

СОДЕРЖАНИЕ

Том 101, номер 8, 2022

Вибрационная коммуникация насекомых <i>Д. Ю. Тишечкин</i>	843
Ассоциативное обучение и память трипсов <i>Thrips tabaci</i> (Thysanoptera, Thripidae) <i>М. А. Федорова, С. Э. Фарисенков, А. В. Тимохов, А. А. Полилов</i>	875
Успешность размножения филина (<i>Bubo bubo</i> , Strigiformes, Strigidae) в искусственных гнездовьях <i>А. С. Лапшин, А. В. Андрейчев, М. А. Алпеев, В. А. Кузнецов</i>	887
Параметры миграционной остановки таежной овсянки (<i>Ocyris tristrami</i> , Emberizidae, Passeriformes) в долине реки Литовка (Южное Приморье) по данным многолетнего мониторинга <i>Д. С. Ирияков, О. П. Вальчук</i>	895
Некоторые различия в морфологии тимуса у неполовозрелых насекомоядных: <i>Sorex araneus, Sorex caecutiens, Neotys fodiens, Erinaceus roumanicus</i> <i>В. Я. Юрчинский</i>	905
Опыт использования ультразвукового модуля Echo Meter Touch в исследованиях видового состава, встречаемости и биотопических предпочтений рукокрылых (Chiroptera, Vespertilionidae) в Воронежской области <i>Д. Г. Смирнов, А. С. Климов, А. Д. Нумеров, Е. И. Труфанова</i>	914
Рукокрылые (Chiroptera, Vespertilionidae) Оренбургской области <i>В. П. Снитько, Л. В. Снитько</i>	929

Краткое сообщение

Зимние и весенние учеты рукокрылых в Кемеровской области <i>А. А. Маслов, А. В. Комолова</i>	956
---	-----

Contents

Volume 101, No 8, 2022

Vibrational Communication in Insects <i>D. Yu. Tishechkin</i>	843
Associative Learning and Memory in <i>Thrips tabaci</i> (Thysanoptera, Thripidae) <i>M. A. Fedorova, S. E. Farisenkov, A. V. Timokhov, A. A. Polilov</i>	875
Breeding Success of the Eurasian Eagle Owl (<i>Bubo bubo</i> , Strigiformes, Strigidae) in Artificial Nests <i>A. S. Lapshin, A. V. Andreychev, M. A. Alpeev, V. A. Kuznetsov</i>	887
Characteristics of a Migration Stopover of Tristram's Bunting (<i>Ocyris tristrami</i> , Emberizidae, Passeriformes), based on Long-Term Banding Data, in the Litovka River valley, Southern Primorye <i>D. S. Irinyakov, O. P. Valchuk</i>	895
Some Differences in Thymus Morphology in Immature Insectivorous Mammals: <i>Sorex araneus, Sorex caecutiens, Neomys fodiens, Erinaceus roumanicus</i> <i>V. Ya. Yurchinsky</i>	905
Using the Echo Meter Touch Ultrasound Module in Studies on the Species Composition, Occurrence and Habitat Preferences of Bats (Chiroptera, Vespertilionidae) in the Voronezh Region <i>D. G. Smirnov, A. S. Klimov, A. D. Numerov, E. I. Trufanova</i>	914
Bats (Chiroptera, Vespertilionidae) of the Orenburg Region <i>V. P. Snit'ko, L. V. Snit'ko</i>	929

Brief Communications

Winter and Spring Records of Bats from the Kemerovo Region <i>A. A. Maslov, A. V. Komolova</i>	956
---	-----

УДК 595.7:591.582.2

ВИБРАЦИОННАЯ КОММУНИКАЦИЯ НАСЕКОМЫХ

© 2022 г. Д. Ю. Тишечкин*

Биологический факультет Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова,
Москва, 119234 Россия

*e-mail: macropsis@yandex.ru

Поступила в редакцию 17.05.2021 г.

После доработки 12.06.2021 г.

Принята к публикации 27.08.2021 г.

Представлен обзор современной литературы по виброакустике насекомых. Описаны различные методы регистрации вибрационных сигналов и возможности их применения в таксономических, этологических и биофизических исследованиях. Обсуждается проблема зависимости типа акустической коммуникации (вибрационная или звуковая) от размеров тела насекомого. Показано, что вибрационная коммуникация существует у представителей большинства отрядов, причем вибрационные сигналы используются не только для поиска конспецифического полового партнера, но и в других внутри- и межвидовых взаимодействиях для акустической мимикрии, при поиске жертвы или избегании хищника. Некоторые насекомые, издающие звуки, также способны генерировать и воспринимать вибрационные сигналы, используя таким образом бимодальную вибрационно-звуковую коммуникацию. Рассмотрены особенности распространения колебаний в твердых телах: влияние частотной фильтрации в субстрате на характеристики сигналов, дальность коммуникации, возможность распространения вибрационных сигналов с растения на растение при контакте их надземных и подземных частей, механизмы локализации источника колебаний при нелинейном затухании сигнала и резонансных явлениях в субстрате, а также помехи биотического и абиотического происхождения в каналах вибрационной коммуникации. Кратко рассмотрены основные прикладные возможности виброакустики насекомых: применение помех, препятствующих успешной коммуникации самца и самки, акустических ловушек, отпугивающих сигналов, а также выявление скрытой зараженности различных субстратов насекомыми-вредителями.

Ключевые слова: насекомые, биоакустика, вибрационная коммуникация, акустические сигналы, виборецепция

DOI: 10.31857/S0044513422060101

Даже у большинства профессиональных энтомологов понятие “биоакустика насекомых” ассоциируется исключительно с изучением звуков, издаваемых прямокрылыми (Orthoptera) и певчими цикадами (Homoptera, Auchenorrhyncha, Cicadidae). Действительно, становление данной отрасли науки началось с исследования именно этих объектов, как минимум, по трем причинам. Во-первых, звуки цикад и прямокрылых воспринимаются человеческим ухом, поэтому установить сам факт наличия у них акустической коммуникации не составляет труда. Во-вторых, начиная со второй половины XX века, появились в широком ассортименте и стали доступными устройства для регистрации и записи звуков, а именно, микрофоны и магнитофоны. В-третьих, крупные размеры этих насекомых облегчают проведение разного рода физиологических экспериментов, связанных с изучением работы звукового аппарата и слуховых органов.

Остальные группы насекомых в плане биоакустики были изучены весьма неравномерно, а во многом такими и остаются. Сведения о наличии акустической коммуникации или потенциальных звуковых органов в одних таксонах датируются XIX веком, в то время как по другим таксонам такая информация появилась лишь недавно. Например, первое сообщение о способности одного из видов веснянок (Plecoptera) ударять концом брюшка по субстрату, производя звук, похожий на барабанную дробь, было опубликовано в 1851 г. (Newport, 1851). В 1889 г. Жиар, изучая явление паразитарной кастрации у цикадок подсемейства Typhlocybinae (Homoptera, Auchenorrhyncha, Cicadellidae), обнаружил, что у самцов редукции могут подвергаться не только гениталии, но и расположенные внутри брюшка парные кутикулярные выросты – аподемы второго стернита (Giard, 1889). Поскольку у самок подобные структуры не развиты, напрашивался вывод, что они каким-то образом связаны с половой функцией. Согласно

предположению автора, они гомологичны звуковому аппарату певчих цикад. Примерно 20 лет спустя о способности мелких цикадовых издавать звуки впервые сообщил Киркальди, слышавший тихие сигналы *Perkinsiella saccharicida* Kirkaldy 1903 (Homoptera, Auchenorrhyncha, Delphacidae); в этой же работе он описал стридуляционный аппарат на задних крыльях некоторых видов большого, преимущественно тропического семейства Derbidae (Homoptera, Auchenorrhyncha) (Kirkaldy, 1907). В то же время, первое сообщение о сигналах листоблошек (Homoptera, Psyllinea) появилось лишь в 1950 году (Ossiannilsson, 1950), а у близких к ним белокрылок (Homoptera, Aleyrodinea) акустическая коммуникация была впервые описана почти полвека спустя (Kanmiya, 1996).

Несмотря на обнаружение акустической коммуникации в других таксонах, прямокрылые и певчие цикады долгое время оставались основными объектами биоакустики. Их изучением в течение десятилетий занимаются научные коллективы в разных странах мира, регулярно публикующие полученные результаты. Планомерное изучение остальных групп, если и проводилось, то лишь отдельными специалистами. Нередко же по биоакустике той или иной группы выходили одна-две работы, где способность представителей очередного таксона насекомых издавать акустические сигналы констатировалась как любопытный факт, после чего исследования прекращались.

Такая ситуация в первую очередь была обусловлена методическими сложностями. Следуя традиции, исследователи пытались регистрировать звуковую составляющую сигнала. Для этого требовались высокочувствительные микрофоны, многократное усиление регистрируемого сигнала и, как следствие, защита от помех. Запись в хорошо оборудованной лаборатории и последующая фильтрация позволяли получить осциллограммы с хорошим соотношением сигнал/шум, но все это чрезвычайно усложняло исследования. Например, авторам одной из работ по акустической коммуникации Cicadellidae удалось получить качественные записи сигналов, но их назначение осталось неизвестным, поскольку наблюдать за поведением насекомых, находящихся в акустической камере, оказалось невозможно (Purcell, Lohrer, 1976).

При этом на слабую помехоустойчивость звуков, издаваемых мелкими насекомыми, обратил внимание еще основоположник биоакустики мелких цикадовых Ф. Оссианнильссон. В своей известной монографии по этому вопросу он указывал на то, что столь слабые звуки не могут служить для эффективной коммуникации, поскольку они практически неразличимы на фоне природных шумов; кроме того, слуховых органов для

восприятия звуков у мелких цикадовых ему обнаружить не удалось (Ossiannilsson, 1949). В связи с этим он предположил, что мелкие цикадовые воспринимают не колебания, распространяющиеся по воздуху, а вибрации в твердом субстрате, т.е. в стеблях и листьях растений. К сожалению, это предположение было оставлено без внимания, и в течение последующих 25 лет специалисты в области биоакустики упорно пытались зарегистрировать сигналы мелких насекомых с помощью микрофона.

Трудно назвать первую работу, в которой для регистрации низкоамплитудных сигналов мелких насекомых вместо микрофона был применен вибродатчик. Можно лишь указать, что вибрационные сигналы мелких цикадовых были впервые зарегистрированы японскими исследователями (Ichikawa, Ishii, 1974). Именно в эти годы в биоакустике насекомых возникло новое направление, названное в англоязычной литературе биотремологией (biotremology). Это название кажется не совсем удачным, т.к. вибрационные сигналы далеко не всегда издаются с помощью тремляции, поэтому вместо него мы используем термин “виброакустика насекомых”.

Вскоре число работ по этой теме стало стремительно возрастать, а таксономический круг объектов стал расширяться. Чтобы проиллюстрировать этот процесс, приведем следующие данные. В монографии Жантиева (1981) упомянуты только способы генерации сигналов, которые потенциально могут быть использованы для вибрационной коммуникации (тремуляционные и ударные механизмы), однако указано, что с их помощью насекомые издают звуки. В остальном эта работа, суммировавшая практически все имевшиеся на тот момент сведения, посвящена биоакустике и физиологии слуховых органов прямокрылых и певчих цикад. В датируемой 2001-м годом работе по сигналам веснянок (Plesoptera) перечислено 10 отрядов насекомых, у представителей которых известна вибрационная коммуникация (Stewart, 2001); в обзоре, опубликованном три года спустя, указано уже 15 таких отрядов (Virant-Doberlet, Šokl, 2004). В появившейся чуть позже коллективной монографии по биоакустике насекомых (Drosopoulos, Claridge, 2006) 21 глава из 32 глав касается разных аспектов вибрационной коммуникации. В последние годы вышли две монографии по вибрационной коммуникации, основная часть которых посвящена насекомым (Cocroft et al., 2014; Hill et al., 2019), а с 2016 г. проводятся международные симпозиумы по этой теме (1st International Symposium on Biotremology, 2016; 2nd International Symposium on Biotremology, 2018), на которых большая часть докладов опять же касается насекомых.

