

УДК 599.426;591.551;591.543.43

## СООТНОШЕНИЕ ПОЛОВ И ВОЗРАСТНОЙ СОСТАВ САМЦОВ В РАЗНЫХ ЧАСТЯХ АРЕАЛА В СЕЗОН ВЫВОДА ПОТОМСТВА У ПЕРЕЛЕТНЫХ ВИДОВ ЛЕТУЧИХ МЫШЕЙ (CHIROPTERA, VESPERTILIONIDAE) ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ И СМЕЖНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

© 2001 г. П. П. Стрелков, А. В. Абрамов

Зоологический институт РАН, С.-Петербург 199034

Поступила в редакцию 06.07.99 г.

Исследован относительный возраст взрослых самцов *Nyctalus noctula* по стертости передних верхних зубов ( $I^2$ ,  $C$ ,  $Pm^4$ ). В летних сборах из северных и центральных частей Восточной Европы преобладают самцы с более стертыми зубами, к югу от  $47^\circ$  с.ш. – с менее стертыми. Предполагается, что самцы старших возрастов более склонны проводить лето в основной части выводковой области, чем молодые (предположительно, годовалые), многие из которых не участвуют в сезонных миграциях и задерживаются на лето в южных частях ареала. У *N. noctula* и *Pipistrellus nathusii* гон и спаривание проходят при активном участии самцов, обитающих летом рядом с размножающимися самками. Роль в воспроизводстве самцов, которые проводят лето на юге, заключается в спаривании с не осеменными на севере, а также, возможно, способными к повторным копуляциям мигрирующими и зимующими самками. Благодаря широкому рассеянию самцов в пределах ареала, генетический состав популяций указанных видов формируется на всей обширной территории, которая включает область размножения самок, места зимовок животных и пути транзита во время миграций. У *Pipistrellus* и *Vespertilio murinus* возможность массового спаривания животных в пределах средней и северной полосы России пока не доказана.

В первой части нашей работы (Стрелков, 1999) было показано, что у перелетных видов *Nyctalus noctula* и *Pipistrellus nathusii* значительное число взрослых самцов (возможно, до 40–50% их общей численности) не возвращаются весной на свою родину: они проводят лето на юге ареала, за пределами или близ южной границы основной части выводковой области. В настоящем сообщении на примере *N. noctula* мы пытаемся выявить возрастные различия между самцами, которые обитают летом на юге и в северных частях ареала, а также оценить возможные биологические последствия различий в сезонном размещении взрослых животных разного пола.

### АНАЛИЗ ОТНОСИТЕЛЬНОГО ВОЗРАСТА САМЦОВ *N. NOCTULA* В РАЗНЫХ ЧАСТЯХ ОБЛАСТИ ИХ ЛЕТНЕГО ОБИТАНИЯ

Материалом для исследования служили около 200 черепов животных из коллекции Зоологического института РАН (большая их часть добыта одним из авторов статьи), Зоологического музея Московского государственного университета и кафедры зоологии Пензенского педагогического университета. Материал из средней и северной полосы европейской части СССР собран на обширной территории между Волгой и западом Белоруссии и Украины; с юга европейской части –

преимущественно на Северном Кавказе (82%) и в Крыму. Из азиатской части ареала материал собран в Киргизии (93% в Иссыккульской котловине) и на юго-востоке Казахстана (94% в пос. Учарал Талдыкурганской обл.).

Мы отличали взрослых животных (в возрасте одного года и старше) от сеголеток (достигших полнорослости молодых зверьков данного года рождения) по полному окостенению эпифизов костей крыла (метакарпалий и фаланг). Отличий сеголеток от взрослых особей по цвету меха (Gaisler et al., 1979) на коллекционных экземплярах мы не обнаружили.

Возрастные различия взрослых особей определялись нами по степени стертости зубов. Этот метод известен как весьма не точный, хотя при работе с животными, обитающими на ограниченной территории (Christian, 1956), с его помощью достигались удовлетворительные результаты. Гораздо рискованней, как в нашем случае, использовать этот метод для анализа животных из разных частей обширного ареала, где состав их пищи и, соответственно, процесс стирания зубов, могут сильно различаться. Однако иных критериев определения возраста мы не имели. Мы исходили из бесспорной посылки, что степень стертости зубов с возрастом усиливается, хотя, возможно, не всегда одинаково. Целью работы было выявление

