. leisleri	19	Lim M±SE	0.0112–0.0137 0.0124±0.0002	1.68–1.82 1.74±0.008	2.28–2.49 2.35±0.014	8.07–13.6 11.32±0.326	0.63–0.79 0.69±0.010	1.82–2.17 1.94±0.024
N. noctula	28	Lim M±SE	0.0155–0.0181 0.0162±0.0001	1.46–1.80 1.72±0.012	2.58–2.88 2.69±0.012	11.76–19.96 16.47±0.425	0.60–0.83 0.70±0.011	1.73–2.13 1.94±0.020
N. lasiopterus	11	Lim M±SE	0.0244–0.0285 0.0268±0.0003	1.66–1.97 1.72±0.026	2.30–2.54 2.42±0.025	13.55–18.32 16.01±0.525	0.59–0.77 0.68±0.018	1.81–2.16 1.94±0.034
P. kuhlii	9	Lim M±SE	0.0077–0.0093 0.0087±0.0002	1.66–1.96 1.73±0.031	2.04–2.21 2.17±0.017	6.84–11.61 8.64±0.567	0.75–0.93 0.85±0.018	1.70–2.26 2.00±0.057
P. pipistrellus s.l.	13	Lim M±SE	0.0050–0.0070 0.0062±0.0001	1.38–1.76 1.66±0.026	1.99–2.28 2.20±0.023	5.20–9.10 7.37±0.375	0.70–0.87 0.79±0.012	1.83–2.09 1.94±0.024
P. nathusii	61	Lim M±SE	0.0071–0.0095 0.0084±0.0001	1.45–1.89 1.74±0.010	1.90–2.25 2.14±0.008	6.12–13.7 8.54±0.180	0.63–0.89 0.76±0.007	1.68–2.28 1.91±0.013
E. nilssonii	26	Lim M±SE	0.0085–0.0105 0.0097±0.0001	1.52–1.67 1.62±0.008	2.14–2.36 2.23±0.011	7.78–11.83 9.56±0.198	0.69–0.92 0.81±0.012	1.74–2.12 1.91±0.022
E. s. serotinus	13	Lim M±SE	0.0156–0.0219 0.0179±0.0006	1.30–1.79 1.62±0.037	1.87–2.29 2.12±0.037	8.43–14.73 12.34±0535	0.64–0.79 0.73±0.014	1.66–1.99 1.85±0.028
E. s. turcomanus	29	Lim M±SE	0.0132–0.0182 0.0153±0.0003	1.25–1.81 1.62±0.023	1.72–2.31 2.15±0.021	8.53–19.77 12.87±0.442	0.51–0.86 0.71±0.013	1.49–2.00 1.77±0.021
V. murinus	36	Lim M±SE	0.0107–0.0135 0.0119±0.0001	1.53–1.77 1.63±0.008	2.15–2.43 2.30±0.010	7.40–13.03 10.12±0.250	0.63–0.88 0.71±0.009	1.78–2.12 1.91±0.013

При анализе видового распределения в факторном пространстве первых двух главных компонент можно выделить несколько групп. Первая представлена крупными видами рода *Nyctalus*, имеющих большой хиропатагиум, максимальную нагрузку на относительно узкое крыло и самый маленький индекс длины хвоста. По совокупности признаков (по оси ГК 1) к первой группе ближе всего оказываются виды второй группы, которые так же характеризуются узкими, но относительно короткими крыльями. Для видов третей группы свойственны наименьшие размеры хиропатагиума, крыло при этом у них сравнительно длинное и широкое. По этим признакам к третьей группе очень близка четвертая, виды которой отличаются лишь тем, что имеют меньшую нагрузку на крыло и высокие значения индекса хвоста. Виды пятой группы характеризуются наибольшими показателями относительной длины крыла и хвоста. Среди всех групп промежуточное положение занимает шестая совокупность видов, в пределах которой по сходным пропор-

циям крыла группируются *M. dasycneme*, *E. nilssonii* и *P. pipistrellus*. Обособленно от всех находятся *P. kuhlii* и *N. leisleri*. Первый из них по крыловым индексам наиболее сходен с видами шестой группы, тогда как второй занимает среднее положения между видами первой и второй групп.