Таким образом, в последние десятилетия представления об акустической коммуникации насекомых коренным образом изменились. Еще 20–30 назад считалось, что способностью к изданию акустических, а именно, звуковых сигналов обладают в основном лишь прямокрылые и певчие цикады, в то время как почти все остальные насекомые представлялись “немыми”. В настоящее время стало очевидно, что издавать вибрационные сигналы и воспринимать колебания, распространяющиеся в твердом субстрате, способны представители большинства отрядов.

Задача данного обзора – дать представление о современной виброакустике насекомых читателю, специально не занимающемуся этими проблемами. Общие вопросы биоакустики, относящиеся в равной мере к звуковой и вибрационной коммуникации (типы звуковых аппаратов, функциональные типы сигналов), а также аспекты, касающиеся виброрецепции (морфологию и физиологию рецепторов), мы здесь не рассматриваем.

Методы регистрации вибрационных сигналов

Как уже говорилось, звуковую составляющую вибрационных сигналов можно зарегистрировать и с помощью микрофона, однако адекватным методом является регистрация колебаний с помощью разного рода вибродатчиков. В биоакустических исследованиях применяются датчики нескольких типов, каждый из которых имеет свои преимущества и недостатки.

Японские исследователи, впервые записавшие сигналы мелких цикадовых из семейства Delphacidae, использовали для этой цели адаптер (головку звукоснимателя) от проигрывателя для виниловых дисков. Его работа основана на явлении пьезоэлектрического эффекта – способности некоторых кристаллических веществ при деформации генерировать электрический потенциал.

В эксперименте головку звукоснимателя располагают так, чтобы ее игла контактировала с субстратом, на котором находятся насекомые; сигнал с нее подают на микрофонный вход записывающего устройства через согласующий усилитель, сходный по схеме с предварительными усилителями в проигрывателях. Виброрегирующая установка такого рода, укомплектованная портативным флэш-рекордером Roland R-05 и используемая автором данного обзора, обладает исключительной портативностью (вес – около 350 г), энергетической экономичностью (в среднем, позволяет работать около недели без замены элементов питания), высокой чувствительностью (дает возможность получать качественные записи сигналов насекомых размером от 1–1.5 мм) и пригодна для работы в полевых условиях (в палатке, на кордоне заповедника, в салоне автомо-

биля, а в безветренную погоду – и на открытом воздухе) (рис. 1). Таким образом, этот метод оптимален в полевых исследованиях и является самым простым и дешевым.

Его недостатками считаются несколько нелинейные частотные характеристики большинства адаптеров и то, что в процессе работы к субстрату прикрепляется дополнительная масса, которая может менять его физические характеристики. В действительности влияние обоих факторов весьма невелико. Большинство природных субстратов обладает крайне нелинейными частотными характеристиками (об этом подробнее будет сказано ниже); на этом фоне незначительные частотные искажения, вносимые адаптером, практически не влияют на форму сигнала. При регистрации сигналов в стеблях растений, на которых находятся поющие насекомые, фрагмент растения, как правило, закрепляют на адаптере за один из концов. Эта ситуация ничем не отличается от естественной, поскольку в природе каждый побег тоже зафиксирован за один из концов. Кроме того, соседние растения обычно соприкасаются друг с другом во многих точках, что вносит дополнительные искажения в распространяющиеся по ним колебания.

Некоторые авторы применяют для регистрации вибрационных сигналов профессиональные пьезокристаллические вибродатчики – акселерометры, отличающиеся намного более линейной частотной характеристикой (например, de Vrijer, 1984, 1986). Однако в связи с сильными частотными искажениями сигнала в субстрате, который является неотъемлемой частью канала записи, высокая линейность характеристики акселерометров не дает явных преимуществ. В то же время, масса акселерометра должна быть существенно меньше массы тела, колебания которого предполагается регистрировать; соответственно, для биологических исследований пригодны только наиболее миниатюрные и легкие модели. Кроме того, акселерометры, как правило, способны работать только с поставляемыми с ними в комплекте специализированными усилителями. В связи с этим в настоящее время многие исследователи отказываются от их использования.

Оригинальная методика регистрации вибрационных сигналов в стеблях растений была разработана Х. Штрюбинг (Strübing, Rollenhagen, 1988). На стебель приклеивали миниатюрный магнит, к которому с помощью микрометрического винта подводили катушку индуктивности так, чтобы между магнитом и ею оставался небольшой зазор. Электрический сигнал, возникающий в катушке при колебании магнита, подавали на вход магнитофона через усилитель. Сделанные с помощью этой аппаратуры записи сигналов нескольких видов Delphacidae и Cicadellidae



Рис. 1. Портативная установка для записи вибрационных сигналов мелких насекомых, используемая автором обзора. 1 – Побег растения с надетым на него нейлоновым садком; растение закреплено на корпусе адаптера резиновым кольцом; 2 – монофонический адаптер (головка звукоснимателя) от проигрывателя для виниловых дисков; 3 – поролоновая подложка для изоляции от вибрационных помех; 4 – термометр; 5 – согласующий усилитель; 6 – флэш-рекордер.

практически неотличимы от записей, полученных при помощи пьезодатчиков, поэтому преимущества этого достаточно сложного, хотя и дешевого метода неочевидны. Несколько позже данная установка была успешно использована для регистрации сигналов листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) (Schmitt, Traue, 1990).

В последние годы многие специалисты по виброакустике насекомых используют в своих исследованиях лазерный виброметр. Принцип его работы основан на эффекте Доплера – изменении длины волны, воспринимаемой приемником, вследствие движения источника излучения относительно приемника. При работе виброметра луч лазера светит на колеблющуюся поверхность, а приемник регистрирует длину волны отраженного луча. Поскольку поверхность в процессе колебаний движется то в сторону приемника, то, наоборот, от него, длина волны отраженного луча периодически меняется; анализирующее устрой-

ство преобразует эти изменения в регистрируемые колебания.

Неоспоримыми преимуществами данного метода являются отсутствие механического контакта между вибродатчиком и колеблющимся телом, а также возможность быстро переводить лазерный луч с одной точки регистрации на другую или использовать несколько виброметров для одновременной регистрации сигнала в разных точках или в разных плоскостях (McNett et al., 2006). Кроме того, луч невысокой интенсивности не оказывает заметного воздействия на кутикулу, в связи с чем лазерный виброметр можно использовать для регистрации колебаний тела живых насекомых. В связи с этим данный прибор не имеет альтернативы при регистрации колебаний субстрата или кутикулярных структур, например элементов звукового аппарата, в биофизических, физиологических и этологических исследованиях.

Основным недостатком лазерных виброметров, включая самые простые модификации, явля-

ется их чрезвычайно высокая стоимость. Кроме того, несмотря на наличие портативных моделей, использование этих приборов в полевых условиях достаточно затруднительно. При этом в большинстве случаев на колеблющуюся поверхность необходимо наклеивать светоотражающую фольгу или наносить специальную краску, что не всегда возможно при работе с живыми объектами.

Таким образом, выбор метода регистрации сигналов определяется стоящими перед исследователем задачами. Для широкомасштабных сравнительных исследований структуры сигналов (например, в систематике комплексов криптических видов) наиболее удобной является портативная установка на основе пьезокристаллического адаптера; она с легкостью позволяет получать высококачественные записи как в полевых, так и в лабораторных условиях. При изучении закономерностей распространения колебаний в субстрате, особенностей работы звукового аппарата, а также поведения насекомых единственным вариантом, как правило, является использование лазерной виброметрии.

Наконец, некоторые исследователи до сих пор регистрируют сигналы мелких насекомых при помощи микрофона (например, Бенедиктов, 2015а; Kerchev, 2020). Это позволяет изучить их амплитудно-временную структуру, хотя и дает весьма искаженное представление о частотном спектре сигналов, воспринимаемых виброрецепторами.

Зависимость типа коммуникации от размера насекомых

Процессы генерации и распространения звукового сигнала подчиняются определенным физическим закономерностям. С одной стороны, чем ниже частота звука, тем более крупная колеблющаяся структура нужна для генерации колебаний заданной амплитуды. С другой — чем выше частота звука, тем сильнее его затухание, как непосредственно в процессе распространения в воздушной среде, так и при прохождении через препятствия — заросли растительности и т.п. (Bennet-Clark, 1998; Cocroft, De Luca, 2006).

Первая закономерность проявляется в том, что мелкие животные издают звуки с более высокой несущей частотой; в этом легко убедиться, сравнив звуки крупных и мелких млекопитающих или птиц разных размеров. Поскольку насекомые принадлежат к числу мелких организмов, их звуковые сигналы характеризуются высокой несущей частотой, а у многих видов значительно заходят в область ультразвука.

Проявление второй закономерности заключается в том, что насекомые часто издают сигналы с минимальной допустимой для их размеров часто-

той, чтобы по возможности увеличить дальность коммуникации. Дальнейшее уменьшение размеров тела теоретически должно было бы привести к переходу звуковой коммуникации в область глубокого ультразвука и, как следствие, к сокращению расстояния, на котором возможно восприятие сигнала. Поэтому для мелких насекомых использование звуковой коммуникации невозможно по чисто физическим причинам.

Генерация низкочастотных колебаний в твердых субстратах, в первую очередь, в стеблях и листьях растений, не требует высоких энергетических затрат. Поэтому даже для насекомых размером 1–1.5 мм возможность вибрационной коммуникации сохраняется. При этом следует помнить, что организмы большого размера, в том числе и наиболее крупные из насекомых, обладая потенциальной или реальной способностью издавать звуки, не лишаются возможности генерировать вибрационные сигналы. Поэтому, если звуковые сигналы издают лишь формы крупного и среднего размера, то вибрационная коммуникация доступна как наиболее крупным представителям класса насекомых, так и довольно мелким.

Вибрационная коммуникация в разных отрядах насекомых

Число частных работ, содержащих описание вибрационных сигналов и связанного с ними поведения представителей той или иной группы, невероятно велико. Поэтому, описывая разнообразие таксонов, в которых обнаружена вибрационная коммуникация, мы в большинстве случаев ограничимся уровнем отрядов (реже семейств) и ссылками на немногие работы общего характера; приведенные ниже данные суммированы в табл. 1.

В доступной литературе не удалось найти сведений о вибрационной коммуникации первично-бескрылых насекомых (Archaeognatha и Zygentoma), а также стрекоз (Odonata) и поденок (Ephemeroptera). Среди ортоптероидов в широком понимании вибрационная коммуникация пока не обнаружена у Zoraptera, ухверток (Dermaptera), Grylloblattodea, богомолы (Mantoptera) и палочников (Phasmatodea). Несмотря на это, они, по всей вероятности, обладают способностью воспринимать колебания субстрата. Например, у палочников в голених имеются виброрецепторы — хордональные органы трех типов, насчитывающие в общей сложности около 70 сколопидиальных сенсилл и обладающие максимальной чувствительностью в диапазоне 500–1000 Гц (Strauss, Lakes-Harlan, 2017).