Параметры коронок верхних зубов (в мм) у исследованных самцов *N. noctula*

Регион, подвид	Группа по стертости зубов	n	I <sup>2</sup>		C		Pm <sup>4</sup>	
			Высота $\bar{x}$ (lim)	Длина $\bar{x}$ (lim)	Высота $\bar{x}$ (lim)	Длина $\bar{x}$ (lim)	Высота $\bar{x}$ (lim)	Длина $\bar{x}$ (lim)
Европейская часть СССР <i>N. n. noctula</i> (n = 82)	“Молодые”	14	1.18 (1.05–1.30)	0.83 (0.70–1.00)	2.90 (2.80–3.05)	1.70 (1.50–1.80)	1.34 (1.20–1.55)	1.06 (0.90–1.20)
	“Младшие средние”	37	1.06 (0.80–1.25)	0.81 (0.70–0.90)	2.72 (2.50–2.90)	1.62 (1.40–1.75)	1.21 (1.05–1.35)	1.05 (0.90–1.15)
	“Старшие средние”	22	0.98 (0.70–1.10)	0.80 (0.70–0.90)	2.69 (2.35–2.70)	1.54 (1.40–1.80)	1.09 (0.90–1.20)	1.02 (0.90–1.20)
	“Старые”	9	0.81 (0.60–1.00)	0.79 (0.70–0.85)	2.20 (2.00–2.50)	1.61 (1.50–1.70)	0.90 (0.75–1.00)	1.01 (0.90–1.00)
Азиатская часть СССР <i>N. n. meklenburgeri</i> (n = 73)	“Молодые”	17	1.25 (1.15–1.35)	0.86 (0.80–0.90)	3.01 (2.85–3.25)	1.75 (1.50–1.85)	1.40 (1.20–1.65)	1.15 (1.00–1.40)
	“Младшие средние”	23	1.14 (1.00–1.40)	0.85 (0.75–0.90)	2.82 (2.50–3.00)	1.72 (1.55–2.00)	1.31 (1.15–1.50)	1.11 (0.90–1.25)
	“Старшие средние”	25	1.04 (0.85–0.90)	0.85 (0.75–0.95)	2.63 (2.30–2.85)	1.75 (1.45–1.95)	1.17 (0.90–1.30)	2.23 (1.50–2.50)
	“Старые”	8	0.81 (0.65–0.95)	0.87 (0.80–1.00)	2.20 (1.75–2.45)	1.75 (1.60–1.95)	0.96 (0.80–1.20)	2.24 (1.80–2.50)

ние в материале групп особей, близких по стертости зубов и, вероятно, по возрасту, хотя значительный разброс по последнему показателю нами не исключался.

Стертость определялась у трех передних зубов верхней челюсти, наиболее подверженных абразии: второго резца ( $I^2$ ), клыка (С) и заднего премоляра ( $Pm^4$ ). При 16-кратном увеличении с помощью окулярмикрометра измерялась с точностью до 0.05 мм высота коронки каждого зуба (от ее вершины до верхней точки *singulum*) и ее длина (на уровне *singulum* от переднего до заднего края, видимого при рассматривании черепа сбоку). Для обработки полученных данных использован кластерный анализ евклидовых дистанций (метод Уорда) из пакета Statistica 5.0 for Windows.

На первоначальном этапе работы была исследована выборка из 111 самцов *N. noctula* из европейской части СССР. В этот материал, наряду со взрослыми особями, входили животные-сеголетки в возрасте меньше года, добытые в пределах выводковой области в конце августа–сентябре.