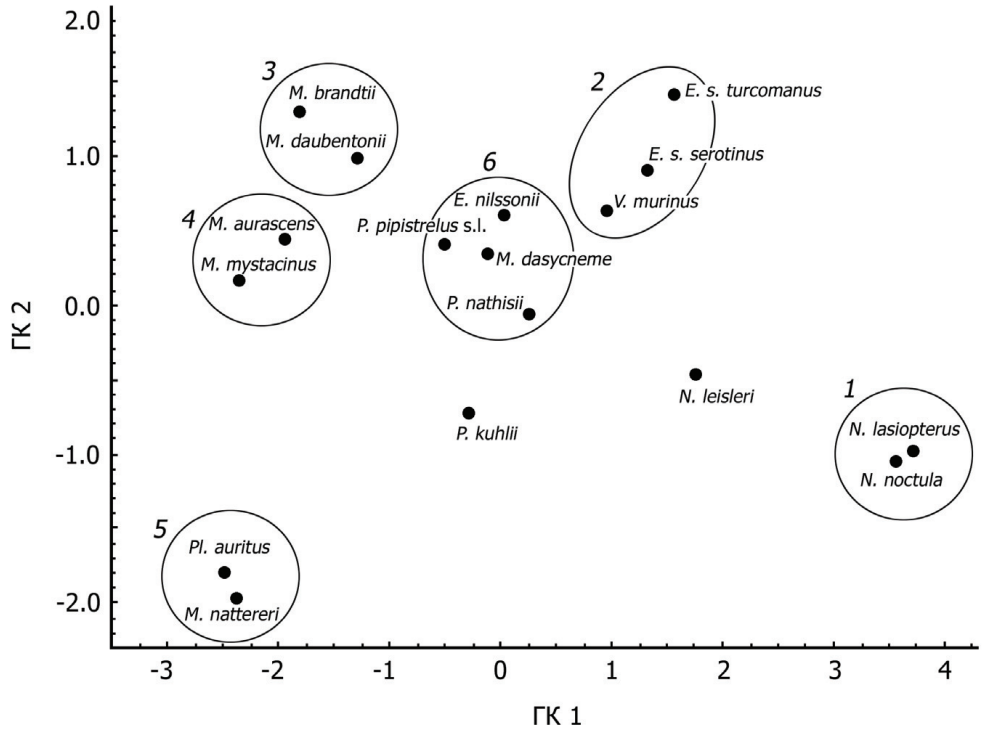

Рис. 1. Распределение видов рукокрылых в пространстве двух первых главных компонент, построенных на основе крыловых индексов. 1–6 – группы видов (выделены эллипсами), наиболее сходные по морфологическим признакам.

Таблица 2

Результаты анализа главных компонент, проведенного по совокупности крыловых индексов

Крыловые индексы	Факторные нагрузки главных компонент	
	ГК 1	ГК 2
WAI	0.7649	-0.2132
WTI	0.5624	-0.6137
ARI	0.8453	-0.2437
WLI	0.9571	-0.0264
CI	-0.9082	-0.3119
WRI	-0.6716	-0.6793
Собственные числа	3.81	1.04
Процент объясненной дисперсии, %	63.5	17.3
Накопленная доля дисперсии	0.635	0.808

Структура распределения видов по отношению к типам охотничьих пространств

Стандартизированные показатели встречаемости видов в биотопах представлены в табл. 3.

Проведенный анализ соответствий показал, что зависимость между группирующими переменными (вид × охотничье пространство) достаточно сильная (общий $\chi^2 = 2385.47$, $df = 80$ $p < 0.0001$) и поэтому она может использоваться как анализирующая при описании структуры предпочтений видов к выделенным типам охотничьих пространств. Наибольший вклад в величину статистики χ^2 Пирсона дает первая размерность, объясняющая 44.59% инерции ($\chi^2 = 1063.76$, собственное значение – 0.63). Вторая размерность объясняет 36.79% инерции ($\chi^2 = 877.51$, собственное значение – 0.52).

Таблица 3

Встречаемость (%) рукокрылых в различных типах охотничьих пространств

Виды (число «пролетов»)	ОН	ОО-1	ОО-2	ЗП-1	ЗП-2	НДВ
M. nattereri (*n* = 53)	–	33.33	33.33	16.67	16.67	–
M. mystacinus (*n* = 226)	–	76.00	16.00	8.00	–	–
M. aurascens (*n* = 588)	3.08	61.54	4.62	–	–	30.77
M. brandtii (*n* = 1140)	1.25	56.76	20.31	10.49	6.99	4.20
M. daubentonii (*n* = 17505)	0.72	15.45	0.64	4.81	–	78.38
M. dasycneme (*n* = 427)	1.52	29.05	–	–	–	69.43
Pl. auritus (*n* = 301)	–	39.65	19.38	40.40	0.57	–
N. lasiopterus (*n* = 237)	85.19	11.11	3.70	–	–	–
N. noctula (*n* = 4621)	56.08	31.57	8.76	1.59	–	1.99
N. leisleri (*n* = 477)	41.31	57.41	1.28	–	–	–
P. kuhlii (*n* = 567)	6.67	88.89	4.44	–	–	–
P. pipistrellus (*n* = 483)	–	33.31	36.47	15.32	13.62	1.28
P. nathusii (*n* = 23530)	5.15	48.86	22.60	17.16	5.99	0.25
E. nilssoni (*n* = 280)	24.19	74.19	1.61	–	–	–
E. s. serotinus (*n* = 82)	77.78	22.22	–	–	–	–
E. s. turcomanus (*n* = 431)	79.19	20.83	–	–	–	–
V. murinus (*n* = 3371)	38.65	43.28	16.38	0.92	0.31	0.46