О способности веснянок (Plecoptera) издавать акустические сигналы стало известно в середине XIX века. К настоящему времени изучены сигналы около 150 видов обитающего в северном полу-

Таблица 1. Вибрационная коммуникация в разных таксонах насекомых

Таксон	Механизм генерации сигнала	Функциональные типы сигналов	Основные литературные источники
Plecoptera	Удары или трение брюшка о субстрат, тремуляция	Сигналы, связанные с размножением	Stewart, 2001; Stewart, Sundberg, 2006
Embioptera	Тремуляция, резкие движения тела, подергивание паутины	Сигналы при охране потомства, сигналы, связанные с размножением	Proaño et al., 2012; Dejan et al., 2013
Blattoptera	Тремуляция	Сигналы, связанные с размножением	Schal et al., 1984; Bell et al., 2007
Isoptera	Тремуляция, удары о субстрат	Сигналы тревоги	Hunt, Richard, 2013; Bagnères, Hanus, 2015; Hager et al., 2019
Mantophasmatodea	Удары о субстрат	Сигналы, связанные с размножением, конкурентные сигналы	Eberhard, Picker, 2008, 2019; Eberhard, Eberhard, 2015
Orthoptera, Rhabdophoridae	Тремуляция	Сигналы, связанные с размножением	Stritih, Čokl, 2012
Orthoptera, Tettigoniidae	Тремуляция, быстрые движения крыльев, удары брюшка о субстрат, возможно, попеременное сокращение мышц-антагонистов	Сигналы, связанные с размножением	Morris et al., 1994; Morris, De Luca, 1998; Caldwell, 2014; Korsunovskaya et al., 2020
Orthoptera, Bradyporidae	Тремуляция	Сигналы, связанные с размножением	Busnel et al., 2019
Orthoptera: Stenopelmatidae, Anostostomatidae	Удары о субстрат, тремуляция, стридуляция	Сигналы, связанные с размножением, конкурентные сигналы	Gwynne, 2004; McVean, Field, 2009; Howard et al., 2018
Orthoptera, Tetrigidae	Попеременное сокращение мышц-антагонистов	Сигналы, связанные с размножением	Бенедиктов, 1998; Benediktov et al., 2020
Orthoptera, Trydactylidae	Удары о субстрат, стридуляция	Конкурентные сигналы	Бенедиктов, 2012
Orthoptera, Eumastacidae	Тремуляция, стридуляция,	Сигналы, связанные с размножением, конкурентные сигналы	Бенедиктов, 2008
Psocoptera	Удары о субстрат, возможно, стридуляция	Сигналы, связанные с размножением	Pearman, 1928
Homoptera, Auchenorrhyncha	Тимбалы, возможно, стридуляция	Сигналы, связанные с размножением, конкурентные сигналы	Ossiannilsson, 1949; Ichikawa, Ishii, 1974; Claridge et al., 1999; Tishechkin, 2000, 2000a, 2003, 2003a
Homoptera, Coleorrhyncha	Предположительно, тимбалы	Функции не изучены	Hoch et al., 2006
Homoptera, Psyllinea	Стридуляция	Сигналы, связанные с размножением	Tishechkin, 2006; Тишечкин, 2007, 2007a; Liao et al., 2019
Homoptera, Aleyrodinea	Тремуляция, хлопки крыльями, резкие движения тела, удары антеннами по субстрату	Сигналы, связанные с размножением	Kanmiya, 1996, 2006

Таблица 1. Окончание

Таксон	Механизм генерации сигнала	Функциональные типы сигналов	Основные литературные источники
Heteroptera	Удары о субстрат, колебания крыльев, тремуляция, стридуляция, тимбалы	Сигналы, связанные с размножением, конкурентные сигналы	Gogala, 2006; Čokl et al., 2019
Siphonaptera	Возможно, стридуляция	Сигналы не зарегистрированы	Smit, 1981
Megaloptera	Тремуляция, удары о субстрат	Сигналы, связанные с размножением	Henry, 2006
Raphidioptera	Тремуляция, хлопки крыльями	Сигналы, связанные с размножением	Henry, 2006
Neuroptera	Хлопки крыльев, удары о субстрат, тремуляция, возможно, стридуляция	Сигналы, связанные с размножением	Henry, 2006
Coleoptera	Стридуляция, тремуляция, колебания крыльев, удары о субстрат	Сигналы, связанные с размножением, конкурентные сигналы, сигналы при взаимодействии имаго и личинок, сигналы протеста, акустическая мимикрия	Schuster, 1983; Wessel, 2006; Kasper, Hirschberger, 2006; Di Giulio et al., 2014, 2015; Бенедиктов, 2015a; Шестаков, Каспарсон, 2019; Hofstetter et al., 2019; Kerchev, 2020
Trichoptera	Удары или трение брюшка о субстрат, удары крыльев, тремуляция	Сигналы, связанные с размножением, конкурентные сигналы	Иванов, 1994
Lepidoptera (только личинки)	Резкие движения тела, стридуляция	Конкурентные сигналы, акустическая мимикрия	Yack et al., 2001; Fletcher et al., 2005; Barbero et al., 2009; Scott et al., 2010; Sala et al., 2014; Riva et al., 2017; Casacci et al., 2019
Mecoptera	Тремуляция, взмахи крыльев	Сигналы, связанные с размножением	Rupprecht, 1974; Hartbauer et al., 2015
Diptera	Взмахи крыльев, сокращение мышц грудного отдела, тремуляция	Сигналы, связанные с размножением	Kanmiya, 2006a
Hymenoptera	Стридуляция, удары о субстрат, тремуляция	Агрегационные сигналы, сигналы, несущие информацию о статусе особи в колонии, сигналы тревоги, сигналы при взаимодействии имаго и личинок, сигналы, связанные с размножением	Suryanarayanan et al., 2011; Hunt, Richard, 2013; Hrnčir, Barth, 2014; Conrad, Ayasse, 2015, 2019; Krausa et al., 2017; Pepicciello et al., 2018

шарии подотряда Arctoperlaria; в то же время, у населяющих южное полушарие представителей подотряда Antarctoperlaria, несмотря на специальные исследования, вибрационная коммуникация не обнаружена (Stewart, 2001; Stewart, Sundberg, 2006). Веснянки могут издавать сигналами, ударяя или потирая концом брюшка о субстрат, а также с помощью тремуляции – вибрации телом без ударных контактов с поверхностью, на которой находится насекомое. Коммуникация у них двусторонняя: готовый к копуляции самец спонтанно издает призывные сигналы, рецептив-

лы, ударяя или потирая концом брюшка о субстрат, а также с помощью тремуляции – вибрации телом без ударных контактов с поверхностью, на которой находится насекомое. Коммуникация у них двусторонняя: готовый к копуляции самец спонтанно издает призывные сигналы, рецептив-

ная самка отвечает ему, и в ходе этой переключки партнеры находят друг друга. При этом у одних видов такой дуэт включает сигналы двух типов (спонтанный призыв самца и ответ самки), у других — сигналы трех типов (спонтанный призыв самца, ответ самки, ответ самца). Сигналы самцов обычно имеют более сложный амплитудно-временной рисунок, чем у самок, т.к. они несут информацию о его видовой принадлежности.

У двух неотропических видов колониальных эмбий из семейства Clothodidae (Embioptera) самки, охраняющие кладки яиц, реагируют на приближение других насекомых, в т.ч. особей своего вида, издавая вибрационные сигналы при помощи тремюляции или коротких резких рывков, а также дергая сплетенное ими укрытие из паутины, под которым располагается колония. У одного из видов самцы издают вибрационные сигналы, ухаживая за самкой (Proaño et al., 2012; Dejan et al., 2013).

Изучение вибрационной коммуникации тараканов (Blattoptera) с помощью вибродатчиков не проводили. Отдельные сообщения о том, что некоторые виды вибрируют частями тела при ухаживании за самкой или при конкурентных взаимодействиях, суммированы в общих работах по этой группе. В них же имеются данные о способности тараканов воспринимать колебания субстрата при помощи субгенуальных органов (Schal et al., 1984; Bell et al., 2007: pp. 152–153).

Близкие к тараканам термиты (Isoptera), напротив, изучены в этом плане достаточно подробно; приведенные здесь сведения изложены, главным образом, по трем обзорным работам (Hunt, Richard, 2013; Bagnères, Hanus, 2015; Hager et al., 2019). В отличие от общественных перепончатокрылых, в жизни термитов зрение играет сравнительно небольшую роль, поэтому в основе их внутри- и межвидовых взаимодействий лежат химические стимулы. Тем не менее, как и тараканы, термиты способны воспринимать колебания субстрата при помощи субгенуальных органов и реагируют на них, повышая двигательную активность или демонстрируя иные признаки беспокойства. Термиты способны издавать вибрационные сигналы при помощи тремюляции, ударов о субстрат, а также ориентируются по колебаниям, возникающим при грызении древесины.

Наиболее распространены у термитов сигналы тревоги, издаваемые при опасности, например при нападении на гнездо или его повреждении. Для человеческого уха они звучат как барабанная дробь и их назначение верно определили уже первые исследователи, столкнувшиеся с этим явлением в конце XVIII века. Поскольку радиус распространения вибрационных сигналов невелик по сравнению с размерами термитников и окружающих их фуражировочных ходов и галерей, на-

секомые, услышавшие сигнал тревоги, тоже начинают барабанить по субстрату; такая многократная передача информации от особи к особи позволяет быстро оповестить об опасности все население гнезда. Представители разных каст могут реагировать на эти сигналы по-разному: солдаты устремляются к источнику беспокойства, в то время как рабочие начинают перемещаться в противоположном направлении. У некоторых видов коммуникация при опасности бимодальная: издавая вибрационные сигналы, они одновременно выделяют феромон тревоги. У одного из видов описаны сигналы, которые издает особь, загрязненная спорами патогенных грибов; интактные особи реагируют на них, стараясь не приближаться к зараженному собрату.

Помимо сигналов в узком понимании, специализированных для передачи информации другим особям, термиты также ориентируются по колебаниям, генерируемым ими самими или другими насекомыми в процессе механической активности. Живущие в сравнительно небольших кусках дерева виды рода *Cryptotermes* Banks 1906 (Isoptera, Kalotermitidae), грызя древесину, способны по возникающим при этом колебаниям оценивать размеры заселенного ими фрагмента, т.е. запаса пищи. Если фрагмент невелик, доля рабочих особей, развивающихся до состояния неотенической репродуктивной формы, в семье увеличивается. Сигналы, возникающие при питании, могут выполнять и агрегационную функцию, препятствуя распаду колонии. Кроме того, один из видов *Cryptotermes* способен по вибрационным сигналам обнаруживать присутствие в субстрате конкурирующего вида семейства Rhinotermitidae, образующего гораздо более крупные семьи, и избегать столкновений с ним.

Достаточно полно изучена вибрационная коммуникация у представителей недавно описанного небольшого отряда Mantophasmatodea, включающего 21 рецентный вид. К настоящему времени описаны сигналы 13 из них (Eberhard, Picker, 2008, 2019; Eberhard et al., 2010; Eberhard, Eberhard, 2015). Особи обоих полов Mantophasmatodea продуцируют сигналы, ударяя концом брюшка о субстрат. У самцов сигналы имеют более сложную структуру, чем у самок; самцы могут петь спонтанно, самки — только в ответ на сигнал конспецифического самца. Несмотря на то, что большинство изученных видов аллопатрично, их сигналы четко различаются по временному рисунку. Как у самцов, так и у самок во всех парах ног обнаружены сколопидиальные органы, максимум чувствительности которых совпадает с диапазоном доминирующих частот сигналов.

Парадоксальная ситуация наблюдается в отряде прямокрылых (Orthoptera). На первый взгляд, создается впечатление, что эта группа избрала

альтернативный по сравнению с большинством других насекомых путь, используя вместо вибрационных сигналов звуковые. Тем не менее практически во всех семействах прямокрылых существуют виды, использующие вибрационную коммуникацию (Stritih, Čokl, 2014). При этом вибрационные сигналы могут издаваться как мелкие, так и крупные формы, относящиеся к числу гигантов мира насекомых и теоретически способные к звуковой коммуникации.