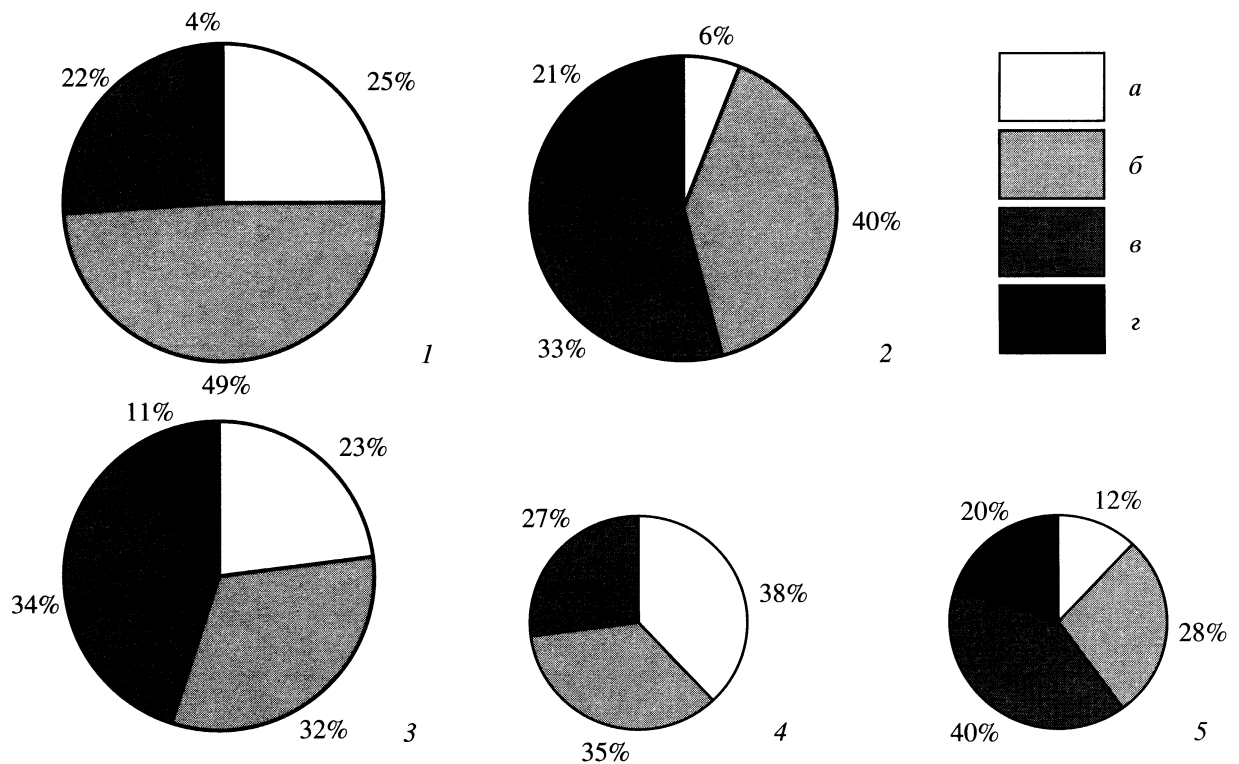
В результате сравнительного анализа степени стертости зубов выяснилось, что невозможно уверенно отделить сеголеток от особей в возрасте года (возможно и старше), особенно добытых в

начале лета (за вычетом зимней спячки, от сеголеток их отличало всего 3–4 дополнительных месяца активной жизни). В дальнейшем сеголетки были исключены из анализируемого материала. В последнем были оставлены только 155 особей в возрасте года и старше, собранные в период с 30 мая до первой декады августа. В указанный период массовые весенние миграции у рыжей вечерницы в целом завершены, а осенние еще не начинаются.

Выборки из восточноевропейской части ареала рыжей вечерницы представлены номинативным подвидом *N. n. noctula* Schreber 1775, из азиатской части ареала – подвидом *N. n. meklenburzevi* Kuzyakin 1934. Они рассматривались нами по отдельности.

1. Материалы из Восточной Европы. По степени стертости зубов было выделено 4 группы особей. Полученные группы условно названы: “молодые”, “младшие средние”, “старшие средние” и “старые”. Параметры их зубов показаны в таблице.

Наша главная задача состояла в сравнении состава животных, собранных летом в пределах основной части выводковой области, и к югу от ее границ (разделяющим их рубежом мы условно считали пространство между  $47^\circ$ – $48^\circ$  с.ш.). Как видно из рис. 1 (1, 2), на юге доля “молодых” ока-



**Рис. 1.** Соотношение групп с разной стертостью зубов в выборках *N. noctula* из различных частей ареала: 1 – юг европейской части СССР (Крым и Кавказ),  $n = 49$ ; 2 – северная и средняя полоса европейской части СССР,  $n = 33$ ; 3 – азиатская часть ареала (Киргизия и Юго-Восточный Казахстан),  $n = 73$ ; 4 – Юго-Восточный Казахстан,  $n = 34$ ; 5 – Киргизия,  $n = 39$ ; а – “молодые”, б – “младшие средние”, в – “старшие средние”, з – “старые”.

залась в 4 раза выше, а доля “старших средних” и, особенно, “старых” – заметно ниже, чем в центральных и северных частях ареала.

Мы попытались сравнить наши данные с возрастным составом филопатричных выводковых колоний самок, определенном на основе кольцевания в северо-восточной Германии (Heise, 1985). При этом мы допускали, что возрастной состав самцов принципиально не отличается от такового у самок, а суммарные материалы, собранные в основной части выводковой области и за ее пределами, в целом отражают реальное соотношение возрастных групп самцов в популяциях Восточной Европы. Мы рассчитали суммарное процентное соотношение с учетом различий в объеме выборок из южной ( $n = 49$ ) и северной ( $n = 33$ ) частей: большая выборка была редуцирована до размеров меньшей с учетом пропорций выделенных групп. Результаты проведенного сравнения показаны на рис. 2. Так как самок в возрасте 1 год почти в 2 раза больше, чем самцов в группе “молодые” в наших сборах, а самок в возрасте 2–3 года почти в 2 раза меньше, чем “младших средних” самцов, мы приходим к выводу, что значительная часть годовалых самцов вошла в последнюю группу. Несомненно, что сборными по возрасту являются и остальные, выделенные нами группы; их возрастная идентификация (рис. 2) достаточно условна.