В пространстве полученных размерностей все виды группируются согласно своим предпочтениям к определенным местам охоты (рис. 2). Первую группу образуют относительно близкие по координатам *M. daubentonii* и *M. dasycneme*, которые для охоты используют преимущественно надводное пространство. Вторая группа включает крупные виды *N. lasiopterus* и *E. serotinus*, охотящиеся в открытых неограниченных пространствах. Противоположное положение в системе по отношению к видам первых двух групп занимают *M. natteriri*, *Pl. auritus* и *P. pipistrellus* s. l. Эти три вида встречаются в открытых ограниченных пространствах и одновременно тяготеют к закрытым пространствам. Наибольшую связь с открытыми ограниченными пространствами первого типа прослеживается у *P. kuhlii*, *E. nilssonii*, *M. mystacinus* и *M. aurascens*. В тоже время, *E. nilssonii* относится к группе *V. murinus*, *N. leislerii* и *N. noctula*, у которых по этому ряду отмечается уменьшение доли встречаемости в открытых ограниченных пространствах первого типа и одновременно нарастает доля в открытых неограниченных пространствах. С другой стороны, *M. mystacinus* сходен с *M. brandtii* и *P. nathusii*, для которых также характерно уменьшение доли встречаемости в открытых ограниченных пространствах первого типа и увеличение доли встречаемости в открытых ограниченных пространствах второго типа.

Исключительно высокая встречаемость (как правило, более 70%) в открытых неограниченных пространствах отмечена у *N. lasiopterus* и у двух подвидов *E. serotinus*; в открытых ограниченных пространствах первого типа у *P. kuhlii*, *E. nilssonii* и *M. mystacinus*; в надводных пространствах у *M. daubentonii* и *M. dasycneme*. Все эти виды проявляют крайнюю форму приуроченности к указанным типам охотничьих пространств. Оппортунистическая стратегия в использовании потенциальных охотничьих пространств, когда в той или иной степени встречаемость фиксируется в разных типах стаций, характерна для всех остальных видов.

В целом факториальное влияние охотничьего пространства оказалось равным 33.6% ($F = 9.7$, $df = 5$, $\delta^2 = 3931.2$, $p < 0.001$). Это значит, что степень встречаемости у видов рукокрылых имеет лишь умеренную зависимость от типа того места, где они охотятся. Наиболее предпочитаемыми для всех видов являются пространства типа ОО-1, а так же ОН. Меньше всего рукокрылые используют области закрытых пространств (рис. 3).

Соотношение особенностей кормового поведения с морфо-экологическими параметрами

Как и следовало ожидать, приуроченность рукокрылых к тем или иным местообитаниям связана с морфологией животных. Проведенный корреляционный анализ показал (табл. 3), что лучшее объяснение в распределении видов по различным биотопам дает индекс крыловой нагрузки, который оказался сопряженным с 4 типами охотничьих пространств из 6 выделенных. Зависимость проявляется в том, что виды, использующие пространства типа ОН отличаются большой весовой нагрузкой на крыло, а виды способные охотится в пространствах типов ОО-2, ЗП-1 и ЗП-2, наоборот, имеют низкую нагрузку. Все остальные ин-

дексы проявляют значительную корреляцию лишь с показателями встречаемости в открытых неограниченных пространствах. Использование таких охотничьих стаций оптимально для тех видов, которые в целом характеризуются большими значениями *WAI*, *ARI*, *WLI* и минимальными – *CI* и *WRI*. Виды, охотящиеся в других типах стаций, имеют тенденции к обратной зависимости. Не было выявлено лишь связи между особенностями строения летательного аппарата рукокрылых с их охотой в пространствах типа НДВ и ОО-1.

