

УДК 599.426:591.52(470.43)

DOI: 10.21685/2307-9150-2017-4-1

Д. Г. Смирнов, В. А. Безруков, В. Ю. Ильин

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВА МЕСТООБИТАНИЯ И КОРМОВОГО ВРЕМЕНИ *MYOTIS DAUBENTONII* (CHIROPTERA, VESPERTILIONIDAE) НА САМАРСКОЙ ЛУКЕ¹

Аннотация.

Актуальность и цели. Территория Самарской Луки известна как место крупнейших зимних скоплений *M. daubentonii* в России, где ежегодно в разных по устройству искусственных подземелий собирается до 2500 особей. По окончании спячки между особями разного пола происходит пространственная дифференциация. Большинство репродуктивных самок покидают область зимовки, перекочевывая на более дальние территории. В районах зимовок остаются самцы, а также малое количество не участвующих в размножении самок. Яловые самки не несут энергетических затрат на вынашивание, рождение и выкармливание детенышей, поэтому степень их летней активности, использование пространства и времени должны быть максимально сходными с таковыми самцов. Целью работы было изучение характера использования пространства местообитания и кормового времени у остающихся в области зимовок в условиях Самарской Луки особей *M. daubentonii*.

Материалы и методы. Работы проводили в июле 2016 г. на севере Самарской Луки (Самарская область, Россия). Для обнаружения убежищ животных, выявления степени их ночной активности и использования кормового пространства авторами отловлены и помечены радиопередатчиками одна взрослая яловая самка и один взрослый самец. В качестве вспомогательного средства применяли ультразвуковое детектирование.

Результаты. Основными летними убежищами самцов и яловых самок на Самарской Луке служат дупла лиственных деревьев. Вечерний вылет их начинается через 50–60 мин после захода солнца. На ночную активность зверьки тратят в среднем $53,2 \pm 1,8$ % всего ночного времени. Пик активности вида приходится на период с 22.30 до 23.30 (по Москве). Возвращение в убежище происходит в час-два ночи, при этом второй вылет перед рассветом не отмечен. Размеры участков обитания у самки и самца составили 384,2 и 306,2 га соответственно. Выявлено пять типов охотничьих пространств. Большую часть времени ночной активности животные тратят на охоту в надводных пространствах (70,2 и 83,9 % для самки и самца соответственно), где преимущественно держатся около берега. Однако у самки и самца были выявлены некоторые различия в характере использования участков обитания. Самка в среднем больше, чем самец, тратила время на кормление над руслом реки, под пологом леса и над улицами поселков. Самец значительно дольше кормился над поверхностью воды в непосредственной близости от берега. Достоверных отличий между наблюдаемыми особями не было выявлено лишь при охоте на лесных

¹ Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант 15-04-01055-а).

опушках. В ходе наблюдений внутривидовых и межвидовых агрессивных контактов не отмечено.

Выводы. В условиях Самарской Луки яловые самки и самцы *M. daubentonii*, остающиеся на лето в области зимовки, обладают сходными местами обитания и параметрами активности. Большую часть времени ночной активности животные тратят на охоту в надводных пространствах прибрежных зон. У самки и самца выявлены различия в характере использования участков обитания, что может быть объяснено снижением конкуренции за пространственные и кормовые ресурсы при достижении высокой плотности зверьков на отдельных кормовых участках.

Ключевые слова: рукокрылые, Chiroptera, *Myotis daubentonii*, участок обитания, использование пространства, телеметрия.

D. G. Smirnov, V. A. Bezrukov, V. Yu. Il'in

THE UTILIZATION OF HABITABLE SPACE AND FORAGE TIME BY *MYOTIS DAUBENTONII* (CHIROPTERA, VESPERTILIONIDAE) IN THE SAMARSKAYA LUKA

Abstract.

Background. The territory of the Samarskaya Luka is known as the site of the largest winter concentrations of *M. daubentonii* in Russia, where annually up to 2,500 animals gather in various artificial dungeons. Spatial differentiation occurs between individuals of different sex at the end of hibernation. Most reproductive females leave the wintering area migrating to more distant areas. Males remain in the wintering areas, as well as a very small number of non-reproductive females. Nulliparous females do not waste energy on bearing, birth and feeding of the young, so the extent of their summer activity and the utilization of space and time should be as much as possible similar to those of males. The work purpose is to study the character of utilization of habitable space and forage time by *M. daubentonii* remaining in the area of wintering in the Samarskaya Luka conditions.

Materials and methods. The research was conducted in July 2016 in the north of the Samarskaya Luka (Samara region, Russia). We caught and attached radio transmitters to one adult nulliparous female and one adult male for the purpose of detecting animal shelters and analyzing the extent of their night activity and forage space utilization. As an aid, ultrasonic detection was used.

Results. The main summer shelters for males and nulliparous females in the Samarskaya Luka are hollows of deciduous trees. The evening flight begins in 50–60 minutes after sunset. Animals spend on average 53.2 ± 1.8 % of the total night time on night activity. The peak activity of the species is in the period from 22.30 to 23.30 (Moscow time). The Return to shelter takes place at 01.00 – 02.00, with the second departure before dawn unregistered. The sizes of the female's habitat and the male's one were 384.2 and 306.2 ha, respectively. There are five types of hunting spaces. Most of the night time the animals spend hunting in the above-water areas (70.2 and 83.9 % for the female and the male, respectively), where they mostly stay near the shore. However, there have been identified some differences in the nature of the use of habitats. The female spent more time than the male to feed over the river bed, under the canopy of the forest and over the streets of villages. The male fed much longer over the surface of the water in the immediate vicinity of the shore. There were no significant differences between the observed individuals only when hunting on forest edges. No intraspecific and interspecific aggressive contacts were noted during the observations.

Conclusions. In the conditions of the Samarskaya Luka, the nulliparous female and the male of *M. daubentonii*, remaining for the summer in the wintering areas have similar habitats and activity parameters. Most of the night time animals spend on hunting in the above-water areas of coastal zones. The female and the male have differences in the nature of habitat use, which can be explained by a decrease in competition for spatial and forage resources when a high density of animals is attained in individual feeding areas.

Key words: bats, Chiroptera, *Myotis daubentonii*, habitable ranges, utilization of habitats, radiotracking.