2. Материал из азиатской части ареала исследован тем же способом, что указан выше. По степени стертости зубов так же выделены 4 группы особей, которым мы присвоили те же наименования. Азиатские рыжие вечерницы характеризуются несколько более крупными размерами зубов (таблица). Степень стертости резца, клыка и премоляра в группах “средних” и “старых” (по отношению к высоте этих зубов у зверьков группы “молодых”) из Европы хорошо согласуется с этим показателем у зверьков из Азии, поэтому можно предположить возрастное соответствие выделенных групп из разных частей ареала.

Материал из азиатской части ареала целиком собран на юге, за пределами основной части выводковой области. Мы ожидали, что по составу он будет подобен таковому с юга Восточной Европы, однако численное соотношение выделенных групп оказалось здесь несколько иным. В суммарной выборке из Киргизии и юго-востока Казахстана “молодых” примерно столько же, “младших средних” заметно меньше, а “старших средних” и “старых” заметно больше, чем в выборке с Северного Кавказа и Крыма (рис. 1, 3).

Следует отметить, что материал из Киргизии и юго-восточного Казахстана весьма неоднороден (рис. 1, 4, 5). В большой серии животных из Исыккульской котловины оказалось сравнительно мало “молодых” и “младших средних”, но велика

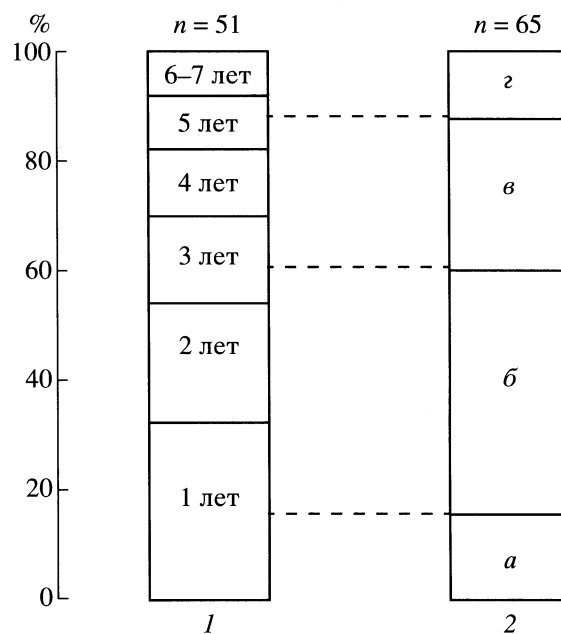


Рис. 2. Соотношение групп разного возраста у *N. noctula*: 1 – филопатричная популяция самок из Северной Германии (по: Heise, 1985); 2 – выборка самцов из европейской части СССР. Условные обозначения групп как на рис. 1.

относительная численность двух старших групп животных. В материале из Учарала численное соотношение этих групп оказалось обратным. Различаются эти выборки и по времени добычи животных: в Исыккульской котловине материал собран преимущественно в середине–конце июля, в Учарале (все особи добыты одновременно и, вероятно, из одного скопления) – календарно гораздо раньше (30 мая–1 июня).

Причины полученных различий пока нам неясны. По численному соотношению выделенных групп исыккульская выборка очень близка к таковой из средней и северной части Восточной Европы, из Учарала – с юга последней (рис. 1). Возможно, что высокогорная Исыккульская котловина служит местом родов не единичных самок рыжей вечерницы, как мы считали ранее (Стрелков, 1997; 1997а), а очагом их массового размножения.

Полученные данные мы попытались сопоставить с возрастным составом рыжих вечерниц, зимующих в г. Алма-Ата (Бутовский, Шаймарданов, 1988); их возраст определялся по годовым кольцам на поперечных срезах верхнего клыка (Клевезаль, Клейненберг, 1967). Благодаря любезности Р.Т. Шаймарданова, мы получили для исследования часть материала (24 фрагмента черепа с зубами), использованного в указанной работе.