Например, у представителей семейства Rhabdophoridae были зарегистрированы издаваемые как до, так и после копуляции вибрационные сигналы с максимумом энергии в диапазоне до 300–500 Гц (Stritih, Čokl, 2012). Авторы цитируемой работы полагают, что вибрационная коммуникация представляет собой у длинноусых прямокрылых (Orthoptera, Ensifera) апоморфное состояние, а звуковая возникла позднее лишь в некоторых таксонах. Вместе с тем, некоторые тропические Tettigoniidae, по-видимому, вторично перешли от звуковой коммуникации к вибрационной, чтобы избежать демаскирующего эффекта звуков и пресса хищников (Morris et al., 1994). Для восприятия вибрационных сигналов у Rhabdophoridae служат вибросенситивные субгенуальные органы (Strauss et al., 2014).

Крупные бескрылые новозеландские прямокрылые из семейств Stenopelmatidae и Anostomatidae, известные под сборным местным названием “weta”, издают вибрационные сигналы, ударяя брюшком по субстрату (Gwynne, 2004), используя тремуляцию (Howard et al., 2018) или стридулируя задними ногами по боковым поверхностям брюшка (McVean, Field, 2009). У одних видов сигналы служат для привлечения особей противоположного пола (Gwynne, 2004), у других, по-видимому, не связаны с поведением ухаживания и издаются при конкурентных взаимодействиях (Howard et al., 2018). У одного из видов Anostomatidae подробно описан сложно устроенный сенсорный тибиальный орган, предназначенный для восприятия вибраций (Strauss et al., 2017).

Детальное исследование биологии и акустической коммуникации двух видов Phyllophorinae (Orthoptera, Tettigoniidae) было недавно проведено Корсуновской с соавторами (Korsunovskaya et al., 2020). Представители этого подсемейства достигают весьма крупных размеров: размах крыльев одного из изученных видов составляет около 25 см. Оказалось, что, помимо звуков, продуцируемых при помощи стридуляции, Phyllophorinae способны издавать вибрационные сигналы за счет тремуляции, быстрых движений крыльев, ударов брюшка о субстрат и сокращения мышц-антагонистов; последний механизм был описан также у Tetrigidae (Benediktov et al., 2020).

Среди короткоусых прямокрылых вибрационная коммуникация известна у Tetrigidae (Бенедиктов, 1998; Benediktov et al., 2020), Trydactylidae (Бенедиктов, 2012) и Eumastacidae (Бенедиктов, 2008). Показано, что Tetrigidae издают вибрационные сигналы за счет сокращения мускулатуры средних ног, что не сопровождается видимыми движениями ноги (Benediktov et al., 2020). Также имеются указания на наличие вибрационной коммуникации в некоторых таксонах Acrididae (например, Бенедиктов, 2015), но не исключено, что движения, при которых генерируются вибрационные сигналы, служат для насекомых зрительным стимулом, а колебания субстрата представляют лишь побочный эффект механической активности.

О способности сеноедов (Psocoptera) издавать характерные тикающие звуки было известно с давних пор; вероятно, именно по этой причине один из наиболее обычных синантропных представителей этого отряда получил название *Trogium pulsatorium* (Linnaeus 1758) (Psocoptera, Trogiidae). На вентральной поверхности концевой части брюшка у этого вида имеется выступ, которым он ударяет о субстрат (Pearman, 1928). Этот же автор описал стридуляционные (коксальные) органы на внутренней поверхности тазиков у ряда видов; в англоязычной литературе они получили название “Pearman’s organs” по имени их первооткрывателя. Однако все более поздние источники ссылаются на эту работу, а выполненные на современном уровне описания сигналов сеноедов, сопровождающиеся осциллограммами или спектрограммами, нам неизвестны. Данных о вибрационной коммуникации у паразитических форм (пухоедов и вшей), включаемых в настоящее время в отряд сеноедов, в доступных источниках также найти не удалось.

В надотряде хоботных насекомых (Rhynchota), который мы здесь традиционно рассматриваем в составе двух отрядов (Homoptera и Hemiptera), вибрационная коммуникация известна во всех группах, за исключением тлей (Aphidinea) и червецов (Coccinea).

О том, что мелкие цикадовые (Homoptera, Auchenorrhyncha) способны издавать акустические сигналы, стало широко известно после выхода в свет монографии Оссианнильссона (Ossiannilsson, 1949), хотя отдельные сообщения об этом появлялись и ранее. Тот факт, что эти насекомые воспринимают именно вибрационный, а не звуковой компонент сигнала, был экспериментально доказан 25 лет спустя японскими авторами (Ichikawa, Ishii, 1974). В настоящее время в литературе имеются описания сигналов сотен видов мелких цикадовых не менее чем из 15 семейств; в качестве примера сошлемся на четыре наши работы, где приведены осциллограммы

сигналов более 250 видов (Tishechkin, 2000, 2000a, 2003, 2003a). Нужно отметить, что даже относящиеся к одному надсемейству с певчими цикадами (Homoptera, Auchenorrhyncha, Cicadidae) и внешне схожие с ними примитивные австралийские Tettigarctidae (Homoptera, Auchenorrhyncha) издают не звуковые, а вибрационные сигналы (Claridge et al., 1999). Таким образом, Cicadidae в плане коммуникации представляют собой среди Auchenorrhyncha крайне своеобразную специализированную группу.

Еще Оссианнильссон (Ossiannilsson, 1949) показал, что звуковой аппарат мелких цикадовых гомологичен таковому певчих цикад и представляет собой тимбалы – упругие склериты, прогибающиеся при сокращении прикрепленных к ним мышц. В результате быстрого прогиба генерируется щелчок; усиленные параллельными утолщениями так называемые ребристые тимбалы при одном сокращении мышцы прогибаются в несколько этапов, генерируя серию щелчков. Кроме этого, цикадовые могут во время пения ритмично хлопать крыльями или вибрировать брюшком, модулируя амплитуду колебаний. Такой звуковой аппарат позволяет им издавать чрезвычайно сложные многокомпонентные сигналы, по уровню ритмической организации превосходящие песни большинства других насекомых.

Недавно у фулгориоидных цикадовых (Homoptera, Auchenorrhyncha, Fulgoroidea) был подробно исследован и описан так называемый “щелкающий орган” (“snapping organ”), который авторы назвали новым типом звукового аппарата у цикадовых, противопоставив его тимбальному (Davragoglou et al., 2019). Международная группа специалистов в области виброакустики насекомых выступила против такой интерпретации данных, утверждая, что описанный механизм представляет собой одну из модификаций тимбального аппарата (Hoch et al., 2019). Позже тот же автор с коллегами подробно изучил описанные еще в начале XX века (Kirkaldy, 1907) так называемые стридуляционные органы, имеющиеся на крыльях у некоторых представителей сем. Derbidae (Homoptera, Auchenorrhyncha, Fulgoroidea) (Davragoglou et al., 2019a). Нужно, однако, пояснить, что способность Derbidae издавать с помощью этих органов вибрационные сигналы экспериментально не проверена; три вида рода *Cedusa* Fowler 1904 – единственные представители Derbidae, сигналы которых были исследованы, – во время пения не совершают движений крыльями (Tishechkin, 2008).

Также вибрационные сигналы были зарегистрированы у одного из видов Peloridiidae – единственного рецентного семейства реликтовой группы Coleorrhyncha (Homoptera), распространенной ныне только во внутропических областях южного полушария (Hoch et al., 2006). Судя по

форме колебаний, авторы предполагают, что Peloridiidae обладают тимбальным механизмом, но пока это не подтверждено морфологическими исследованиями.

Двусторонняя вибрационная коммуникация существует и у листоблошек (Homoptera, Psyllinea). Готовый к спариванию самец спонтанно издает призывные сигналы, рецептивная самка отвечает на них; в ходе этой переключки партнеры находят друг друга (Tishechkin, 2006; Тишечкин, 2007, 2007a). В отличие от цикадовых, звуковой аппарат у листоблошек стридуляционного типа; при издании сигнала насекомое, держа крылья, как в позе покоя, быстро двигает ими в почти вертикальной плоскости. Изучение звукового аппарата 14 видов листоблошек из трех семейств при помощи СЭМ позволило предположить, что они проводят анальными жилками крыльев по зазубренным аксиллярным тягам на мезо- и метаскутеллуме (Tishechkin, 2006a). Недавно китайские авторы провели серию экспериментов для проверки всех возможных гипотез о механизмах работы звукового аппарата листоблошек и пришли к выводу, что сигналы генерируются при трении анального края переднего крыла об аксиллярные тяжи (предположение, ранее высказанное нами) или при трении аксиллярных склеритов передних крыльев о среднегрудь (Liao et al., 2019).

Близкие к листоблошкам белокрылки (Homoptera, Aleyrodinea) издают сигналы при помощи вибрации брюшка и хлопков крыльев; также на определенных стадиях ухаживания за самкой самец может совершать резкие движения всем телом или барабанить по субстрату антеннами (Kanmiya, 1996, 2006). Как и у большинства других хоботных насекомых, коммуникация у белокрылок двусторонняя: самец спонтанно издает призывные сигналы, конспецифическая рецептивная самка отвечает на них, и в ходе этой переключки партнеры находят друг друга.

Клопы (Heteroptera) относятся к числу наиболее полно изученных в плане вибрационной коммуникации таксонов. Литература по этому вопросу весьма обширна, что заставляет ограничиться, главным образом, ссылками на недавние обзорные работы (Gogala, 2006; Čokl et al., 2019).

Основными объектами биоакустических исследований в этой группе традиционно являются клопы-щитники (надсемейство Pentatomoidea), однако вибрационные сигналы описаны и у представителей многих других семейств наземных клопов, например Coreidae (Шестаков, 2009), Rhopalidae (Zych et al., 2012), Pyrrhocoridae (Бенедиктов, 2007), Reduviidae (Lazzari et al., 2006) и т.д.; есть все основания полагать, что список таких семейств будет расширяться. Коммуникация при помощи волн, распространяющихся по поверхности или в толще воды, описана у многих вод-

ных полужесткокрылых, но колебания в жидкостях мы в данном обзоре не рассматриваем.

Клопы могут издавать вибрационные сигналы при помощи ударов брюшка о субстрат, колебаний крыльев, тремулации или при использовании специализированных стридуляционных и тимбальных механизмов. Для восприятия колебаний служат хордотональные органы в ногах, хотя не исключено участие в этом процессе и антенн.

В отличие от многих других насекомых, у клопов коммуникация бимодальная: наряду с вибрационными сигналами они используют химические стимулы (Šokl et al., 2019). Для коммуникации на больших расстояниях служат половые или агрегационные феромоны; первые привлекают только особей противоположного пола, вторые — особей обоих полов и иногда даже личинок. Оказавшись на одном субстрате, насекомые начинают издавать вибрационные сигналы, предназначенные для привлечения конспецифических особей. После встречи партнеры в процессе ухаживания используют как вибрационные, так и химические сигналы; значительную роль в этом процессе, по видимому, играют также тактильные и зрительные стимулы.

Данные о наличии вибрационной коммуникации в отряде Thysanoptera нам неизвестны.

Среди насекомых с полным превращением вибрационная коммуникация пока не обнаружена только у веерокрылых (Strepsiptera) и блох (Siphonaptera), хотя у последних описан потенциальный стридуляционный аппарат (Smit, 1981). Во всех остальных отрядах хотя бы часть представителей обладает способностью издавать вибрационные сигналы.