Myotis daubentonii (Kuhl, 1817) – один из самых широко распространенных и многочисленных видов рукокрылых средней полосы Европейской России. Места обитания этого вида тесно связаны с водоемами, вдали от которых он встречается редко. Территория Самарской Луки известна как место крупнейших зимних скоплений вида в России, где ежегодно в разных по устройству искусственных подземелий собирается до 2500 особей [1, 2]. По окончании спячки между особями разного пола происходит пространственная дифференциация. Значительная часть самцов остается в области зимовок, а большинство репродуктивных самок покидает эти места и перекочевывает на более дальние территории [3]. Причину такого поведения можно объяснить, например, конкуренцией за ресурсы, которая могла бы возникнуть при отсутствии сегрегации полов и, как следствие, высокой плотности населения вида в основных стациях обитания. В области зимовки, кроме самцов, еще остается небольшое количество не участвующих в размножении самок. Они не обременены энергозатратами на вынашивание, рождение и выкармливание детенышей, поэтому степень их летней активности, использование пространства и времени должны быть максимально сходными с таковыми самцов. В связи с этой целью работы было изучение характера использования пространства местообитания и кормового времени, у остающихся в области зимовок в условиях Самарской Луки особей *M. daubentonii*.

Материалы и методы

Район исследования. Работы проводили на севере Самарской Луки (Самарская область). Район охватывает наиболее возвышенную часть Жигулевских гор, северные склоны которых круто упускаются к Волге. Здесь они разделены большим количеством ущелеобразных оврагов на отдельные отроги и густо поросли лиственными лесами, а на хребтах местами – сосновыми борами. Наибольшие вершины составляют 300–380 м. Из-за сильного распространения карста на территории практически отсутствуют водоемы. Климат умеренно-континентальный, немного смягченный долиной р. Волги.

Потенциальные места обитания включают преимущественно кленово-липовые леса с многочисленными полянами на опушках, береговую территорию р. Волги и заселенные людьми районы с улицами, расположенными в прибрежной зоне.

Отлов и мечение животных. Для обнаружения убежищ животных, выявления степени их активности и использования пространства авторами в июле 2016 г. были отловлены и помечены одна яловая самка и один взрослый самец. Их вес составил 8,6 и 8,5 г соответственно. После измерения

основных морфологических параметров зверьки были оснащены радиопередатчиками ТХА-001G (Telenax, Mexico) массой 0,42 г. Это ниже 5 %-го порога, который рекомендован для радиотрекинга летучих мышей [4]. Радиопередатчики прикрепляли с помощью медицинского клея к спине в область между лопатками. Помеченных животных передерживали до рассвета и отпускали в местах их поимки.

Радиослежение и полевые наблюдения. Отслеживание меченых животных проводили двумя командами с помощью Yagi-антенн и сканирующих приемников в течение всего времени активности. Одна группа всегда оставалась в районе расположения дневного убежища, выбирая для пеленгации самую высокую точку на местности, тогда как вторая следовала за сигналом. Обе команды всегда имели возможность делать одновременную триангуляцию, а обмен информацией между собой осуществляли с помощью раций. Траекторию перемещения и дневные убежища помеченных животных фиксировали на карте-схеме и с помощью GPS навигатора Garmin Oregon 400t.

Ритмичность, тональность и уровень слышимости сигнала от передатчиков в области исследования были проверены до его начала, поэтому авторы имели хорошее представление о возможных ограничениях, вызванных неравномерным распространением сигнала, например, из-за сильной неоднородности рельефа местности и степени удаленности источника от точки пеленгации. Для оценки расстояния от наблюдателя до помеченного зверька использовали ранее разработанную методику [5].

В качестве вспомогательного средства для определения присутствия в местах, где кормятся отслеживаемые зверьки, конспецификов и особей других видов использовали ультразвуковой детектор D-240x (Pettersson Elektronik AB). Одновременно проводили визуальные наблюдения и учет общей ночной активности особей *M. daubentonii* на их основных кормовых участках [6].

Кормовыми участками авторы считали то пространство, на котором продолжительность ночной активности животных была не менее 5 мин. Территории, на которых животные находились меньше указанного времени, относили к транзитным. Такое деление было принято для того, чтобы разграничить те участки, на которых животные задерживались на длительное время и явно проявляли кормовую активность от других, на которых они находились непродолжительное время, были либо на пролете, либо кормовая активность на них практически отсутствовала. Размер кормовых участков, представляющих собой полигоны, определяли по крайним точкам пребывания на них животных. При этом ошибка их измерения в зависимости от расстояния составляла от 10 до 200 м, а при визуальном наблюдении – до 5 м. Общий участок обитания для каждой особи оценивали по крайним точкам всех его кормовых участков с включением также мест, которые были выявлены как транзитные. Общая длительность слежения за самкой составила 15 сут, за самцом – 9 сут. Слежение за ночной активностью особей *M. daubentonii* и использованием ими пространства местообитания проводили каждую ночь. Время ночной активности считалось с момента вечернего вылета из дневного убежища и до возвращения в него.

Анализ данных. Для анализа времени кормления и пребывания на основных кормовых участках применяли относительные значения, рассчитанные

как отношение промежутка времени, потраченного на пребывание в конкретном кормовом участке, к общему времени ночной активности, выраженному в процентах.

Статистическую обработку проводили в программе Statistica for Windows 6.0. Поскольку распределение данных отличалось от нормального, то для их описания использовали значения медианы, процентиля и показатели min-max. Для оценки различий применяли *U*-тест Mann – Whitney с пороговым уровнем значимости $p < 0,05$.

Результаты

Дневные убежища. Поиск и наблюдения за дневными убежищами проводили лишь для самки. В течение периода слежения самка в составе колонии (5 особей) использовала четыре убежища, которые располагались в дуплах клена с щелевидным летком на высоте от 3 до 7 м от земли. Окружающий биотоп места нахождения дупел представлял собой средневозрастной сильно разреженный кленово-липовый лес с небольшим подлеском, произрастающим на западной экспозиции склона горы, круто опускающимся в долину оврага. Все места локализации убежищ находились от 100 до 200 м от края лесной опушки. Перемещение между убежищами, находящимися на расстоянии 70–150 м друг от друга, отмечено через 1–3 дня. Перед сменой убежища животные, как правило, сначала подлетали и в течение нескольких минут роились у старого, а затем перемещались к новому.