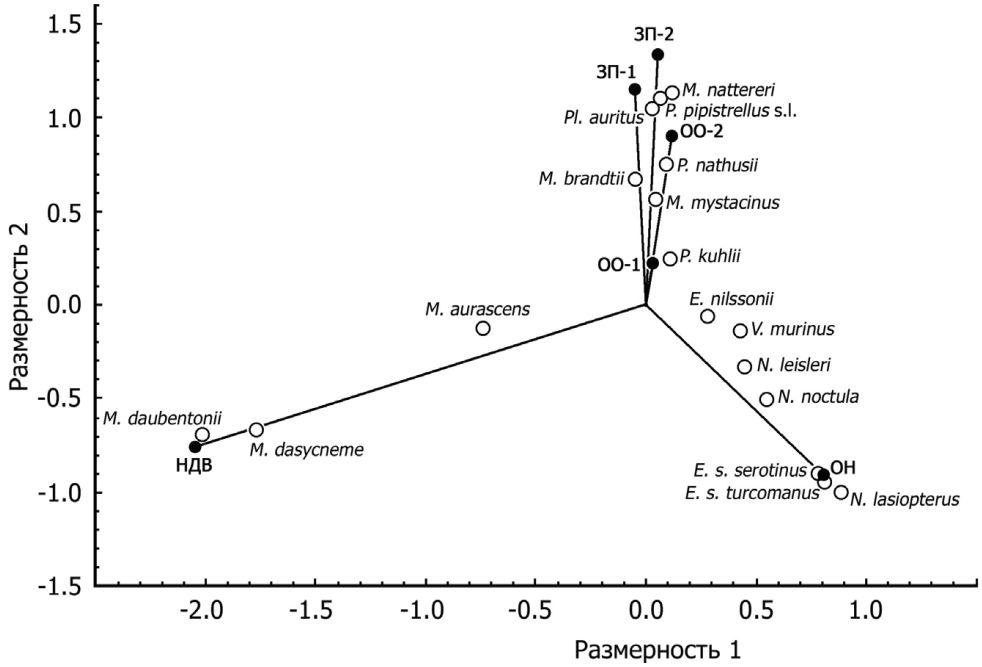

Рис. 2. Распределение видов рукокрылых в пространстве двух размерностей, построенных на основе их встречаемости в различных типах охотничьих пространств.

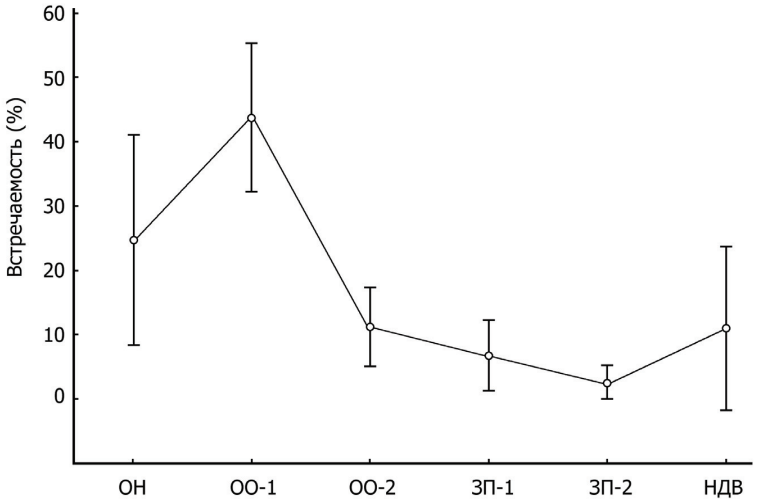

Рис. 3. Средние показатели встречаемости рукокрылых в различных типах охотничьих пространств. Вертикальные линии равны 0.95 доверительных интервалов.

Из всего сообщества рукокрылых Поволжья самую большую весовую нагрузку на крыло и низкие значения индекса длины хвоста имеют *N. lasyopterus* и *N. noctula*. Такие характеристики значительно ограничивают их маневренность в полете и делают энергетически невыгодным использование небольшого по площади участка среды [5]. Эти виды обладают относительно высокими скоростями, летают преимущественно на большой высоте и являются типичными охотниками неограниченных пространств. Они наиболее активны в открытых местообитаниях, над лесами, полями, реками и озерами. Ограниченные простран-

ства крупные вечерницы используют редко, а если в них и появляются, то пребывают в них непродолжительное время. Полет при поиске добычи обычно прямолинейный с крутыми поворотами в сторону обнаруженной жертвы, способны к непродолжительному планированию.

Ко второй группе охотников открытых неограниченных пространств относятся две подвидовые формы: *E. s. serotinus*, *E. s. turcomanus*. Обладая достаточно крупными размерами тела для них свойственно крайне малые значения индекса длины крыла и, в отличие от представителей первой группы, большая ширина, что в целом создается впечатление о ширококрылости этого вида. На севере Нижнего Поволжья ареалы этих подвидов образуют зону контакта [8], однако, проявляя разные требования к среде обитания, они оказываются здесь экологически разобщенными. *E. s. serotinus* – европейская форма, большинство мест обитания и добывания пищи в Поволжье связаны с лесными стациями и водоемами. Наиболее активна в открытых местообитаниях. На Самарской Луке животные кормятся, летая над необлесенными склонами Жигулевских гор и вдоль береговой полосы р. Волги. Иногда охотятся вдоль вертикальных элементов ландшафта, таких как древесные насаждения, отвесные скалы, а в населенных пунктах вдоль широких улиц и высоко над домами. *E. s. turcomanus* – теплолюбивая, сухолюбивая азиатская форма, обитающая в безлесных ландшафтах Нижнего Поволжья. Для охоты предпочитает равнинные участки, часто в дали от водоемов. Как и у европейской формы, активность отмечена над улицами в населенных пунктах, а так же в садах и парках среди деревьев. При относительно большой крыловой нагрузке охотничий полет у обеих подвидовых форм быстрый, прямолинейный, что минимизирует энергозатраты при полете.