Сравнение присланных из Алма-Аты экземпляров с выделенными нами группами показало следующее распределение животных разного возраста: из 12 экз. в возрасте меньше 1 года 9 были отнесены к группе “молодых”, а 3 – к “младшим средним”; из 6 экз. в возрасте 1 год 3 экз. отнесены к группе “молодых”, 3 – к группе “младших средних”; 2 экз. в возрасте 2 года отнесены к группе “старых”; из 4 экз. в возрасте 3 года – 1 экз. определен как “старшие средние”, 3 экз. – как “старые”. Как видно, разброс особей с известным возрастом по выделенным нами группам оказался очень велик, и к группе “старых” были отнесены более молодые животные, чем мы предполагали (см. выше). Однако полностью доверять определениям возраста, сделанным алма-атинскими коллегами, мы не можем. Во-первых, полученные от них экземпляры были плохо этикетированы, что допускало возможность ошибок. Во-вторых, методика определения возраста по слоистым структурам зубов, которой они пользовались, некоторые исследователи (Ваагøе, 1977; Phillips et al., 1982) считают непригодной для рукокрылых. В-третьих, выделенные ими возрастные группы вызывают сомнение из-за неправдоподобно больших различий в возрастном составе самок и самцов: особей в возрасте менее года среди первых 26%, среди вторых – 54%. Последняя цифра для долго живущих рыжих вечерниц представляется невозможной.

Из-за несовершенства использованной методики оценки возраста по стертости зубов полученные нами результаты недостаточно точны, а из азиатской части ареала противоречивы, что не позволяет делать окончательных выводов. Тем не менее тенденция численного преобладания летом на юге ареала самцов с мало стертыми зубами, а в северных и центральных его частях – более высокая численность самцов с сильно стертыми зубами, представляется нам реальным явлением, что достаточно хорошо показано на материале из Восточной Европы. Это может означать, что молодые половозрелые самцы рыжей вечерницы (как мы предполагаем, преимущественно в возрасте одного года) чаще проводят лето вне основной части выводковой области. В отличие от них, самцы старших возрастов более склонны участвовать в сезонных миграциях и проводить лето рядом с самками, занятыми выводом детенышей. Вероятно, этому способствует привязанность самцов к выбранному для спаривания месту, что хорошо показано не только у *N. noctula*, но и у близкого по биологии размножения *P. nathusii* (Schmidt, 1991, 1994, 1994a). Очень вероятно, что самцы-резиденты, имеющие столь важное значение в размножении, чаще принадлежат к средним и старшим (два и более года) возрастным группам. Подтверждение нашим выводам мы находим в непосредственных наблюдениях за сезонной ди-

намикой соотношения полов и возрастного состава самцов у рыжих вечерниц в районе мест их зимовок на юге Германии (Nagel, Häussler, 1999).

### ВОЗМОЖНЫЕ БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОСЛЕДСТВИЯ РАЗЛИЧИЙ В СЕЗОННОМ РАЗМЕЩЕНИИ САМЦОВ И САМОК У ПЕРЕЛЕТНЫХ ВИДОВ РУКОКРЫЛЫХ

Как было показано в предыдущей публикации (Стрелков, 1999), у *N. noctula* и *P. nathusii* в период вывода потомства взрослые самцы размещаются на ареале гораздо равномернее, чем самки. Самки сконцентрированы в его северных и центральных частях, в основном в пределах основной части выводковой области. Локализация самцов не ограничивается последней, они встречаются и на всей южной периферии ареала. Это явление оказывается возможным благодаря двум важным особенностям самцов.

1. У самцов не выражена филопатрия, свойственная самкам. Как показывает кольцевание, на место своего рождения возвращается ничтожно малое количество самцов и у *N. noctula*, и у *P. nathusii* (Heise, 1982, 1985; Schmidt, 1991, 1994; G. Heise, устное сообщение).

2. Самцы мало требовательны к местам летнего обитания. Беременные и кормящие самки рассматриваемых видов встречаются только в определенных типах ландшафтов, почти исключительно лесных (Стрелков, 1997a). У самцов в летнее время нет обязательной связи с лесной растительностью. В северо-западном Прикаспии мы находили многочисленных самцов *P. nathusii* в степях и полупустынях; непременным условием их обитания было лишь наличие рядом пресного водоема (Стрелков, Ильин, 1990; Стрелков и др., 1990). То же наблюдается и у *N. noctula*: самцы встречаются летом в пустынях, полупустынях и опустыненных низкогорьях (особенно часто в Казахстане), и поселяются в таких не свойственных дендрофильному виду укрытиях, как пещеры или щели в бетонных фермах моста, тростниковые настилы крыш и т.д. (Стрелков, 1980; Бутовский, Шаймарданов, 1985; Стрелков и др., 1990).

Взрослые самцы *N. noctula* и *P. nathusii*, обитающие летом в пределах выводковой области, принимают активное участие в воспроизводстве. Однако не все из них участвуют в размножении. В Среднем Поволжье в начале августа В.Ю. Ильин дважды находил небольшие, до десяти особей, группы самцов рыжих вечерниц, которые явно не принимали участие в гоне (Стрелков, Ильин, 1990).