У второго зверька в дневное время регистрировали только точки в пространстве, где сигнал был неподвижен, что соответствовало месту дневного пребывания. От берега реки убежища самки и самца находились на удалении примерно 800–1200 м.

Бюджет времени и суточная активность. На ночную активность у *M. daubentonii* приходилось в среднем $13,9 \pm 0,4$ % всего суточного времени и $53,2 \pm 1,8$ % сумеречного времени от заката до рассвета, что составляло от трех до четырех часов (рис. 1). Различия в этапах ночной активности у самки и самца авторами не выявлены.

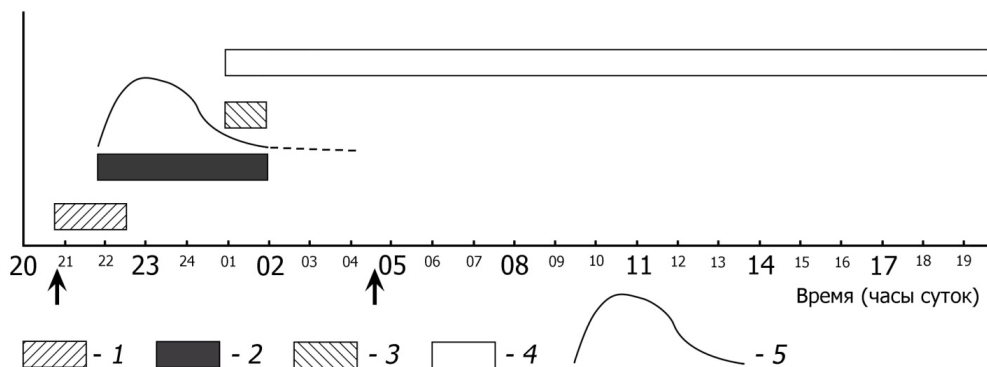


Рис. 1. Суточная активность *Myotis daubentonii* в июле 2016 г.: 1 – начало активности в убежище перед вылетом и время вылета из убежища; 2 – кормовая активность; 3 – время возвращения в убежище; 4 – время пребывания в убежище; 5 – динамика ночной активности. Стрелками показаны закат и восход солнца (± 10 мин)

Вечерний вылет из убежища у особей обоих полов начинался через 50–60 мин после захода солнца. В пасмурную погоду он осуществлялся немного раньше. В течение первых 2–10 мин после вылета животные кормились около своих убежищ, летая под кронами деревьев. По истечении этого времени они перемещались на более открытые пространства и к основным кормовым участкам. Перемещение зверьков от дневных убежищ к кормовым участкам и между ними более чем в 90 % случаев происходило по одним и тем же маршрутам. Самые удаленные из них зарегистрированы на противоположном берегу р. Волга, располагались на расстоянии 3 км от убежищ. Максимальное удаление от убежищ, как правило, приходилось на время с 22 ч 30 мин до 23 ч 30 мин (по Москве), когда для вида в целом отмечалась самая высокая ночная активность. Возвращение в убежище происходило в 1–2 ч ночи. К этому времени общая активность *M. daubentonii* на основных кормовых участках резко падала. После возвращения в убежище второй вылет перед самым рассветом зарегистрирован не был.

Участок обитания и характер его использования. Размеры участков обитания у самки и самца немного отличались и составили 384,2 и 306,2 га соответственно (рис. 2). Их расположение было ориентировано в сторону русловой части реки.

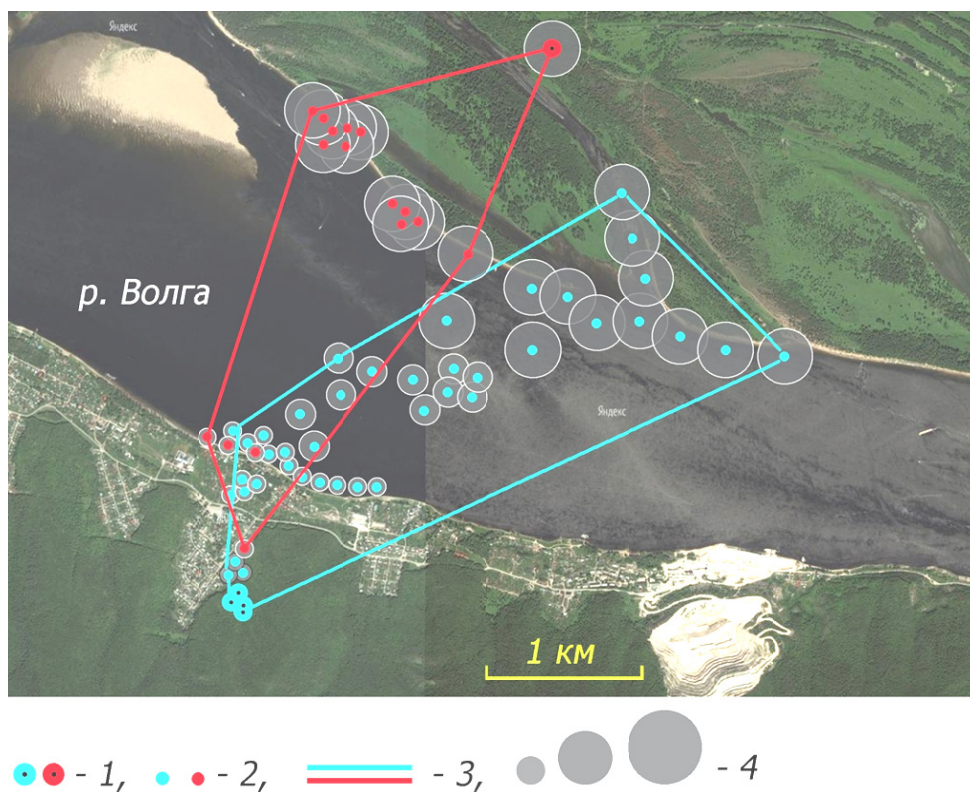


Рис. 2. Участки обитания двух взрослых особей *Myotis daubentonii* (голубой – самка, красный – самец): 1 – места расположения дневных убежищ; 2 – точки локализации зверьков во время кормовой активности; 3 – границы полигонов индивидуальных участков; 4 – диапазон ошибок радиорегистрации мест локализации зверьков

В пределах области обитания было выявлено пять типов охотничьего пространства, которые рукокрылые использовали как кормовые участки: пространство под пологом леса, поляны вдоль опушек леса, надводное пространство в непосредственной близости от берега, надводное пространство в средней части русла реки (на значительном удалении от берега) и территория населенного пункта. У отслеживаемой самки было установлено девять кормовых участков, тогда как у самца – пять. Размеры кормовых участков зависели от типов охотничьих территорий. Так, например, в надводном пространстве они были достаточно протяженными (до 1 км), но относительно узкими (до 200 м). На лесных полянах по опушкам ограничивались древесной растительностью, а под пологом в глубине леса – степенью его разреженности и структурой рельефа.