Таблица 3

Коэффициенты корреляции Спирмена *R*, вычисленные между индексами крыла и встречаемостью видов в основных типах охотничьих пространств (* – значимые коэффициенты корреляции)

Крыловые индексы	Типы пространств					
	ОН	ОО-1	ОО-2	ЗП-1	ЗП-2	НДВ
WAI	0.684*	-0.468	-0.601*	-0.471	-0.397	-0.267
WTI	0.325	-0.047	0.234	0.040	0.139	-0.3907
ARI	0.670*	-0.081	-0.130	-0.338	-0.206	-0.2287
WLI	0.883*	-0.363	-0.604*	-0.594*	-0.516*	-0.1067
CI	-0.808*	0.412	0.377	0.440	0.334	0.059
WRI	-0.754*	0.233	0.389	0.482	0.252	0.164

По величине крыловой нагрузки к группе форм *E. serotinus* близок *N. leisleri*, но средний размерный класс и большой хиропатагиум позволяет этому виду развивать так же большую скорость и почти в равной степени использовать как неограниченные, так и ограниченные открытые пространства. Как правило, местами кормежки служат открытые участки вблизи лесных массивов. Животные часто летают над кронами деревьев на высоте 7–15 м. При сильном ветре перемещаются на опушки, вырубки, широкие просеки [7].

По характеру предпочтений к *N. leisleri* наиболее близки *V. murinus* и *E. nilssonii*, которые, однако, в отличие от первого вида обладают меньшей пропеллерующей частью крыла. Как и у представителей рода *Nyctalus* у *V. murinus* и *E. nilssonii* относительно узкое крыло, что снижает их возможность сильно менять стиль полета, а высокая скорость и небольшая маневренность ограничивают использование малых по площади участков среды.

У *V. murinus* наибольшая активность зафиксирована в равной степени в открытых ограниченных стациях первого типа и в открытых неограниченных стациях. Здесь животные охотятся на летающих насекомых, главным образом, на высоте от 10 до 20 м. Такое охотничье поведение подтверждается и литературными данными [4, 14].

Для *E. nilssonii* использовать открытые ограниченные пространства первого типа свойственно чаще, чем открытые неограниченные пространства. Это отчасти согласуется с меньшей, чем у *V. murinus* весовой нагрузкой на крыло и относительно большей длинной хвоста. Наиболее предпочитаемые места охоты – долины рек и гор в непосредственной близости от вертикальных элементов ландшафта. Здесь он охотится на разной высоте, летая вдоль опушек, скальных обнажений, береговых лесных массивов крупных рек и по речным коридорам малых и средних рек. Полет быстрый, преимущественно прямолинейный с частыми бросками в сторону потенциальной жертвы. В некоторой степени виду свойственна охота в угон [19].

Морфологически противоположный комплекс составляют *M. nattereri* и *Pl. auritus*. Имея малую крыловую нагрузку, относительно широкие и длинные крылья, а также большой индекс длины хвоста этим видам свойственен медленный и высокоманевренный полет. Однако при сходных морфологических показателях они все же расходятся по охотничьим стациям и тактикам кормодобывания. У *M. nattereri* наиболь-

шая активность отмечена в открытых ограниченных пространствах, где они охотятся по опушкам, главным образом, около кустов и крон невысоких деревьев, тщательно их обследуя. Выслеживая добычу в полете, животные медленно двигаются над ее предполагаемым местонахождением. Как показывают наблюдения [24], во время собирания вид использует эхолокацию и последовательно низкий поисковый полет – «трепетание» и схватывание добычи во время посадки на ветвь или во время полета. У *Pl. auritus* высокая активность отмечена как в открытых ограниченных пространствах, так и в закрытых. Как правило, ушаны охотятся с присады, на которой обычно и поедают пойманных насекомых. Жертву обнаруживают по издаваемым ею звукам [24]. Во время охоты добычу, в основном, собирают с веток деревьев, но нередко ловят ее и в воздухе.

По биотопическим предпочтениям самым близким к последней группе видов оказывается *P. pipistrellus*. Используя с *Pl. auritus* и *M. nattereri* одинаковые места охоты *P. pipistrellus* все же имеет иные пропорции крыла (относительно узкое и короткое крыло с небольшим индексом длины хвоста) и как следствие расходится с ними по способу использования среды и характеру полета. В лесных стациях животные летают, как правило, над свободными от древостоя участками на уровне средней и нижней частей крон. Очень часто зверьки могут улетать с полян в глубь леса, и кормится там, летая между деревьями под густым пологом. В населенных пунктах придерживаются искусственных изгородей, летают вдоль стен различных строений, вдоль древесных насаждений и около уличных фонарей. При наличии водоема могут некоторое время кормиться над самой его поверхностью. Охотничий полет относительно быстрый, маневренный, с частыми сменами направлений и бросками за добычей. При пересечении открытого пространства полян, опушек в поисковом полете способен к непродолжительному планированию.