В надотряде сетчатокрылообразных (Neuropteroidea) связанная с репродуктивным поведением вибрационная коммуникация описана в обоих семействах Megaloptera, в обоих семействах Raphidioptera и в пяти семействах подотряда Neurobiiformia отряда Neuroptera. Планомерное исследование вибрационной коммуникации сетчатокрылых на протяжении нескольких десятилетий проводит Ч. Генри с соавторами; приведенные здесь данные взяты преимущественно из его обзорной работы (Henry, 2006). Сетчатокрылообразные издают сигналы при помощи хлопков крыльев, ударов о субстрат и вибрации брюшка. Кроме того, у некоторых златоглазок (Neuroptera, Chrysopidae) описаны стридуляционные органы, но их назначение экспериментально не подтверждено.

Несмотря на отсутствие специализированных вибрационных органов, сигналы Chrysopidae отличаются высокой сложностью амплитудно-временного рисунка; при издавании таких сигналов брюшко насекомого колеблется за счет одновре-

менной работы двух и более нервно-мышечных элементов, генерирующих колебания разной частоты (Henry, Wells, 2015). Структура сигналов златоглазок строго видоспецифична, что позволяет использовать акустический анализ для различения криптических видов. Также проводятся исследования роли сигналов в процессе видообразования в этой группе.

О способности жуков (Coleoptera) издавать акустические сигналы было известно с давних времен: достаточно вспомнить характерное скрипение взятого в руки жука-усача (Coleoptera, Cerambycidae) или тикающие звуки, издаваемые точильщиками (Coleoptera, Anobiidae). К настоящему времени стридуляционные органы описаны у представителей порядка 30 семейств жесткокрылых; разнообразие их чрезвычайно велико и свидетельствует о том, что стридуляционный аппарат возник у них многократно и независимо (Wessel, 2006). Например, у мирмекофильных жуков трибы Paussini (Coleoptera, Carabidae) описано три типа стридуляционных аппаратов, различающихся по расположению ребристой части (pars stridens) и скребущего по ней выступа (plectrum) (Di Giulio et al., 2014). Кроме того, некоторые жесткокрылые могут издавать сигналы при вибрации брюшка или крыльев и при ударах головой или брюшком о субстрат (Шестаков, Каспарсон, 2019).

В то же время, этологические исследования и выполненные на современном уровне описания сигналов жуков не столь многочисленны, поэтому в большинстве семейств наличие вибрационной коммуникации весьма вероятно, но до сих пор экспериментально не подтверждено. Кроме того, звуки, издаваемые многими жуками при опасности, можно отнести к разряду коммуникационных сигналов лишь с некоторой долей условности, поскольку конспецифические особи на них не реагируют. В частности, на примере одного вида полусоциальных жуков семейства Passalidae (Coleoptera) было показано, что вороны более охотно атакуют особей, искусственно лишенных способности стридулировать, и быстрее поедают их; при этом сигналы тревоги не вызывали выраженной реакции у других членов колонии (Buchler et al., 1981).

Видоспецифические коммуникационные сигналы, издаваемые при репродуктивном поведении, описаны в семействе Scarabaeidae (Kasper, Hirschberger, 2006), в надсемействах Chrysomeloidea (Schmitt, Traue, 1990), Curculionoidea (например, Шестаков, Каспарсон, 2019; Hofstetter et al., 2019; Kerchev, 2020) и в некоторых других группах. При этом, известно, что у короедов коммуникация бимодальная: наряду с вибрационными сигналами они используют феромоны (напри-

мер, Liu et al., 2017); здесь усматривается аналогия с некоторыми таксонами клопов.

Наиболее богатый набор функциональных типов сигналов описан у представителей семейства Passalidae; он включает сигналы, связанные с размножением, с конкурентными взаимодействиями, издаваемые при беспокойстве, а также издаваемые одиночными особями, не демонстрирующими определенного типа активности (Schuster, 1983). Кроме того, в этом семействе способностью издавать акустические сигналы обладают и личинки (Reyes-Castillo, Jarman, 1980).

Недавно было показано, что один из видов Paussini (Coleoptera, Carabidae) способен к акустической мимикрии: он имитирует сигналы муравьев, в гнездах которых паразитирует. При этом он издает сигналы трех типов, сходные с сигналами рабочих особей, солдат и царицы; последнее позволяет ему пользоваться всеми ресурсами муравьиной семьи наравне с маткой. Вероятно, именно поэтому муравьи не проявляют агрессии даже при нападении жуков на взрослых членов колонии и личинок (Di Giulio et al., 2015).

Личинки некоторых видов усачей (Coleoptera, Cerambycidae) издают сигналы при конкурентных взаимодействиях (Бенедиктов, 2015а); автор цитируемой работы называет их звуковыми, хотя отсутствие слуховых органов у личинок заставляет предположить, что они воспринимают вибрационные, а не звуковые колебания. У *Monochamus urussovi* (Fischer-Waldheim 1806) сигналы представляют собой серии пульсов с видоспецифической структурой. Одиночная личинка периодически издает отдельные серии (территориальный сигнал), в ответ на сигнал другой особи она начинает издавать их попарно (сигнал агрессии). Предполагается, что акустическая коммуникация способствует более равномерному распределению личинок под корой и избеганию физических контактов, которые могут заканчиваться гибелью одной из особей.

Широкомасштабное сравнительное исследование вибрационных сигналов ручейников (Trichoptera) было проведено Ивановым (1994), зарегистрировавшим сигналы представителей 13 семейств. Оказалось, что ручейники могут продуцировать их при ударах брюшка или крыльев или при трении брюшка о субстрат, а также с помощью тремулации. Система коммуникации включает сигналы нескольких функциональных типов, связанные с размножением или с конкурентными взаимодействиями. Кроме вибрационных сигналов, ручейники осуществляют поиск полового партнера при помощи феромонной коммуникации и зрительных стимулов, а также при роении. Автор цитируемой работы предполагает, что вибрационная коммуникация представляет у ручейников архаичный механизм, который

в ходе эволюции постепенно редуцируется, сменяясь более прогрессивными вариантами, в частности роением.

У близких к ручейникам, но эволюционно более продвинутых чешуекрылых (Lepidoptera) имаго при репродуктивном поведении используют химические и визуальные стимулы. Однако у личинок (гусениц) ряда видов описаны вибрационные сигналы.

У гусениц, строящих укрытия из свернутого листа, скрепленного паутиной, они связаны с конкурентными взаимодействиями (Yack et al., 2001; Fletcher et al., 2006; Scott et al., 2010). Особь, строящая или уже построившая укрытие, воспринимает колебания, вызванные приближением других гусениц своего вида, и издает сигналы, заставляя пришельца покинуть занятый ею лист. При этом гусеницы способны отличать колебания, вызванные движениями конкурента, от шумов, возникающих при дожде или ветре, при питании, т.е. грызении листа, а также при перемещении хищников – клопов семейства Pentatomidae (Hemiptera) (Guedes et al., 2012).

Сравнительный анализ поведения гусениц разных видов позволил предположить, что при генерации сигналов они производят движения, сходные с совершаемыми при конфликте двух особей. Таким образом, издавание конкурентных сигналов представляет собой “безопасную” и, следовательно, более выгодную для вида в целом альтернативу физическому контакту, который может повлечь за собой увечье или гибель особи (Scott et al., 2010). Напомним, что аналогичный вариант конкурентных взаимодействий наблюдается у живущих в древесине личинок жуков-усачей.

Кроме того, паразитирующие в гнездах муравьев гусеницы голубянок (Lepidoptera, Lycaenidae), как и упомянутые выше жуки трибы Paussini, способны имитировать акустические сигналы своих хозяев. Из примерно 6000 известных видов Lycaenidae около 75% относятся к числу мирмекофилов, поэтому не исключено, что способностью издавать сигналы обладает подавляющее большинство представителей данного семейства (Riva et al., 2017). В одних таксонах голубянок близкого сходства между сигналами определенного вида и его специфического хозяина не наблюдается. Это позволяет предположить, что в таких случаях основную роль при адаптации гусениц в муравьиной семье играет имитация химических стимулов (DeVries et al., 1993). У других видов взаимодействия с муравьями, по-видимому, основываются преимущественно на акустической мимикрии, а значение хеморецепции в этом процессе не столь велико (Barbero et al., 2009; Casacci et al., 2019).

На первых стадиях развития гусеницы голубянок свободно живут и питаются на своих кормовых растениях; в более позднем возрасте они проникают в муравейник, где одни виды хищничают, поедая муравьиных личинок, а другие паразитируют, живя в выводковых камерах, где рабочие муравьи вскармливают их наравне с собственным потомством. Сравнение сигналов хищного и паразитического видов на этапе проникновения в муравейник и после поселения в нем показало, что их акустические стратегии заметно различаются (Sala et al., 2014). В целом, гусеницы обоих видов имитируют сигналы муравьиной матки; это позволяет им успешно проникнуть в гнездо хозяина. В дальнейшем хищный вид держится в укрытиях, контактируя с муравьями только во время выходов за пищей, т.е. за муравьиными личинками. Поселившись в муравейнике, особи этого вида начинают издавать более тихие сигналы, чем в момент проникновения в муравейник; такие сигналы вызывают у муравьев сравнительно невысокий процент ответных реакций. Сигналы паразитического вида, напротив, становятся более громкими, и их привлекательность для муравьев существенно возрастает, за счет чего гусеница получает от рабочих такое же питание и уход, как и будущие матки.

В отряде Mecoptera вибрационная коммуникация описана у скорпионниц рода *Panorpa* Linnaeus 1758 (Mecoptera, Panorpidae). В процессе ухаживания насекомые взмахивают крыльями и вибрируют брюшком; показано, что именно вибрации стимулируют поисковую активность готовых к размножению особей (Rupprecht, 1974; Hartbauer et al., 2015).

Вибрационные сигналы, издаваемые в процессе ухаживания самца за самкой или при конкурентном поведении, описаны как для длинноусых, так и для короткоусых двукрылых (Diptera, Nematocera и Brachycera) (Kanmiya, 2006a). Насекомые издают эти сигналы при помощи крыльев, находясь в этот момент на субстрате, реже — за счет сокращения мышц грудного отдела или при вибрации брюшка. Амплитудно-временная структура сигналов у многих видов достаточно сложна и видоспецифична, что позволяет использовать акустические признаки в систематике для различения близких видов. Кроме того, у *Drosophilidae*, давно ставших модельными объектами генетических исследований, проводится изучение закономерностей наследования акустических признаков (Hoikkala, 2006).

В отличие от большинства других насекомых, субгенуальные органы, служащие для восприятия вибраций субстрата, у двукрылых неизвестны. При этом у особей обоих полов одного из видов *Chloropidae* на средних тазиках были описаны выросты, по-видимому, служащие для восприя-

тия колебаний при помощи средних ног; позднее аналогичные органы были обнаружены и у других двукрылых из групп *Acalyptratae* и *Calyptratae* (Kanmiya, 2006a).

Среди перепончатокрылых (Hymenoptera) вибрационная коммуникация наиболее подробно изучена у общественных видов, использующих сигналы для общения между особями в семье (Hunt, Richard, 2013). Сигналы взрослых особей, как правило, выполняют агрегационную функцию при фуражировке (Hrnčir, Barth, 2014) или при опасности, кроме того, они могут нести информацию о статусе индивидуума (матка или рабочая особь). Как уже говорилось выше, такие сигналы нередко представляют собой первостепенный стимул для других членов колонии. В частности, муравьи относятся к имитирующим их гнездовым паразитам как к матке, несмотря на то, что они внешне абсолютно несхожи с ней.

Сигналы складчатокрылых ос рода *Polistes* Latreille 1802 (Hymenoptera, Vespidae) вызывают ответные поведенческие реакции личинок (Pepicello et al., 2018) и даже могут оказывать влияние на их развитие: в зависимости от того, насколько часто самка издает сигналы, личинки развиваются в самок или рабочих особей (Suryanarayanan et al., 2011).