Большая часть времени ночной активности зверьков, как и предполагалось, приходилась на охоту в надводных пространствах (рис. 3). Здесь они преимущественно держались в непосредственной близости от берега и в среднем до 10–20 % всего времени активности тратили на кормление на удалении от него. Вне акватории реки животные чаще использовали поляны по опушкам и существенно меньше летали под пологом леса. Минимальная активность зверьков была зарегистрирована над территориями населенных пунктов.

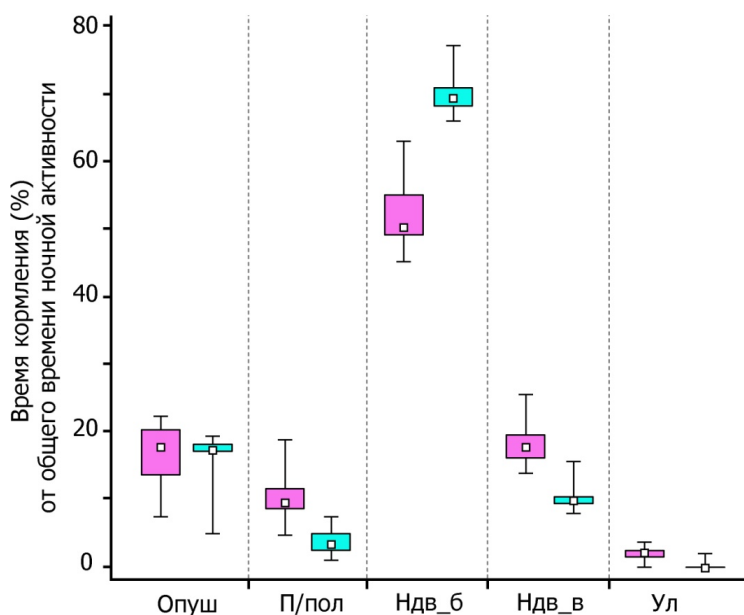


Рис. 3. Характер использования участков обитания самкой (розовый) и самцом (голубой) *Myotis daubentonii* на севере Самарской Луки по пяти основным типам охотничьего пространства в период ночной активности: Опуш – опушка леса; П/пол – пространство под пологом леса; Ндв_б – надводное пространство в непосредственной близости от берега; Ндв_в – надводное пространство, находящееся на значительном удалении от берега; Ул – населенный пункт. Значения представлены в виде медианы (квадрат), процентилей (прямоугольник), min и max (вертикальная линия)

При сравнении характера использования охотничьих пространств у самки и самца были выявлены некоторые различия. Самка в среднем больше, чем самец, тратила время на кормление над руслом реки, летая на значительном удалении от берега (тест Mann – Whitney $U = 2, p < 0,001$), под пологом леса ($U = 4, p < 0,001$) и даже над улицами поселков ($U = 15, p < 0,002$). Самец значительно дольше кормился над поверхностью воды в непосредственной близости от берега ($U = 0, p < 0,001$). Достоверных отличий в продолжительности кормления между зверьками не было выявлено лишь для охоты на лесных опушках ($U = 55, p = 0,456$).

Внутривидовые и межвидовые встречи. Регистрацию совместной охоты с особями своего или другого видов проводили, когда помеченные транзиттерами животные были доступны для визуального наблюдения и детектирования. В общей сложности это время для самки составило до 69 %, а для самца – до 15 % от всего времени ночной активности.

Во время охоты *M. daubentonii* от 71 до 90 % времени летали в группах конспецификов. Преимущественно это проходило над околородным пространством и меньше над сухопутными участками. Методом повторных отловов ранее окольцованных животных установлено, что такие группы на протяжении длительного времени могут состоять из одних и тех же особей. Такие зверьки летают совместно в одних и тех же биотопах и часто одновременно попадают в паутинные сети. Авторами зарегистрировано пять таких случаев, три из которых сделаны в мае и еще два – в июле.

Межвидовые контакты происходят существенно реже. Время, которое потрачено на такие встречи у исследуемых особей, составило от 7 до 15 %. Чаще они происходят в условиях ограниченного пространства – на лесных полянах и опушках. Здесь их встречи зарегистрированы с *Nyctalus noctula* (Schreber, 1774), *Eptesicus nilssonii* (Keyserling, Blasius, 1839), *M. brandtii* (Eversmann, 1845), *M. mystacinus* (Kuhl, 1817) и *Pipistrellus nathusii* (Keyserling, Blasius, 1839). Агрессивные взаимоотношения авторами не зарегистрированы, однако при массовом появлении особей первых двух из перечисленных выше видов *M. daubentonii*, как правило, покидали кормовые участки. В надводном пространстве *M. daubentonii* встречаются преимущественно с *M. dasycneme* (Voie, 1825), с которыми они отличаются по способам охоты [6], и при встрече быстро разлетаются друг от друга.

Обсуждение

В условиях Самарской Луки в летний период основными убежищами *M. daubentonii* служат дуплистые деревья. В данных исследованиях животные занимали дупла, имеющие исключительно щелевидный леток, однако, как известно, это не является обязательным для вида, поскольку есть случаи находок колоний в полостях деревьев с округлым дятловым летком [7, 8], а также в постройках человека [7, 9]. Сильной привязанности зверьков к одному убежищу авторами не выявлено, напротив, отмечена регулярная смена ими своих мест дневок. Как в данных исследованиях, так и в ряде других выявлено, что периодичность таких перемещений составляла один раз за 1–3 дня. Привязанность к одному убежищу отмечена лишь для кормящих самок, когда они в период лактации, находясь в составе колоний, в течение нескольких дней не меняют выводковые убежища [8, 9].