По охотничье-пространственным предпочтениям с *Pl. auritus* сходен *M. brandtii* и *P. nathusii*, которые между собой имеют некоторые отличия в пропорциях летательного аппарата, характеристике полета и способе добычи пищи, что собственно дает им возможность расходится в нишевом пространстве и не конкурировать. У *M. brandtii* полет, как правило, не быстрый, ровный, без резких поворотов. Животные чаще охотятся на высоте верхних частей крон, спокойно летая на ограниченном пространстве между деревьями, редко спускаются до высоты 2–3 м. У *P. nathusii*, наоборот, полет относительно быстрый, изобилующий поворотами и бросками за добычей. Кормятся на уровне средних и нижних частей крон, часто опускаются до высоты 2–3 м. Оба вида для охоты, кроме открытых ограниченных пространств, могут использовать закрытые пространства и в редких случаях ловить насекомых над водой.

Отдельный комплекс образуют *M. daubentonii* и *M. dasycneme*. Оба вида являются типичными охотниками надводных пространств. Предпочитают реки с наиболее спокойным течением. Помимо рек, озер и стариц охотятся по берегам водоемов со значительным по площади открытым водным зеркалом. Кормятся обычно в самых приводных слоях воздуха на высоте до 30 см, редко поднимаются над водой выше 1 м. Кроме околоводных пространств некоторым особям свойственно перелетать на прибрежные поляны, опушки и просеки. В этих же стациях рукокрылые часто встречаются весной и в начале осени, когда численность околоводных насекомых крайне низка [11]. Однако, используя один источник кормового ресурса, эти виды отличаются по целому ряду других параметров, что дает им возможность практически не пересекаться в нишевом пространстве.

M. daubentonii обладает небольшой нагрузкой на крыло и низкими значениями верхушечного индекса. Полет у этого вида медленный, плавный и высокоманевренный. Во время кормления животные придерживаются, обычно, небольшого по площади участка среды, в пределах которого летают по повторяющимся извилистым траекториям. Охотится двумя способами: либо преследует добычу в воздухе, поедая ее налету, либо схватывает насекомых с поверхности воды задними конечностями [18].

M. dasycneme по крыловым пропорциям сходен с *E. nilssonii*. В отличие от *M. daubentonii* обладает большей нагрузкой на крыло, летает с несколько большей скоростью и чуть меньшей маневренностью. Полет ровный, в подавляющих случаях прямолинейный, иногда с резкими уходами в сторону или вертикальными бросками [9]. Кормовая территория вида достаточно протяженная. Охотятся, собирая небольших роящихся над водной насекомых. Перед схватыванием добычи амплитуда взмахов резко уменьшается, и животные иногда переходят на кратковременное планирование. Такое поведение подтверждается и другими исследователями [13].

Отдельные морфологически сходные группы образуют с одной стороны *M. mystacinus* и *M. aurascens*, а с другой – *P. nathusii* и *P. kuhlii*. Виды первой группы связаны не только морфологическим сходством, но и близким родством. Пребывания в различных природно-климатических зонах отложило отпечаток на адаптивные возможности, обусловив их географическую и экологическую изоляцию.

В Поволжье *M. aurascens* обитатель зон степей и полупустынь. Относительно широкое крыло с малой весовой нагрузкой и средним, по отношению к другим видам, значением верхушечного индекса обуславливает способность к медленному и к разнообразному по типу полету. В целом же полет у животных этого вида относительно быстрый, легкий, изящный, с большим количеством поворотов и резким набором высоты. Наибольшая активность отмечена в открытых ограниченных стациях первого типа, где охотятся на летающих насекомых невысоко над землей. В Саратовской обл. кормившихся животных наблюдали над обширными лесными полянами, остепненными берегами, суходольными лугами и над руслом рек, а в населенных пунктах – летающими вдоль стен зданий, древесных насаждений и освещенных участков улиц. *M. aura-*

scens нередко использует те же кормовые стации, что и *M. daubentonii*. Это выражается в том, что часто охотится над водой, летая медленно и плавно по круговой траектории на высоте до 1 м. В ветреную погоду кормится вдоль обрывистых берегов, а в населенных пунктах около стен с подветренной стороны.

M. mystacinus, в отличие от *M. aurascens*, встречается севернее и является типично лесным видом, распространение которого в Поволжья приурочено к карстовым формам рельефа и выходам скал [3]. Наибольшая активность животных отмечена в открытых ограниченных пространствах первого типа. Местами охоты служат небольшие поляны, просеки и опушки чаще по берегам водоемов, реже в глубине леса. Охотятся около средних и нижних частей крон. Полет быстрый и высокоманевренный.