Рассматриваемым видам свойственна гаремная полигиния. При таком характере брачных отношений равное (или близкое к нему) численное соотношение самок и самцов явно избыточно. Присутствие в выводковой области только части

взрослых самцов, имеющих в популяции, не должно препятствовать процессу воспроизводства. В средней полосе России гон у *N. noctula* и *P. nathusii* начинается в конце июля–начале августа и продолжается вплоть до отлета животных. Какая часть половозрелых самок осеменяется близ мест их рождения, пока не известно. Можно думать, что активные самцы-резиденты осеменяют не только местных, но и мигрирующих с севера и востока самок.

При оценке вклада в воспроизводство той части самцов, которая проводит лето вне выводковой области или близ ее южных границ, мы вступаем преимущественно в область догадок. Все эти самцы или только их часть участвует в размножении, неизвестно. Можно думать, что их главная функция – спариваться с самками, которые прибывают в южную часть ареала не осемененными. При вскрытии нескольких мигрирующих в начале осени самок *N. noctula* (в Воронежской обл. и в Туркмении) в их матках обнаружены только дегенерировавшие неподвижные сперматозоиды (В.П. Сосновцева, личное сообщение). По-видимому, не все спаривания, произведенные в местах летнего обитания, оказываются эффективными. Сходное явление установлено и на местах зимовок в Казахстане (Бутовский, Шаймарданов, 1985). Спаривание рыжих вечерниц неоднократно отмечалось и в зимних убежищах (Gebhard, 1994–1995). Какие по летней локализации самцы принимают участие в позднеосенних и зимних копуляциях, неизвестно.

Очень вероятно, что гаремная полигиния дополняется у рассматриваемых видов последовательной полиандрией, т.е. возможностью спаривания одной самки с несколькими самцами. Пока данные по этому вопросу противоречивы. У *N. noctula* против такой возможности говорит наличие вагинальной пробки, образующейся после спаривания (Grosser, 1903). Однако генетический анализ двоен, рожденных самками этого вида подтвердил происхождение части из них от разных отцов (Mauger, 1995). Возможность многократных спариваний с разными самцами показана (в условиях опыта) для самок австралийских *Nyctophilus geoffroyi*, у которых после копуляции также образуется вагинальная пробка; очередность спаривания не влияла при этом на репродуктивный успех самцов (Nosken, 1998).

Можно предполагать, что благодаря летнему рассеянию самцов генетический состав восточноевропейских популяций *N. noctula* и *P. nathusii* формируется не только в пределах выводковой области, но и на всей обширной территории, включающей места зимовок животных и пути их транзита во время миграций.

Обсуждение полученных данных будет неполным без рассмотрения видов *Pipistrellus pipistrel-*

*lus* и *Vespertilio murinus*, у которых различия в сезонном размещении самок и самцов пока не доказаны, хотя и не исключаются нами (Стрелков, 1999).

Как указывалось выше, достоверных находок взрослых самцов *P. pipistrellus* в средней полосе России нет. Взрослые самки, окончив лактацию, очень рано, уже к началу–середине августа, покидают район вывода ими детенышей (Сосновцева, 1974; Стрелков, Ильин, 1990). То же, видимо, наблюдается и в Белоруссии (Курсков, 1981). Создается впечатление, что гон и спаривание у этого вида происходит вне указанной территории.

У *V. murinus* взрослые самцы составляют летом значительную часть животных, которая, видимо, не уступает таковой у рыжей вечерницы и нетопыря Натузиуса (Стрелков, 1999). Мы вправе ожидать, что процесс размножения трех этих видов проходит сходно, однако имеющиеся данные пока этого не подтверждают. Вплоть до отлёта, который обычно завершается в первой половине сентября, гон и спаривание у *V. murinus* на территории средней России до сих пор не отмечены. Единственное сообщение о гоне двуцветного кожана в конце июля–начале августа в Белоруссии (Курсков, 1981) весьма сомнительно. По наблюдениям в Воронежском заповеднике (Дмитриева, 1962)<sup>1</sup>, этот вид исчезает отсюда без признаков готовности к спариванию: половая щель у самок закрыта, у самцов каудальные придатки семенников не заполнены спермой. Возможность спаривания двуцветного кожана в средней полосе России подтверждают пока только два мало типичных факта. В Москве, где в последние годы регулярно наблюдаются оставшиеся на зимовку зверьки (Морозов, 1998), в декабре 1981 г. и феврале 1998 г. были пойманы две самки, предположительно в возрасте менее года. Одна из них родила в неволе двух мертвых детенышей, другая была выпущена в середине июня на волю с явными признаками беременности (Е.И. Кожурина, личное сообщение).