Все обнаруженные дневные убежища, как правило, находились в непосредственной близости от края леса, а расстояния от них до ближайших кормовых участков были от нескольких десятков до нескольких сотен метров, т.е. в пределах значений, полученных другими исследователями [10–13]. Что же касается основных охотничьих территорий вида – участков акватории, то они могут находиться от нескольких десятков метров до полутора километров от убежищ.

Время вечернего вылета *M. daubentonii* на охоту сильно зависело от освещенности и в большинстве случаев происходило через 50–60 мин после захода солнца. Главными причинами такого позднего появления считаются особенности стратегии охоты и риск нападения хищников [14]. Кроме того, вылет и наибольшая активность животных всегда связаны с пиком максимальной численности ночных околоводных насекомых [15–17]. Тем не менее для вида известны и более ранние вылеты из убежища, примерно через 15–25 мин после захода солнца [15, 18].

Небольшие, но достоверные различия, касающиеся времени использования охотничьего пространства, выявленные у яловой самки и самца, вероятно, можно объяснить необходимостью снижения конкуренции за пространственные и кормовые ресурсы. Как показали предварительные исследования, наибольшая численность охотящихся над Волгой *M. daubentonii* сосредотачивается в непосредственной близости от берега. Чем дальше к центру реки, тем количество и активность зверьков меньше. Эти данные очень хорошо коррелируют с распределением биомассы околоводных летающих ночных насекомых, наибольшая составляющая которых находится в более спокойной и прогреваемой за день части водоема (по данным авторов), т.е. в прибрежной зоне. Эта область оказывается очень привлекательной для рукокрылых, которые собираются здесь в большом количестве. Несмотря на изобилие кормовых ресурсов, конкуренция при высокой численности потребителей неизбежна, поэтому часть особей стремится ее минимизировать, перемещаясь на более удаленные участки.

Время, которое по данным наблюдениям в июле тратили самка и самец на ночную активность за пределами своих убежищ, в сравнении с результатами других исследований оказалось неоднозначным. Например, по своим относительным показателям оно было больше выявленного в Чехии у рожавших самок этого же вида в постлактационный период [8]. Более растянутая и близкая к значениям авторов ночная активность отмечена здесь лишь в середине июня в период лактации. Есть утверждение, что у некоторых видов в период выкармливания рожавшие самки сильно привязаны к выводковому убежищу вследствие необходимости регулярно подкармливать своих еще не способных к полету детенышей [19–21], поэтому их суммарная ночная активность вне убежища растянута за счет частого посещения самого убежища. Уменьшение времени, затрачиваемого на ночную активность в постлактационный период, связывают с отсутствием такой необходимости [8, 21–23], что приводит к возможности во время охоты ориентироваться на оптимальные кормовые ресурсы, более быстро ими насыщаться и раньше возвращаться в места дневок. Однако, как уже было показано, у помеченных авторами транзиттерами зверьков обнаружена обратная закономерность по сравнению с данными из Чехии. Другая тенденция выявлена в Центральном

Гессене Германии, где изучали активность самцов *M. daubentonii* [18]. Здесь установлено, что за весь период исследований, проведенных с мая по сентябрь, наибольшее количество относительного времени на ночную активность животные тратили именно в июле, причем эти значения оказались существенно выше, чем в данных исследованиях. Причины таких несоответствий сложно объяснить. Не исключено, что они могут быть связаны, например, с разной кормовой насыщенностью основных охотничьих территорий.

Второй пик активности у наблюдаемых животных не отмечали, а их возвращение всегда происходило задолго до рассвета. Однако, несмотря на это, небольшую активность отдельных особей *M. daubentonii* все же продолжали визуально и с помощью ультразвуковой детекции регистрировать над водной поверхностью почти до самого рассвета. Сходные данные получены и в ряде других исследований [17, 18, 24]. Такое поведение животных может быть объяснено временным разделением ресурсов между различными внутривидовыми группами вида (взрослые самцы и самки, молодые особи) и их разными энергетическими потребностями [25].

Результаты исследований демонстрируют, что *M. daubentonii* при выборе кормовых участков в большей степени придерживаются генерализованных форм кормового поведения. Ключевой территорией для охоты им служит надводное пространство, где они проводят значительную часть времени ночной активности. Такие предпочтения оправданы тем, что эти территории отличаются богатыми кормовыми ресурсами и по сравнению с сухопутными участками имеют большую биомассу мелких и доступных околоводных ночных насекомых, таких как поденок, веснянок, ручейников, водяных жуков и двукрылых. В исследованиях, проведенных на Звенигородской биостанции МГУ (Московская область), показана достаточно четкая корреляция между встречаемостью макрозообентосом личинок этих насекомых с активностью ночниц [26]. Имея небольшую нагрузку на крыло и обладая низкими значениями верхушечного индекса, они легко летают в самых приземных слоях воздуха на высоте до 30 см, иногда поднимаясь над водой выше 1 м [6]. Полет у этого вида относительно медленный, плавный и высокоманевренный. Во время кормления животные летают по повторяющимся извилистым траекториям. Охотятся двумя способами: либо преследуют добычу в воздухе, поедая ее налету, либо используют «траление», схватывая насекомых с поверхности воды задними конечностями, что подтверждено и более ранними исследованиями [17, 27–29].

Кроме околоводного пространства, некоторым особям свойственно перелетать на прибрежные поляны, опушки и просеки. В летнее время такие случаи редки и происходят, главным образом, в начале и конце ночной активности. Чаще в этих местах рукокрылые встречаются только весной и в начале осени, когда численность околоводных насекомых крайне низка [7] или они отсутствуют вовсе. В мае, в районе проводимых исследований, когда уровень воды в Волге высок, ее температура не превышает 15° С, а ночная температура атмосферного воздуха составляет не более 10° С, авторы практически не фиксировали околоводных насекомых и ни разу не регистрировали *M. daubentonii* в надводном пространстве. Все встречи особей этого вида были приурочены исключительно с лесными опушками и полянами.