В группе *P. nathusii* и *P. kuhlii* первый является лесным мезофильным видом, тогда как второй типичным синантропом, адаптированным к засушливым районам. Как уже говорилось выше *P. nathusii* по типам используемого охотничьего пространства близок к *M. brandtii* и даже к *Pl. auritus*. У *P. kuhlii* наибольшая кормовая активность отмечена в открытых ограниченных пространствах первого типа, в качестве которых он преимущественно использует антропогенные ландшафты. Местами охоты здесь ему служат улицы городов, поселков и их окрестности, где он летает вдоль придорожных деревьев, фонарей и построек. Массовая охота вида проходит на участках защищенных от ветра. В настоящее время, в связи с расширением ареала на север и проникновением в лесостепную зону [10] у *P. kuhlii* отмечено заселение лесных стаций. Здесь животных неоднократно отмечали охотившимися на открытых участках леса вместе с *P. nathusii*. Полет относительно более прямой с меньшим количеством маневров, чем у других нетопырей.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изложенные выше результаты наглядно показывают, что структура исследуемого сообщества рукокрылых представлена определенным сочетанием различных морфологических и экологических типов.

При анализе морфологических индексов летательного аппарата рукокрылых было выделено несколько типов, которым характерны крайние значения морфологических показателей. В частности, большой хиропатагиум, максимальную нагрузку на относительно узкое крыло и самый маленький индекс длины хвоста имеют *N. lasiopterus* и *N. noctula*. Наименьшие размеры хиропатагиума свойственны *M. brandtii* и *M. daubentonii*. Минимальной нагрузкой на крыло и высокими значениями индекса хвоста отличаются *M. mystacinus* и *M. aurscens*. Относительно короткими крыльями характеризуются два подвида *E. serotinus* и *V. murinus*, а наибольшими показателями относительной длины крыла и хвоста – *M. nattereri* и *Pl. auritus*. Все остальные виды обладают более или менее средними значениями показателей летательного аппарата.

Виды, обладающие неодинаковыми морфологическими типами летательного аппарата, свободно могут занимать одно охотничье пространство. Это обстоятельство указывает на то, что построение их морфологических адаптаций, вероятно, изначально было направлено на способ добычи пищи, а затем на сложность окружающего ландшафта. Используя разную тактику кормодобывания, они легко расходятся в нишевом пространстве и успешно снижают конкуренцию.

Зависимость степени встречаемости рукокрылых от типа того места, где они охотятся, оценивается как умеренная. Это связано с тем, что виды, как правило, во время фуражирования используют не один тип охотничьего пространства, а несколько. Среди последних выделяются основные, где животные встречаются чаще, и второстепенные, где появляются время от времени. Наиболее заполненными видами являются открытые ограниченные пространства, но не замкнутые вертикальными элементами ландшафта, а также открытые неограниченные пространства. Меньше всего рукокрылые используют области закрытых пространств.

Крайнюю форму приуроченности к открытым неограниченным пространствам проявляют *N. lasiopterus* и подвиды *E. serotinus*, к открытым ограниченным пространствам первого типа *P. kuhlii*, *E. nilssonii* и *M. mystacinus*, к надводным пространствам *M. daubentonii* и *M. dasycneme*. Для всех остальных видов характерна в определенной степени оппортунистическая стратегия в использовании потенциальных охотничьих стаций.

Устойчивая связь между морфологическими особенностями летательного аппарата рукокрылых и типами охотничьих стаций прослеживается в том, что использование открытых неограниченных пространств оказывается оптимальным для видов, которые обладают относительно узким или даже коротким крылом с большой на него весовой нагрузкой, а так же маленьким индексом длины хвоста. Использование сложноорганизованных пространств типов ОО-2, ЗП-1 и ЗП-2, наоборот, требует низкой нагрузки на крыло. Отсутствие корреляционной связи морфологических показателей с охотничьими пространствами типа ОО-1 и НДВ объясняется присутствием в них видов с разными пропорциями крыла, которые нивелируют морфологические закономерности.

Благодарности: *авторы выражают благодарность А. А. Панютиной за ценные замечания при подготовке рукописи. Работа выполнена при финансовой поддрежке РФФИ (грант № 11-04-00383-а).*

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ И ПРИМЕЧАНИЯ

1. Борисенко А.В., Крускоп С.В., Дорохина Е.В. Рукокрылые (Chiroptera, Mammalia) Национального парка Ву Куанг: структура и эколого-морфологические особенности сообщества // Материалы зоолого-ботанических исследований в Национальном парке Ву Куанг (провинция Ха Тинь, Вьетнам). Серия «Биоразнообразие Вьетнама». Москва-Ханой: ИПЭЭ РАН, 2001. С. 190–215.