У одиночных пчел самец издает сигналы в процессе ухаживания за самкой. На примере видов рода *Osmia* Panzer 1806 (Hymenoptera, Apidae) было показано, что по издаваемым перед копуляцией сигналам самка не только определяет конспецифичность самца, но и способна оценить его качества как производителя. Кроме того, в некоторых случаях самки отвергают самцов из географически удаленных популяций, что, возможно, свидетельствует о существовании в этой группе криптических видов (Conrad, Ayasse, 2015, 2019).

Механизмы генерации сигналов у перепончатокрылых весьма разнообразны. Муравьи (Hymenoptera, Formicidae) обычно издают сигналы, ударяя головой или брюшком о субстрат или при помощи стридуляции (Roces et al., 1993), пчелы (Hymenoptera, Apidae) — за счет вибрации грудной мускулатуры (Hrnčir et al., 2006; Krausa et al., 2017), складчатокрылые осы барабанят антеннами по краю ячейки или вибрируют брюшком (Pepicello et al., 2018). Для восприятия вибраций субстрата у пчел служат субгенуальные органы (Hrnčir et al., 2006); по-видимому, это относится и ко всем другим перепончатокрылым.

Таким образом, можно смело утверждать, что виды, издающие и воспринимающие звуки, представляют собой в классе насекомых довольно редкое явление, а большинство представителей этой огромной группы использует для коммуникации вибрационные сигналы.

Любая механическая активность даже мелкого насекомого сопровождается колебаниями субстрата. С этим постоянно сталкивается энтомолог-виброакустик, записывающий сигналы своих объектов. Дождаясь, пока насекомые начнут петь, он непрерывно слышит в наушниках шумы, издаваемые ими при ходьбе, чистке покровов, питании и т.п.; при этом по амплитуде они вполне сравнимы с коммуникационными сигналами. В связи с этим насекомым, использующим вибрационную коммуникацию, вовсе не обязательно нужны для этого специализированные органы, поскольку любое движение (резкое сокращение мышц, хлопки крыльев, тремюляция, касание субстрата) позволяет генерировать вибрационные сигналы. Действительно, многие виды, использующие ударный или тремюляционный механизмы, не имеют для этого явных морфологических приспособлений. Безусловно, стридуляционные или тимбальные органы позволяют издавать сигналы с более сложным частотным или временным паттерном, но они представляют собой эволюционную вершину развития вибрационного аппарата и имеются далеко не во всех таксонах.

Судя по имеющимся данным, в конечностях практически всех насекомых существуют вибро-рецепторы, позволяющие воспринимать колебания субстрата, поэтому для восприятия коммуникационных вибрационных сигналов необходимы лишь небольшие адаптации сенсорного аппарата. В итоге, становление вибрационной коммуникации у насекомых, по всей видимости, не требует значительных эволюционных преобразований, что и обусловило ее многократное независимое возникновение во многих таксонах. При этом вибрационные сигналы издаются как мелкие насекомые, для которых этот вариант акустической коммуникации является единственным, так и крупные формы, которые потенциально способны к изданию звуков.

Бимодальная вибрационно-звуковая коммуникация насекомых

Издавание и восприятие звуков, т.е. колебаний, распространяющихся в воздушной среде, представляет собой у насекомых крайне специализированный вариант акустической коммуникации, независимо возникший у прямокрылых и певчих цикад. Однако появление слуховых органов вовсе не означает утрату способности воспринимать вибрации. Поскольку любое находящееся в воздушной среде и помещенное на твердый субстрат колеблющееся тело вызывает колебания как в воздухе, так и в субстрате, вибрационные сигналы насекомых, как уже говорилось, можно регистрировать при помощи чувствительного микрофона, а звуки — вибродатчиком. Вопрос, какую составляющую сигнала — вибрационную

или звуковую — воспринимает само насекомое, при этом остается открытым. Если речь идет о формах, лишенных слуховых органов, можно с уверенностью утверждать, что они воспринимают именно вибрации, хотя сигналы некоторых из них, например крупных Scarabaeidae (Coleoptera), воспринимаются человеческим ухом и по этой причине традиционно именуются звуками. Если же мы имеем дело с насекомыми, обладающими слуховыми органами, исключить или, наоборот, подтвердить наличие у них “вибрационного компонента” акустической коммуникации позволяют только специальные эксперименты.

Как правило, насекомые, обладающие вибрационной и звуковой коммуникацией, используют для издавания сигналов обоих типов один и тот же звуковой аппарат, однако некоторые виды издают сигналы разных модальностей при помощи разных механизмов.

Например, кузнечик *Tettigonia cantans* (Fuessli 1775) (Orthoptera, Tettigoniidae) при стридуляции генерирует звуковые и вибрационные сигналы. Рецептивная самка в поисках самца обычно ориентируется по звуку, но в эксперименте, когда локализация источника звука была затруднена, она предпочитала стебель растения, на который транслировали вибрационный компонент сигнала. Медведки (Orthoptera, Gryllotalpidae) также реагируют не только на звуки, но и на вибрации, распространяющиеся в почве (Caldwell, 2014).

Бимодальная коммуникация с использованием разных механизмов для издавания звуковых и вибрационных сигналов описана у кузнечиков из рода *Ephippiger* Berthold 1827 (Orthoptera, Bradypodidae) (Busnel et al., 2019). У изученных видов самец обычно поет, сидя на крупных растениях на высоте 0.5–1 м над землей. Как только самка, привлеченная его пением, касается растения, на котором находится самец, последний начинает поочередно издавать звуковые и тремюляционные сигналы; при этом он отличает шаги самки от колебаний, вызванных ветром или манипуляциями экспериментатора. Самка, находясь на одном растении с самцом, также может издавать тремюляционные сигналы.

Conocephalus nigropleurum (Bruner 1891) (Orthoptera, Tettigoniidae) наряду со звуковыми издает тремюляционные сигналы, которые являются одним из факторов, привлекающих самку (Morris, De Luca, 1998).

На примере одного из видов певчих цикад также было показано, что издавание звуков сопровождается колебаниями субстрата, причем частота звуковых и вибрационных колебаний практически одинакова (Stöltzing et al., 2002). Расположенные в ногах у этого вида вибро-рецепторы воспринимают колебания в широком диапазоне частот; настройки на частоту вибрационного компонен-

та призывного сигнала выявлено не было. Авторы предполагают, что виброрецепция у цикад может использоваться как при внутривидовой коммуникации, так и для обнаружения приближающихся хищников (Alt, Lakes-Harlan, 2018). Кроме того, известно, что многие цикады во время пения щелкают крыльями, причем в песне некоторых видов “крыловой” компонент по продолжительности не уступает “тимбальному”. Поскольку вибрационная составляющая щелчков имеет высокую амплитуду и способна распространяться по субстрату на значительные расстояния, было высказано предположение, что цикады, сочетающие в своей песне сигналы, издаваемые тимбалами и крыльями, способны одновременно использовать звуковой и вибрационный каналы связи (Gogala, Trillar, 2018).

В итоге на сегодняшний день экспериментальное подтверждение существования бимодальной, вибрационной и звуковой коммуникации имеется лишь для немногих видов насекомых, однако полученные данные позволяют предполагать, что это явление распространено среди прямокрылых и певчих цикад достаточно широко.

Особенности распространения колебаний в стеблях растений

Акустическая среда насекомых, использующих вибрационную коммуникацию, во многом отличается от привычной для человека. Физические закономерности распространения колебаний в стеблях растений были подробно изучены Михельсеном с соавторами (Michelsen et al., 1982); более поздние работы других авторов в основном подтвердили сделанные им выводы.

При распространении звука смещение частиц воздуха происходит параллельно направлению движения волны (рис. 2, 1). В стержнях, т.е. в более или менее однородных по толщине телах, длина которых многократно превышает ширину, колебания распространяются посредством так называемых изгибных волн, при которых смещение частей стержня происходит в направлении, перпендикулярном его оси (рис. 2, 2). Кроме того, колебания стебля редко происходят строго в одной плоскости. В отличие от однородного стержня в физических экспериментах, стебель растения, на котором находится поющее насекомое, обычно колеблется в нескольких плоскостях таким образом, что каждая его точка описывает эллипс или даже круг, в чем можно убедиться, регистрируя сигнал двумя перпендикулярно установленными лазерными виброметрами (McNett et al., 2006). При этом в твердых телах наблюдается повышенное по сравнению со звуком затухание высоких частот. Поэтому вибрационные сигналы насекомых обычно занимают диапазон с верхней границей не более 4–5 кГц (напомним,

что верхний порог восприятия человеческого уха составляет около 20 кГц).

Несмотря на то, что стебли растений, безусловно, можно отнести к категории стержней, их форма, масса, коэффициент упругости и прочие физические характеристики на протяжении длины крайне неоднородны за счет наличия разветвлений, листьев, плодов и т.п. Кроме того, побеги растений нередко соприкасаются друг с другом, что демпфирует колебания в точках соприкосновения. Поэтому каждый участок стебля имеет свои резонансные частоты и, наоборот, гасит колебания определенной частоты (рис. 2, 3). Иными словами, он представляет собой сложный фильтр, имеющий уникальную, причем крайне нелинейную частотную характеристику с присутствием лишь ей расположением максимумов и минимумов; снижение амплитуды сигнала при прохождении через такой фильтр в отдельных частотных полосах может достигать 30–40 Дб. В связи с этим сигналы одной и той же особи, издаваемые в разных точках на одном и том же растении, могут значительно различаться по частотным спектрам.

В этом заключается одно из основных отличий вибрационных сигналов от звуковых. Частотная структура звукового сигнала, распространяющегося в воздушной среде, не содержащей твердых преград, практически не меняется. Если же вибрационный сигнал включает компоненты с разной несущей частотой (например, у некоторых цикадовых), соотношение их амплитуд зависит от фильтрующих свойств субстрата и нередко может меняться на противоположное: в одних случаях высокочастотные компоненты превышают низкочастотные, в других, наоборот, имеют столь низкую амплитуду, что едва различимы на осциллограммах.

В связи с частотной фильтрацией в субстрате использование узкополосных (тональных) сигналов для вибрационной коммуникации, по мнению Михельсена с соавторами (Michelsen et al., 1982), представляется неадаптивным, поскольку при совпадении несущей частоты такого сигнала с минимумом частотной характеристики значительная часть его энергии будет поглощена (рис. 3, 1). Сигнал с широкополосным (шумовым) спектром не будет ослаблен столь сильно, поскольку часть его энергии сохранится при фильтрации в субстрате с практически любой частотной характеристикой (рис. 3, 2). Тем не менее исследование сигналов порядка 500 видов цикадовых фауны России и сопредельных территорий показало, что более 10% из них издают сигналы, целиком или частично состоящие из тональных компонентов с линейчатым спектром; при высокой скорости развертки колебания в таком сигнале имеют форму правильной синусоиды (рис. 3, 3–4) (Тишечкин, Бурлак, 2013). Вероятно, это