Незначительную часть времени *M. daubentonii* тратят на охоту над улицами поселков. Как правило, это происходило в конце ночной активности либо при резком изменении погодных условий, связанных с сильным, порывистым ветром на открытых участках местности или дождем. Животные возвращались к своим убежищам и на непродолжительное время задерживались над территориями населенных пунктов, где кормились среди крон плодовых деревьев и кустарников на высоте до 3 м. Ни разу не удавалось зарегистрировать кормление около уличных фонарей, что обычно наблюдалось у ряда других видов рукокрылых [30–33]. Вероятно, это связано с избеганием конкуренции и нападения ночных хищников.

Внутривидовых и межвидовых агрессивных контактов обнаружить не удалось. В большинстве случаев *M. daubentonii* кормились в составе небольших групп, все особи которых держались на определенном расстоянии друг от друга и при встрече легко, без конфликтов расходились в пространстве. Контакты с особями другого вида, как правило, избегали и при появлении на кормовых участках таковых быстро ретировались, перелетая на другие территории. Такие встречи чаще всего случались над сухопутными участками. В надводных территориях с другими видами *M. daubentonii* из-за специфики способа своей охоты и стратификации высоты полета обычно не пересекаются.

Заключение

В условиях Самарской Луки яловые самки и самцы *M. daubentonii*, остающиеся на лето в области зимовки, встречаются в одних и тех же местах обитания и обладают сходными параметрами активности. В качестве основных летних убежищ они используют дупла лиственных деревьев. Вечерний вылет начинается через 50–60 мин после захода солнца. На ночную активность зверьки тратят в среднем $53,2 \pm 1,8$ % всего ночного времени. Пик активности вида ложится на период с 22.30 до 23.30 (по Москве). Возвращение в убежище происходит в 1–2 ч ночи, при этом второй вылет перед рассветом не отмечен. Размеры участков обитания составляют 384,2 и 306,2 га соответственно. Выявлено пять типов охотничьего пространства, из которых большую часть времени ночной активности животные тратят на охоту в надводном пространстве (70,2 и 83,9 % для самки и самца соответственно), где преимущественно держатся около берега. Однако у самки и самца были выявлены некоторые различия в характере использования участков обитания. Самка в среднем больше, чем самец, тратила время на кормление над руслом реки, под пологом леса и над улицами поселков. Самец значительно дольше кормился над поверхностью воды в непосредственной близости от берега. Все эти различия могут быть связаны со снижением конкуренции за пространственные и кормовые ресурсы. Достоверных отличий между наблюдаемыми особями не было выявлено лишь при охоте на лесных опушках. В ходе данных наблюдений внутривидовых и межвидовых агрессивных контактов выявлено не было.

Библиографический список

1. Smirnov, D. G. Abundance and Community Structure of Bats (Chiroptera: Vespertilionidae) Hibernating in Artificial Caves of Samarskaya Luka / D. G. Smirnov, V. P. Vekhnik // Russian Journal of Ecology. – 2011. – Vol. 42, № 1. – P. 71–79.

2. Результаты зимних учетов рукокрылых (Chiroptera, Vespertilionidae) в искусственных подземельях Самарской Луки за период 2004–2016 гг. / Д. Г. Смирнов, В. П. Вехник, Н. М. Курмаева, В. А. Безруков, Ф. З. Байшев, О. В. Протасова, Е. А. Усачева, Е. Г. Ялышева, Г. В. Глухова, А. В. Дементьева, А. А. Евдокимова // Природное наследие России : сб. науч. ст. Междунар. науч. конф., посвящ. 100-летию национального заповедного дела и Года экологии в России. – Пенза : Изд-во ПГУ, 2017. – С. 250–252.
3. **Смирнов, Д. Г.** Соотношение полов и пространственная структура популяций у оседлых видов рукокрылых (Chiroptera: Vespertilionidae) Среднего Поволжья / Д. Г. Смирнов, В. П. Вехник // Зоологический журнал. – 2014. – Т. 93, № 9. – С. 1117–1127.
4. **Aldridge, H. D. J. N.** Load carrying and maneuverability in an insectivorous bat: a test of the 5 % “rule” of radiotelemetry / H. D. J. N. Aldridge, R. M. Brigham // Journal of Mammalogy. – 1988. – № 69. – P. 379–382.
5. **Смирнов, Д. Г.** Использование кормовых участков и убежищ *Eptesicus nilssonii* на Самарской Луке / Д. Г. Смирнов, В. П. Вехник, Н. М. Курмаева, Ф. З. Байшев // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2013. – № 4 (4). – С. 69–75.
6. **Смирнов, Д. Г.** Связь морфологии летательного аппарата с выбором типа охотничьего пространства в сообществе рукокрылых Поволжья / Д. Г. Смирнов, В. П. Вехник // Известия Пензенского государственного педагогического университета им. В. Г. Белинского. Естественные науки. – 2011. – № 25. – С. 247–257.
7. **Стрелков, П. П.** Рукокрылые (Chiroptera, Vespertilionidae) юга Среднего и Нижнего Поволжья / П. П. Стрелков, В. Ю. Ильин // Труды Зоологического института АН СССР. – 1990. – Т. 225. – С. 42–167.
8. **Lučan, R. K.** Variability of foraging and roosting activities in adult females of Daubenton’s bats (*Myotis daubentonii*) in different seasons / R. K. Lučan, J. Radil // Biologia. – 2010. – Vol. 65. – P. 1072–1080.
9. **Ngamprasertwong, T.** Roosting habits of Daubenton’s bat (*Myotis daubentonii*) during reproduction differs between adjacent river valleys / T. Ngamprasertwong, S. B. Pierney, I. Mackie, P. A. Racey // Acta Chiropterologica. – 2014. – Vol. 16 (2). – P. 337–347.
10. **Nyholm, E. S.** Zur Ökologie von *Myotis mystacinus* und *Myotis daubentoni* / E. S. Nyholm // Ann. Zool. Fenn. – 1965. – Vol. 2. – P. 77–123.
11. **Swift, S. M.** Resource partitioning in two species of vespertilionid bats (Chiroptera) occupying the same roost / S. M. Swift // Journal of Zoology. – London, 1983. – Vol. 200. – P. 249–259.
12. Sex-related differences in roost-site selection by Daubenton’s bats *Myotis daubentonii* during the nursery period / J. A. Encarnação, U. Kierdorf, D. Holweg, U. Jasnoch, V. Wolters // Mammal. Rev. – 2005. – Vol. 35. – P. 285–294.
13. **Kapfer, G.** Roost and hunting site fidelity of female and juvenile Daubenton’s bat *Myotis daubentonii* (Kuhl, 1817) (Chiroptera: Vespertilionidae) / G. Kapfer, T. Rigot, L. Holsbeek, S. Aron // Mammal. Biol. – 2008. – Vol. 73. – P. 267–275.
14. **Erkert, H. G.** Ecological aspects of bat activity rhythms / H. G. Erkert // Ecology of Bats / eds. T. H. Kunz. – New York ; London : Plenum Press, 1982. – P. 201–242.
15. **Rydell, J.** Timing of foraging flights in three species of bats in relation to insect activity and predation risk / J. Rydell, A. Entwistle, P. A. Racey // Oikos. – 1996. – Vol. 76. – P. 243–252.
16. **Dietz, M.** Influence of reproduction on thermoregulation, food intake and foraging strategies of free-ranging female and male Daubenton’s bats, *Myotis daubentonii* (Vespertilionidae). PhD Thesis, University of Ulm, Germany / M. Dietz. – 2006. – 130 p.
17. **Todd, V. L. G.** Strategy-switching in the gaffing bat / V. L. G. Todd, D. A. Waters // Journal of Zoology. – 2007. – Vol. 273. – P. 106–113.