2. Ивантер Э.В. Основы практической биометрии. Петрозаводск: Карелия, 1979. 94 с.
3. Ильин В.Ю., Смирнов Д.Г. Особенности распространения оседлых видов рукокрылых (Chiroptera: Vespertilionidae) на востоке Русской равнины и в смежных регионах // Экология. 2000. № 2, С. 118–124.
4. Крускоп С.В. Эколого-морфологическое исследование сообщества рукокрылых (Chiroptera) Подмосковья // Состояние териофауны в России и ближнем зарубежье. Тр. межд. совещ. М.: ИПЭЭ РАН, 1996. С. 169–173.
5. Крускоп С.В. Эколого-морфологическое разнообразие гладконосых рукокрылых (Vespertilio, Chiroptera). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Диалог-МГУ, 1998. 24 с.
6. Панютина А.А. Пропорции скелета летательного аппарата подковоносообразных летучих мышей (Chiroptera, Rhinolophoidea) с различными стратегиями кормодобывания // Зоол. журнал. 2008. Т. 87. № 11. С. 1361–1374.
7. Смирнов Д.Г., Ильин В.Ю. К распространению и биологии малой вечерницы (*Nyctalus leisleri* Kuhl, 1818) на Средней Волге // Матер. научн. конф. Пенза: ПГПУ, 1997. С. 130–131.
8. Смирнов Д.Г., Яняева Н.М., Ильин В.Ю. К вопросу о гибридизации двух форм *Eptesicus serotinus* // Млекопитающие как компонент аридных экосистем (ресурсы, фауна, экология, медицинское значение и охрана). Тез. докл. Межд. совещ. Саратов-Москва: ИПЭЭ РАН, 2004. С. 140–141.
9. Смирнов Д.Г., Завьялов Е.В. Ночница прудовая – *Myotis dasycneme* Boie, 1825 // Красная книга Саратовской области: Грибы. Лишайники. Растения. Животные. Саратов: Изд-во Торгово-Промышленная палата Саратов. обл., 2006. С. 467–468.
10. Смирнов Д.Г., Вехник В.П, Курмаева Н.М., Шепелев А.А. Новые сведения о распространении *Pipistrellus kuhlii* в Поволжье // Териофауна России и сопредельных территорий. Матер. VIII съезда ВТО. М.: ИПЭЭ РАН, 2007. С. 463.
11. Стрелков П.П., Ильин В.Ю. Рукокрылые (Chiroptera, Vespertilionidae) юга Среднего и Нижнего Поволжья // Фауна, систематика и эволюция млекопитающих: Рукокрылые, грызуны. Л.: ЗИН АН РАН, 1990. С. 112–237.
12. Britton A.RC., Jones G., Rayner J.M V., Boonman A.M., Verboom B., Flight performance, echolocation and foraging behaviour in pond bats, *Myotis dasycneme* (Chiroptera: Vespertilionidae) // J. of Zoology (London). 1997. V. 241. P. 503–522.
13. Carranza A.J., Arias M., Ibañez U.C., Hidalgo T. Relaciones entre la morfologia y la seleccion de habitat en una comunidad de quiropteris neotropicales // Rev. Mus. argent. cienc. natur. Zool. 1984. V. 13. № 1–60. P. 297–315.
14. Červený J., Bufka L. Comments on the life history of *Vespertilio murinus* in Sumava mts. (SW Bohemia). In: Cruz, M. & Kozakiewicz (Ed.). Bats & Man. Million Years of Coexistence. Abstracts VIIIh European Bat Research Symposium, 23–27 August 1999, Poland: 1999. 13.
15. Crome F.H., Richards G.C. Bats and gaps: microchiropteran community structure in a Queensland rain forest // Ecology. 1988. № 6. P. 1960–1969.
16. Findley J.S. The structure of bat communities. Amer. Natur. 1976. V. 110, P. 129–139.
17. Findley J.S., Studier E.H., Wilson D.E. Morphologic properties of bat wings // J. Mammal. 1972. V. 53. P. 429–444.
18. Jones G., Rayner J.MV. Flight performance, foraging tactics and echolocation in free-living Daubenton's bats *Myotis daubentoni* (Chiroptera: Vespertilionidae) // J. of Zoology (London). 1998. V. 215. P. 113–132.
19. Jong J. Habitat use, home-range and activity pattern of the northern bat, *Eptsicus nilssoni*, in a hemiboreal coniferous forest // Mammalia. 1994. V. 58. № 4. P. 535–548.
20. Mckenzie N., Gunnell A., Yani M., Williams M. Correspondence between flight morphology and foraging ecology in some palaeotropical bats. Aust. // J. Zool. 1995. V. 43. P. 241–257.
21. Norberg U.M., Rayner J.MV. Ecological morphology and flight in bats (Mammalia; Chiroptera): wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences. 1987. V. 316. № 1179. P. 335–427.
22. StatSoft, Inc., 2001. STATISTICA (data analysis software system), version 6. www.statsoft.com.
23. Stockwell E.F. Morphology and flight manoeuvrability in New World leaf-nosed bats (Chiroptera: Phyllostomidae) // Journal of Zoology. 2001. V. 254. P. 505–514.
24. Swift S.M., Racey P.A. Gleaning as a foraging strategy in Natterer's bat *Myotis nattereri* // Behav. Ecol. Sociobiol. 2002. V. 52. P. 408–416.
25. В работе *P. pipistrellus* sensu lato не дифференцировали и рассматривали как комплекс из *P. pipistrellus* и *P. pygmaeus*.