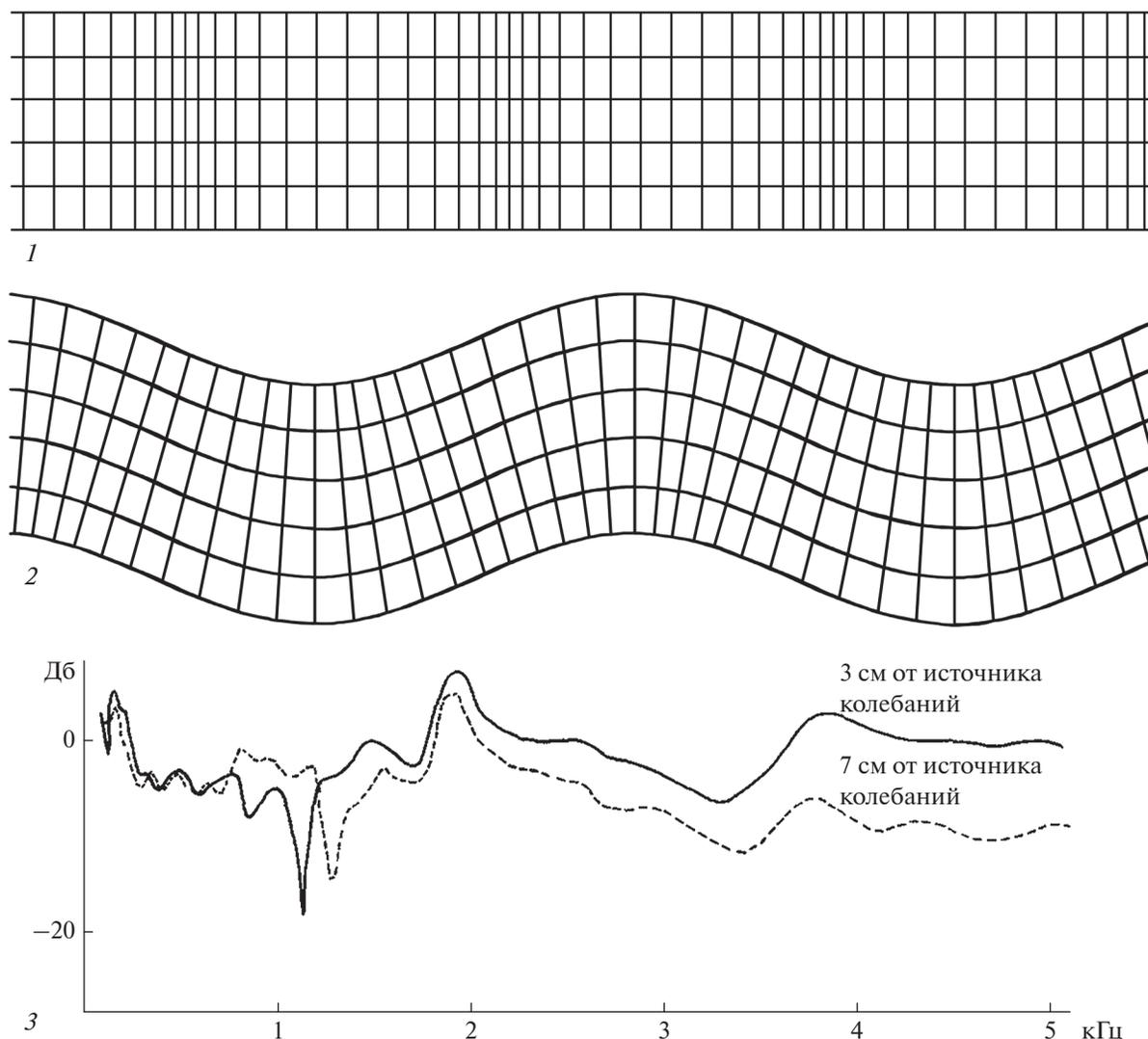


Рис. 2. Распространение колебаний в воздушной среде и твердых телах. 1 – Смещение частиц вещества при распространении звуковых волн; 2 – то же, при распространении изгибных волн в стержнях; 3 – частотная характеристика стебля травянистого растения при измерениях на расстоянии 3 и 7 см от источника колебаний (по: Michelsen et al., 1982, с изменениями). За значение 0 Дб взята амплитуда в точке расположения источника колебаний, падение характеристики на 20 Дб соответствует снижению амплитуды сигнала в 100 раз. Следует отметить, что в диапазоне около 0.8–1.1 кГц амплитуда сигнала на расстоянии 3 см от источника колебаний ниже, чем на расстоянии 7 см.

объясняется тем, что энергия тонального сигнала сконцентрирована в узкой полосе частот. За счет этого сигнал с линейчатым спектром, равный по энергии шумовому, лучше выделяется на фоне помех, что компенсирует его более сильное затухание в некоторых субстратах (рис. 4, 1). В технике это свойство узкополосных сигналов используется в электронных будильниках и других аналогичных устройствах: несмотря на незначительный расход энергии, их сигналы звучат достаточно громко.

Помимо частотной фильтрации, структура вибрационного сигнала может искажаться за счет того, что колебания разной частоты распростра-

няются в субстрате с разной скоростью (Michelsen et al., 1982). В результате продолжительность сигнала с широкополосным спектром будет возрастать по мере удаления от его источника, поскольку низкочастотные колебания в процессе распространения будут отставать от высокочастотных и достигнут некоей заданной точки с запаздыванием. Теоретически, это явление может вызвать заметные искажения в широкополосных сигналах, но почти не отразится на узкополосных и совсем не повлияет на тональные сигналы. Тем не менее в экспериментах “разложение” сигнала на компоненты разной частоты на расстоянии 15 см от поющего насекомого не наблюдалось, а на рас-

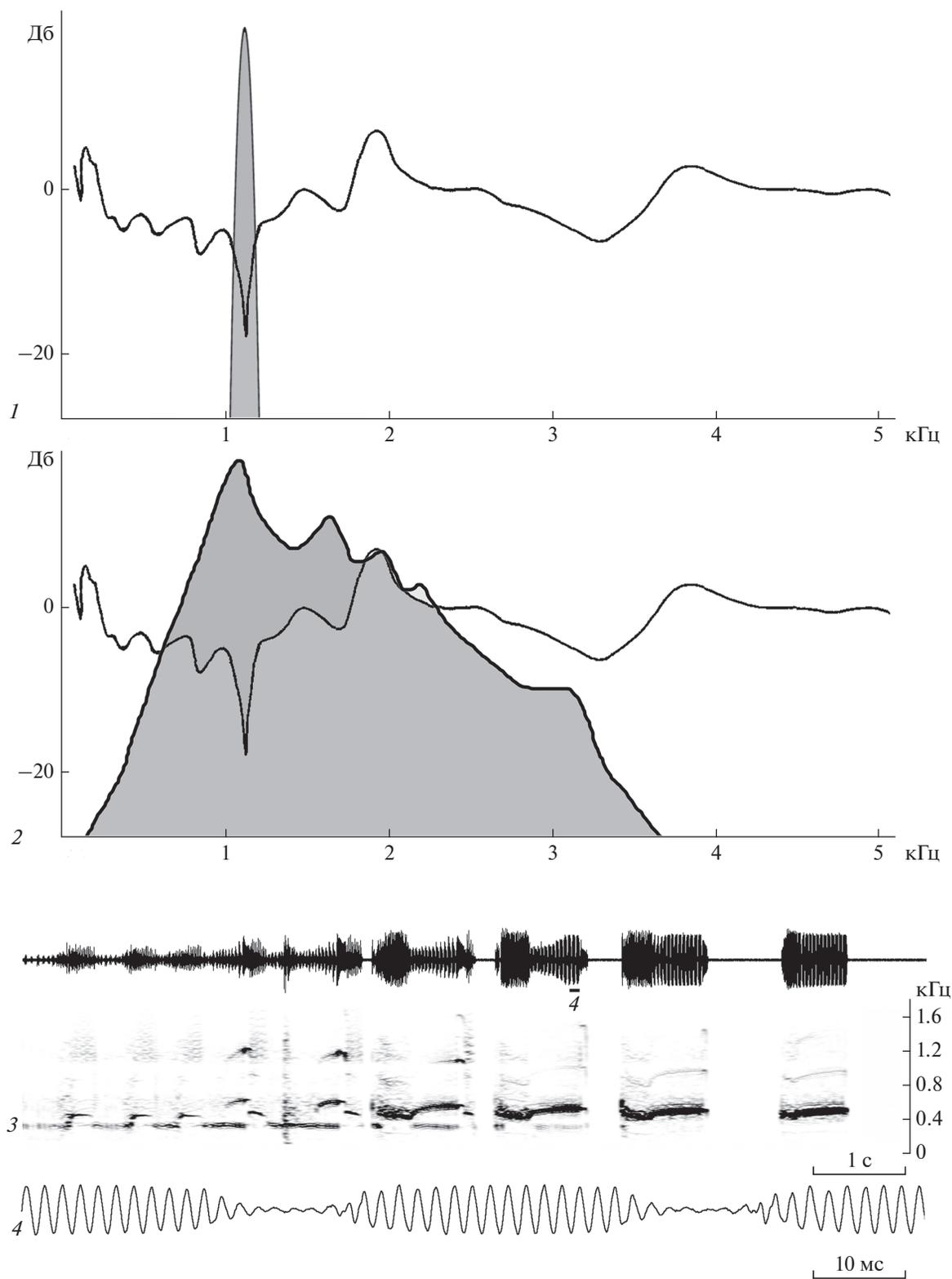


Рис. 3. Тональные и широкополосные (шумовые) сигналы насекомых. 1 – Частотный спектр узкополосного сигнала (выделен серым цветом) на фоне частотной характеристики стебля, приведенной на рис. 2, 3; основная частота сигнала совпадает с минимумом частотной характеристики; 2 – то же, спектр широкополосного (шумового) сигнала; 3–4 – призывный сигнал *Hecalus lineatus* (Horvath 1899) (Cicadellidae) как пример тонального сигнала: 3 – общий вид сигнала, осциллограмма и сонограмма в одном масштабе, 4 – форма колебаний в сигнале, осциллограмма (по: Тишечкин, Бурлак, 2013). Фрагмент сигнала, помеченный цифрой 4, представлен на осциллограмме с таким же номером.