18. **Encarnaçãõ, J. A.** Seasonal variation in nocturnal activity of male Daubenton's bats, *Myotis daubentonii* (Chiroptera) / J. A. Encarnaçãõ, U. Kierdorf, V. Wolters // *Folia Zool.* – 2006. – Vol. 55. – P. 237–246.
19. **Swift, S. M.** Activity patterns of pipistrelle bats (*Pipistrellus pipistrellus*) in north-east Scotland / S. M. Swift // *Journal of Zoology.* – 1980. – Vol. 190. – P. 285–295.
20. **Maier, C.** Activity patterns of pipistrelle bats (*Pipistrellus pipistrellus*) in Oxfordshire / C. Maier // *Journal of Zoology.* – 1992. – Vol. 228. – P. 69–80.
21. **Henry, M.** Foraging distances and home range of pregnant and lactating Little Brown Bats (*Myotis lucifugus*) / M. Henry, D. W. Thomas, R. Vaudry, M. Carrier // *Journal of Mammalogy.* – 2002. – Vol. 83. – P. 767–774.
22. **Racey, P. A.** Feeding ecology of *Pipistrellus pipistrellus* (Chiroptera: Vespertilionidae) during pregnancy and lactation. 1. Foraging behaviour / P. A. Racey, S. M. Swift // *J. Anim. Ecol.* – 1985. – Vol. 54. – P. 205–215.
23. **Shiel, C. B.** Seasonal changes in the foraging behaviour of Leisler's bats (*Nyctalus leisleri*) in Ireland as revealed by radio-telemetry / C. B. Shiel, R. E. Shiel, J. S. Fairley // *Journal of Zoology.* – 1999. – Vol. 249. – P. 347–358.
24. **Бабушкин, Г. М.** Результаты изучения продолжительности и времени кормежки ночниц (*Myotis*) в Рязанской области / Г. М. Бабушкин, Н. А. Целикин, Л. В. Шапошников // *Эколого-фаунистические исследования позвоночных животных центральной зоны.* – Рязань, 1974. – С. 49–64.
25. **Kunz, T. H.** Resource Utilization: temporal and spatial components of bat activity in central Iowa / T. H. Kunz // *Journal of Mammalogy.* – 1973. – Vol. 54. – P. 14–32.
26. Динамика пространственного распределения охотничьей активности рукокрылых в окрестностях Звенигородской биостанции МГУ / С. А. Ерохина, С. М. Колчанова, С. А. Полянская, Е. Н. Спирина, Ю. Д. Иванова, Е. А. Лагерева // *Plecotus et al.* – 2011. – № 14. – С. 9–18.
27. **Kalko, E.** The echolocation and hunting behaviour of Daubenton's bat *Myotis daubentonii* / E. Kalko, H. U. Schnitzler // *Behavioral Ecology and Sociobiology.* – 1989. – Vol. 24. – P. 225–238.
28. **Jones, G.** Flight performance, foraging tactics and echolocation in free-living Daubenton's bats *Myotis daubentoni* (Chiroptera: Vespertilionidae) / G. Jones, J. M. V. Rayner // *Journal of Zoology.* – 1998. – Vol. 215. – P. 113–132.
29. **Van de Sijpe, M.** Flight height of trawling pond bats and Daubenton's bat / M. Van de Sijpe // *Lutra.* – 2008. – Vol. 51. – P. 59–74.
30. **Rydell, J.** Exploitation of insects around streetlamps by bats in Sweden / J. Rydell // *Funct. Ecol.* – 1992. – Vol. 6. – P. 744–750.
31. **Rydell, J.** Streetlamps and the feeding ecology of insectivorous bats / J. Rydell, P. A. Racey // *Ecology, evolution and behaviour of bats* / ed. by P. A. Racey, S. M. Swift. – Cambridge : Cambridge University Press, 1995. – P. 291–307.
32. **Haupt, M.** Flexibility of habitat use in *Eptesicus nilssonii*: does the species profit from anthropogenically altered habitats? / M. Haupt, S. Menzler, S. Schmidt // *Journal of Mammalogy.* – 2006. – Vol. 87. – P. 351–361.
33. **Zukal, J.** Flight activity and habitat preference of bats in the karstic area, as revealed by bat detectors / J. Zukal, Z. Řehák // *Folia Zool.* – 2006. – Vol. 55. – P. 273–281.