Нельзя исключать, что период гона у *V. murinus* наступает сравнительно поздно, уже после отлёта основной массы животных из мест летнего обитания. Брачные крики (“пение”) этого вида регулярно отмечают поздней осенью и в начале зимы в Дании и Швеции, где зверьки зимуют (Baagøe, 1986; Rydell, Baagøe, 1994). Однако в этом случае сезонные миграции и летнее пребывание значительной части самцов в восточноевропейской части выводковой области оказываются биологически бессмысленными, во что трудно поверить.

<sup>1</sup> Дмитриева (Сосновцева) В.П., 1962. Летняя жизнь некоторых летучих мышей. Дипломная работа каф. зоол. позв. Ленинградского университета. С. 1–65.

Очень вероятно, что дальнейшее изучение биологии нетопыря-карлика и двуцветного кожана изменит наши представления о начальных этапах цикла их размножения, и снимет указанную выше противоречивость имеющихся данных. Пока они говорят за то, что генетический состав восточно-европейских перелетных популяций *P. pipistrellus* и *V. murinus* формируется вне области рождения животных, предположительно близ мест их зимовок. Это существенно отличается от того, что мы видели у *N. noctula* и *P. nathusii*.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую признательность Е.И. Кожуриной за обсуждение полученных данных, помощь в подборе литературы и информацию о содержащихся ею животных. Очень благодарны мы Р.Т. Шаймарданову за передачу нам материалов из Казахстана и всем хранителям коллекций, с которыми нам представили возможность работать.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (98-04-49874) и фонда INTAS (Ref. 94-2853).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бутковский П.М., Шаймарданов Р.Т., 1985. Млекопитающие Казахстана. Т. 4. Рукокрылые. Алма-Ата: Наука КазССР. С. 125–270. – 1988. Структура и балансы популяций трех видов рукокрылых юго-востока Казахстана. Рукокрылые. Киев: Наукова Думка. С. 116–120.
- Клевезаль Г.А., Клейнберг С.Е., 1967. Определение возраста млекопитающих. М.: Наука. С. 1–142.
- Курсков А.Н., 1981. Рукокрылые Белоруссии. Минск: Наука и техника. С. 1–135.
- Морозов П.Н., 1998. Весенний вылет зимующих в г. Москве рукокрылых // *Plecotus et al.* М. № 1. С. 80–81.
- Сосновцева В.П., 1974. Экологические различия между нетопырем-карликом (*Pipistrellus pipistrellus* Schreb.) и лесным нетопырем (*P. nathusii* Keys. et Blasius) в области их совместного обитания // Матер. 1 Всес. совещ. по рукокрылым. Л.: Изд. Зоол. ин-та. АН СССР. С. 98–100.
- Стрелков П.П., 1980. Летучие мыши (Chiroptera, Vespertilionidae) центрального и западного Казахстана // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР*, Т.99. С. 99–123. – 1997. Область выведения потомства и ее положение в пределах ареала у перелетных видов рукокрылых (Chiroptera, Vespertilionidae) и смежных территорий. Сообщение 1 // *Зоол. журн.* Т. 76. Вып. 9. С. 1073–1082. – 1997а. То же. Сообщение 2 // Там же. Т. 76. Вып. 12. С. 1381–1390. – 1999. Соотношение полов в сезон вывода потомства у взрослых особей перелетных видов летучих мышей (Chiroptera, Vespertilionidae) Восточной Европы и смежных территорий // Там же. Т. 78. Вып. 12. С. 1441–1454.
- Стрелков П.П., Ильин В.Ю., 1990. Рукокрылые (Chiroptera, Vespertilionidae) юга Среднего и Нижнего Поволжья // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР*. Т. 225. С. 42–167.
- Стрелков П.П., Ильин В.Ю., Мазинг М.В., Морозов П.Н., 1990. Новые данные о рукокрылых Северного Предкавказья // *Рукокрылые. Матер. 5 Всес. совещ. по рукокрылым.* Пенза. С. 65–72.
- Vaagøe H.J., 1977. Age determination in bats (Chiroptera) // *Vidensk. Meddr. Dansk naturh. Foren.* Т. 140. S. 53–92. – 1986. Summer occurrence of *Vespertilio murinus* Linne 1758 and *Eptesicus serotinus* (Schreber 1780) (Chiroptera, Mammalia) on Zealand, Denmark, based on records of roosts and registrations with bat detectors // *Ann. Naturhist. Mus. Wien.* Bd. 88/89. S. 281–291.
- Christian J., 1956. The natural history of a summer aggregation of the big brown bat, *Eptesicus fuscus fuscus* // *Amer. Midl. Nat.* V. 55. № 1. P. 66–95.
- Gaisler J., Hanak V., Dungel J., 1979. A contribution to the population ecology of *Nyctalus noctula* (Mammalia, Chiroptera) // *Acta Sci. Nat. Brno.* V. 13. № 1. S. 1–38.
- Gebhard J., 1994–1995. Observations on the mating behavior of *Nyctalus noctula* (Schreber, 1774) in the hibernaculum // *Myotis.* Bd. 32/33. S. 123–129.
- Grosser O., 1903. Die physiologische bindegewebige Atresie des Genitaltraktes von *Vesperugo noctula* nach erfolgter Kohabitation // *Anat. Anz.* Bd. 23, suppl. S. 129–132.
- Heise G., 1982. Zu Vorkommen, Biologie und Ökologie der Rauhhaufledermaus (*Pipistrellus nathusii*) in der Umgeburg von Prenzlau (Uckermark), Bezirk Neubrandenburg // *Nyctalus* (N.F.), Berlin. Bd. 1. Hf. 4/5. S. 281–300. – 1985. Zu Vorkommen, Phanologie, Ökologie und Alterstruktur des Abendsegler (*Nyctalus noctula*) in der Umgeburg von Prenzlau (Uckermark) // *Idem.* Bd. 2. Hf. 2. S. 133–146.
- Hosken D.J., 1998. Sperm fertility and skewed paternity during sperm competition in the Australian long eared bat *Nyctophilus geoffroyi* (Chiroptera: Vespertilionidae) // *J. Zool. London.* V. 245. № 1. P. 93–100.
- Mayer F., 1995. Genetic population structure of the noctule bat *Nyctalus noctula*: a molecular approach and first results // *Symp. Zool. Soc. London.* № 67. P. 387–396.
- Nagel A., Haussler H., 1999. Seasonal population turnover of a permanent house-roost of the noctule (*Nyctalus noctula*) // *Abstr. VIII European bat research symposium.* Krakow. P. 42–43.
- Phillips C.J., Steinberg B., Kunz T.H., 1982. Dentin, cementum and age determination in bats: a critical evaluation // *J. Mamm.* V. 63. № 2. P. 197–207.
- Rydell J., Vaagøe H., 1994. *Vespertilio murinus* // *Mammalian Species.* № 467. American Soc. of Mammalogists. P. 1–6.
- Schmidt A., 1991. Beobachtungen zum Ansiedlungsverhalten junger Männchen der Rauhhaufledermaus *Pipistrellus nathusii* (Keiserling et Blasius, 1839) // *Nyctalus* (N.F.), Berlin. Bd. 4. Hf. 1. S. 88–96. – 1994. Phanologisches Verhalten und Populationseigenschaften der Rauhhaufledermaus, *Pipistrellus nathusii* (Keiserling und Blasius, 1839) in Ostbrandenburg. Teil 1 // *Idem.* Bd. 5. Hf. 1. S. 77–100. – 1994a. *Ibid.* Teil 2 // *Idem.* Bd. 5. Hf. 2. S. 123–148.