References

1. Smirnov D. G., Vekhnik V. P. *Russian Journal of Ecology.* 2011, vol. 42, no. 1, pp. 71–79.
2. Smirnov D. G., Vekhnik V. P., Kurmaeva N. M., Bezrukov V. A., Baishev F. Z., Protasova O. V., Usacheva E. A., Yalysheva E. G., Glukhova G. V., Dement'eva A. V., Evdokimova A. A. *Prirodnoe nasledie Rossii: sb. nauch. st. Mezhdunar. nauch. konf., posvyashch. 100-letiyu natsional'nogo zapovednogo dela i Goda ekologii v Rossii* [The natural heritage of Russia: proceedings of an International scientific conference,

- devoted to the 100th anniversary of national nature reserve management and the year of Ecology in Russia]. Penza: Izd-vo PGU, 2017, pp. 250–252.
3. Smirnov D. G., Vekhnik V. P. *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological journal]. 2014, vol. 93, no. 9, pp. 1117–1127.
 4. Aldridge H. D. J. N., Brigham R. M. *Journal of Mammalogy*. 1988, no. 69, pp. 379–382.
 5. Smirnov D. G., Vekhnik V. P., Kurmaeva N. M., Baishev F. Z. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki* [University proceedings. Volga region. Natural sciences]. 2013, no. 4 (4), pp. 69–75.
 6. Smirnov D. G., Vekhnik V. P. *Izvestiya Penzenskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta im. V. G. Belinskogo. Estestvennye nauki* [Proceedings of Penza State Pedagogical University named after V. G. Belinsky. Natural sciences]. 2011, no. 25, pp. 247–257.
 7. Strelkov P. P., Il'in V. Yu. *Trudy Zoologicheskogo instituta AN SSSR* [Proceedings of Zoological Institute of AS USSR]. 1990, vol. 225, pp. 42–167.
 8. Lučan R. K., Radil J. *Biologia*. 2010, vol. 65, pp. 1072–1080.
 9. Ngamprasertwong T., Piertney S. B., Mackie I., Racey P. A. *Acta Chiropterologica*. 2014, vol. 16 (2), pp. 337–347.
 10. Nyholm E. S. *Ann. Zool. Fenn.* 1965, vol. 2, pp. 77–123.
 11. Swift S. M. *Journal of Zoology*. London, 1983, vol. 200, pp. 249–259.
 12. Encarnação J. A., Kierdorf U., Holweg D., Jasnoch U., Wolters V. *Mammal. Rev.* 2005, vol. 35, pp. 285–294.
 13. Kapfer G., Rigot T., Holsbeek L., Aron S. *Mammal. Biol.* 2008, vol. 73, pp. 267–275.
 14. Erkert H. G. *Ecology of Bats*. New York; London: Plenum Press, 1982, pp. 201–242.
 15. Rydell J., Entwistle A., Racey P. A. *Oikos*. 1996, vol. 76, pp. 243–252.
 16. Dietz M. *Influence of reproduction on thermoregulation, food intake and foraging strategies of free-ranging female and male Daubenton's bats, Myotis daubentonii (Vespertilionidae)*. PhD Thesis, University of Ulm, Germany. 2006, 130 p.
 17. Todd V. L. G., Waters D. A. *Journal of Zoology*. 2007, vol. 273, pp. 106–113.
 18. Encarnação J. A., Kierdorf U., Wolters V. *Folia Zool.* 2006, vol. 55, pp. 237–246.
 19. Swift S. M. *Journal of Zoology*. 1980, vol. 190, pp. 285–295.
 20. Maier C. *Journal of Zoology*. 1992, vol. 228, pp. 69–80.
 21. Henry M., Thomas D. W., Vaudry R., Carrier M. *Journal of Mammalogy*. 2002, vol. 83, pp. 767–774.
 22. Racey P. A., Swift S. M. *J. Anim. Ecol.* 1985, vol. 54, pp. 205–215.
 23. Shiel C. B., Shiel R. E., Fairley J. S. *Journal of Zoology*. 1999, vol. 249, pp. 347–358.
 24. Babushkin G. M., Tselikin N. A., Shaposhnikov L. V. *Ekologo-faunisticheskie issledovaniya pozvonochnykh zhivotnykh tsentral'noy zony* [Ecological and fauna study of vertebrate animals of the central zone]. Ryazan, 1974, pp. 49–64.
 25. Kunz T. H. *Journal of Mammalogy*. 1973, vol. 54, pp. 14–32.
 26. Erokhina S. A., Kolchanova S. M., Polyanskaya S. A., Spirova E. N., Ivanova Yu. D., Lagereva E. A. *Plecotus et al.* 2011, no. 14, pp. 9–18.
 27. Kalko E., Schnitzler H. U. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 1989, vol. 24, pp. 225–238.
 28. Jones G., Rayner J. M. V. *Journal of Zoology*. 1998, vol. 215, pp. 113–132.
 29. Van de Sijpe M. *Lutra*. 2008, vol. 51, pp. 59–74.
 30. Rydell J. *Funct. Ecol.* 1992, vol. 6, pp. 744–750.
 31. Rydell J., Racey P. A. *Ecology, evolution and behaviour of bats*. Cambridge: Cambridge University Press, 1995, pp. 291–307.
 32. Haupt M., Menzler S., Schmidt S. *Journal of Mammalogy*. 2006, vol. 87, pp. 351–361.
 33. Zupal J., Řehák Z. *Folia Zool.* 2006, vol. 55, pp. 273–281.

Смирнов Дмитрий Григорьевич

доктор биологических наук, профессор,
кафедра зоологии и экологии,
Пензенский государственный
университет (Россия, г. Пенза,
ул. Красная, 40)

E-mail: eptesicus@mail.ru

Smirnov Dmitriy Grigorievich

Doctor of biological sciences, professor,
sub-department of zoology and ecology,
Penza State University (40 Krasnaya street,
Penza, Russia)

Безруков Вадим Александрович

аспирант, Пензенский государственный
университет (Россия, г. Пенза,
ул. Красная, 40)

E-mail: nigelous@rambler.ru

Bezrukov Vadim Aleksandrovich

Postgraduate student, Penza State
University (40 Krasnaya street,
Penza, Russia)

Ильин Владимир Юрьевич

доктор биологических наук, профессор,
кафедра зоологии и экологии,
Пензенский государственный
университет (Россия, г. Пенза,
ул. Красная, 40)

E-mail: iljin_bat@mail.ru

Il'in Vladimir Yurievich

Doctor of biological sciences, professor,
sub-department of zoology and ecology,
Penza State University (40 Krasnaya street,
Penza, Russia)

УДК 599.426:591.52(470.43)

Смирнов, Д. Г.

**Использование пространства местообитания и кормового времени
Myotis daubentonii (Chiroptera, Vespertilionidae) на Самарской Луке /**
Д. Г. Смирнов, В. А. Безруков, В. Ю. Ильин // Известия высших учебных
заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2017. – № 4 (20). –
С. 5–19. DOI: 10.21685/2307-9150-2017-4-1