**SEXUAL AND AGE PROPORTION OF MALES  
IN DIFFERENT PARTS OF RANGE IN MIGRATORY BAT SPECIES  
(CHIROPTERA, VESPERTILIONIDAE) FROM EASTERN EUROPE  
AND ADJACENT TERRITORIES DURING NURSING PERIOD**

**P. P. Strelkov, A. V. Abramov**

*Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St.-Petersburg 199034, Russia*

A relative age of adult *Nyctalus noctula* males was investigated based on the pattern of wearing the front upper teeth (I<sup>2</sup>, C, Pm<sup>4</sup>). In the summer collections from the northern and central areas of Eastern Europe females with more worn teeth prevailed, those with less worn ones, south of 47° N. The older males are suggested to prefer staying in the main part of the nursing area in summer, whereas the younger ones (supposedly yearlings) stay in the southern parts of the range at this time. The autumn mating in *N. noctula* and *Pipistrellus nathusii* involves the males dwelling in summer near nursing females. The reproductive role of males staying in summer in the southern areas is suggested to consist in mating with migrating females, which were not inseminated in the north, and with those capable of repeated copulating. Due to the wide dispersion within the range of the above species, the genetic composition of their populations develops within the entire vast territory including the female nursing area, wintering grounds and migration routes. The possibility to large-scale mating in *P. pipistrellus* and *Vespertilio murinus* within the middle and northern parts of Russia was not found.