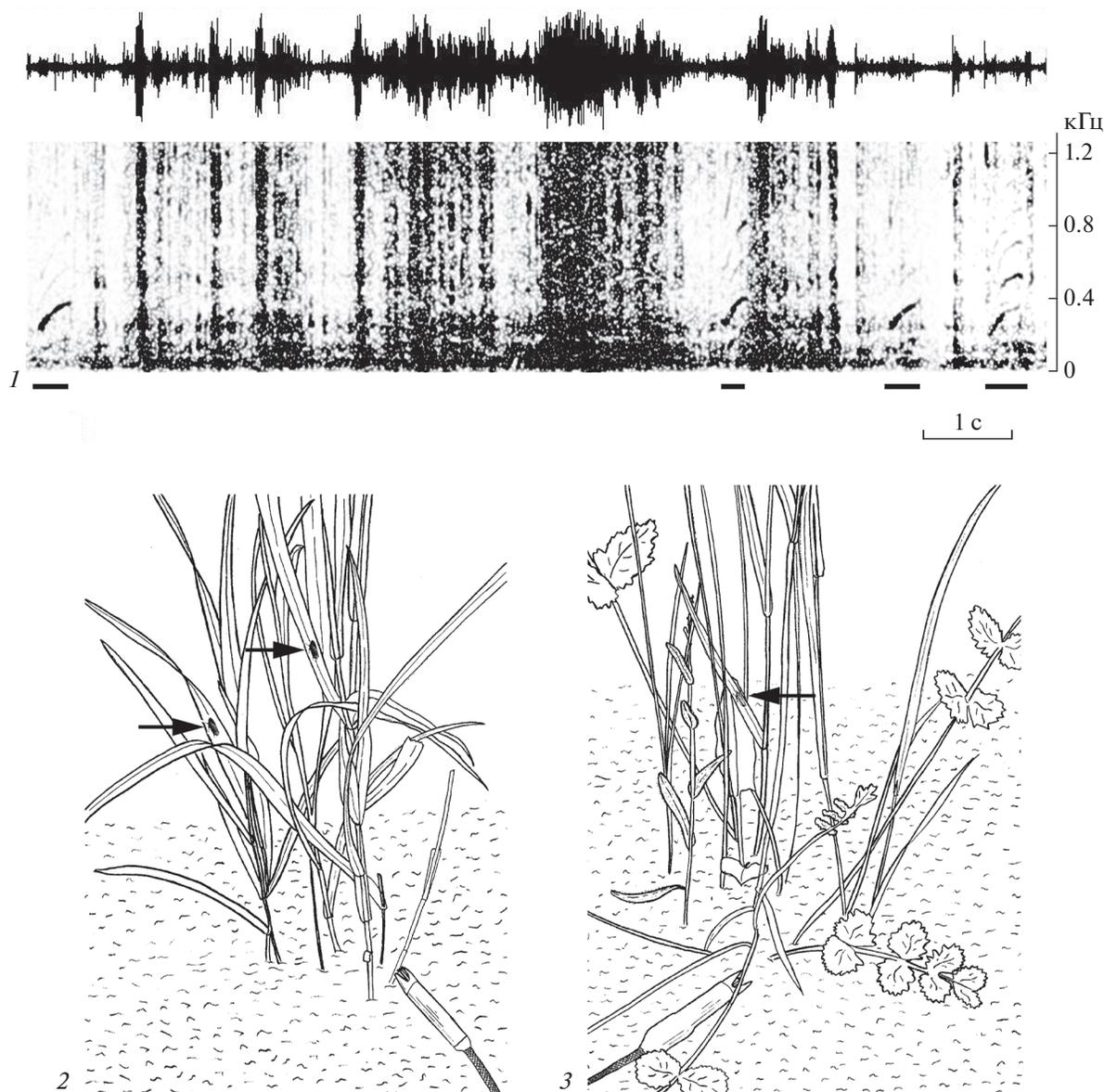


Рис. 4. Вибрационная коммуникация насекомых в естественных условиях. 1 – Призывные сигналы *Aglena ornata* (Herzich-Schäffer 1838), запись в природе на фоне шумов ветра, осциллограмма и сонограмма в одном масштабе; из-за низкой амплитуды сигналы неразличимы на фоне шумов на осциллограмме, но отчетливо видны на сонограмме (косые черные полосы, помеченные горизонтальными линиями под сонограммой) (по: Тишечкин, Бурлак, 2013); 2 – регистрация сигналов мелких цикадовых в природе, прорисовка с цифровой фотографии, сидящие на стеблях насекомые помечены стрелками (по: Tishechkin, 2011, с изменениями), сигналы распространяются по куртине злака через общую корневую систему, вибродатчик подключен к стеблю, обрезанному в нескольких сантиметрах от корня; 3 – то же, насекомое находится на листе злака, сигналы распространяются по растениям при контакте корней, вибродатчик подключен к черешку листа *Pimpinella saxifraga* L. (Apiaceae).

стоянии около 30 см было незначительным (Croft et al., 2006).

Также искажения в сигнале могут быть вызваны отражением изгибной волны от конца стебля, но в экспериментах с насекомыми такое явление удалось наблюдать достаточно редко (Croft et al., 2006).

В идеальном случае затухание колебаний в стержне пропорционально расстоянию от их источника. Однако из-за неравномерности частотных характеристик отдельные участки стебля могут входить в резонанс, в результате чего на колеблющемся растении могут возникать устойчивые амплитудные максимумы и минимумы (так называемые стоячие волны). Кроме того,

стоячие волны могут образовываться при отражении сигнала от концов стебля. Поэтому в реальных условиях амплитуда сигнала рядом с поющим насекомым иногда может быть ниже, чем на некотором удалении от него (рис. 2, 3; ср. амплитуду сигнала в диапазоне около 0.8–1.1 кГц на разных расстояниях от его источника). В этом состоит еще одно отличие вибрационных сигналов от звуковых: если при поиске источника звука достаточно двигаться к нему по градиенту амплитуды, то локализовать таким способом источник вибраций удастся не всегда.

Дальность коммуникации на прямом стебле у насекомых размером 3–4 мм может достигать одного-двух метров; на этом расстоянии самка отвечает на призывные сигналы самца, а вибродатчик позволяет сделать запись с низким уровнем помех. Кроме того, вибрационные сигналы распространяются по всем разветвлениям стебля, на котором находится поющее насекомое, и даже по разным стеблям, растущим от одного корня. Такая неожиданно высокая эффективность вибрационной коммуникации объясняется, в частности, тем, что затухание колебаний в стержне, т.е. при распространении по одной оси вызвано только затратами энергии на его изгибание. В то же время, распространяющаяся в воздухе звуковая волна имеет форму увеличивающейся сферы, поэтому по мере распространения ее энергия распределяется по площади сферы и, следовательно, ослабевает пропорционально квадрату расстояния до источника звука.

Помимо этого, наши эксперименты в природе показали, что в зарослях луговой растительности вибрационные сигналы цикадовых размером 3–5 мм могут распространяться с одного растения на другое при соприкосновении стеблей, листьев и даже корней растений разных видов. Например, сигналы насекомого, сидящего на одном побеге, легко удавалось зарегистрировать вибродатчиком, подключенным к другому побегу, касающемуся первого или растущему рядом с ним (рис. 4, 2–3). Кроме того, сигналы самца, поющего на одном стебле, стимулировали акустическую активность особей, находящихся на других побегах, в результате чего они начинали петь поочередно; это доказывает, что в подобных условиях сигналы способны воспринимать не только датчик, но и сами насекомые (Tishechkin, 2011).

Не следует забывать и о том, что при колебании твердого тела возникают звуковые волны, которые, в свою очередь, достигнув других твердых тел, могут вызвать колебания в них. За счет этого передача вибраций с субстрата на субстрат возможна не только при физическом контакте, но и через воздушную среду. На примере одного из видов Cicadellidae было показано, что на расстоянии до 5 см самец и самка могут вступать в

переключку, находясь на разных листьях, не контактирующих друг с другом. В этой ситуации нельзя исключить, что насекомые воспринимают звуковую составляющую сигнала, однако более вероятно, что они реагируют на вызванные звуковыми волнами колебания листовой пластины (Eriksson et al., 2011).

Стебли растений, безусловно, представляют собой основной, но не единственный канал передачи вибрационных сигналов насекомых. Многие насекомые воспринимают колебания, распространяющиеся по листьям, а также по поверхности почвы. Однако на сегодняшний день биофизические исследования сигналов в подобных субстратах немногочисленны (Magal et al., 2000; Oberst et al., 2019). Природные субстраты характеризуются крайней неоднородностью физических свойств: например, лист представляет собой пластину, усиленную ребрами жесткости – жилками, вдоль которых колебания могут распространяться как по стержням. В то же время, показано, что толстые жилки гасят колебания, распространяющиеся по листовой пластине; лишь при диаметре меньше 0.2 мм они поглощают энергию в той же степени, что и листовая пластина (Magal et al., 2000). В целом, в листьях наблюдается более интенсивное затухание энергии колебаний, чем в стеблях, поскольку на плоскости волна распространяется не по одной оси, а в двухмерной системе координат.

Помехи в каналах вибрационной коммуникации насекомых

Выше мы уже говорили о том, что при любой механической активности насекомые генерируют колебания, сопоставимые по амплитуде с их коммуникационными сигналами. Аналогичные колебания, но с намного более высокой амплитудой возникают в растениях при падении на них капель дождя и в результате трения или соударения побегов во время ветра. При регистрации вибродатчиком шелест листьев и стеблей травы звучит как грохот или скрежет незакрепленного железного листа и полностью заглушает сигналы насекомых. Таким образом, ветер и осадки являются источниками мощных абиотических помех в каналах вибрационной коммуникации (рис. 5, 1) (Cocroft, Rodríguez, 2005; Tishechkin, 2007; McNett et al., 2010; Тишечкин, 2012). Их основная энергия так же, как и у сигналов, сосредоточена в области низких частот, обычно в диапазоне до 3–4 кГц с максимумом в полосе до 1 кГц. В связи с этим даже при умеренном ветре вибрационная коммуникация практически невозможна, поскольку сигналы и помехи занимают один и тот же диапазон, и это не позволяет выделить сигнал из фона шумов при помощи частотной фильтрации.

Тем не менее даже в открытых ландшафтах, где полное безветрие наблюдается достаточно редко, благополучно существует множество видов насекомых, издающих вибрационные сигналы. Наши наблюдения в природе показали, что усредненная скорость ветра, определяемая анемометром, никак не соотносится с уровнем вибрационных помех в стеблях растений. В условиях европейской части России даже при значительном ветре периоды помех практически всегда чередуются с моментами затишья. Как только скорость ветра в конкретной точке снижается, насекомые сразу же начинают издавать вибрационные сигналы; обычно такой пик активности длится от нескольких десятков секунд до одной-двух минут. Затем налетает очередной порыв ветра, уровень шумов резко возрастает, и все поющие насекомые сразу же замолкают. Таким образом, формы, использующие вибрационную коммуникацию, поют только в короткие периоды затишья, что позволяет им избегать помех в ветреную погоду (Tishechkin, 2007; Тишечкин, 2012).

Аналогичные данные были получены в экспериментах на одном из видов американских Membracidae (Homoptera, Auchenorrhyncha). В местности, где ветер достигает максимальной скорости в середине дня, пики акустической активности самцов приходились на утренние и вечерние часы. Вызываемые ветром шумы влияли и на восприятие сигналов самками: при высоком уровне помех они значительно реже отвечали на сигналы самцов (McNett et al., 2010). Недавно было показано, что сходным образом реагирует на вызываемые ветром помехи и один из видов тропических кузнечиков, издающий не звуковые, а вибрационные сигналы (Orthoptera, Tettigoniidae) (Velilla et al., 2020). По всей вероятности, подобное поведение характерно для всех насекомых, использующих вибрационную коммуникацию.

Кроме того, избежать помех насекомым помогает обитание в защищенных от ветра местах. Например, в Баргузинской котловине, где из-за разницы давлений над акваторией Байкала и окружающих горными хребтами сильный ветер днем дует практически непрерывно, нам удавалось обнаружить цикадовых и листоблошек только в укрытых от ветра понижениях: сухих руслах, западинах и т.п. На ровных участках степи, несмотря на практически не нарушенный растительный покров, их численность была ничтожно мала (Тишечкин, 2012).

Осадки как источник вибрационных помех, по-видимому, не играют в умеренной зоне существенной роли, поскольку во время дождя активность насекомых, как правило, снижается. С другой стороны, во влажных тропических районах они могут оказывать на вибрационную коммуни-

кацию насекомых столь же значительное влияние, как и ветер (Cocroft, Rodríguez, 2005).

Помехи биотического происхождения могут возникать при питании и перемещении насекомых. Поблизости от муравьиных гнезд или при обилии на растении листогрызущих насекомых такие шумы звучат практически непрерывно. Тем не менее, как показали наши эксперименты, если муравьи перемещаются по почве около растения, на котором находятся поющие насекомые, возникающие при этом колебания не способны заглушить вибрационные сигналы. Колебания, сопровождающие питание и перемещение даже крупных гусениц чешуекрылых, имеют сравнительно невысокую амплитуду (Тишечкин, 2012). Такое снижение акустической заметности, по-видимому, представляет собой защитный механизм, поскольку многие хищники и паразитоиды при поиске жертвы ориентируются в числе прочего по вибрационным сигналам.

Конкуренция за каналы акустической коммуникации в сообществах симпатрических видов существует практически у всех животных, и насекомые в этом плане не составляют исключения (например, Tishechkin, Bukhvalova, 2010; Тишечкин, Веденина, 2016). Избегать межвидовой конкуренции отчасти помогают различия в структуре и периоде повторения элементов сигналов: известно, что виды со сходными сигналами не могут существовать в одном сообществе (Tishechkin, Bukhvalova, 2010). Однако даже если разные сигналы четко различаются по временному паттерну, их наложение друг на друга мешает распознаванию конспецифической песни, а часто и вовсе делает его невозможным. Именно по этой причине в так называемом тропическом сумеречном хоре – во время короткого всплеска акустической активности лесных обитателей после захода солнца – наблюдается четкое, иногда с точностью до одной-двух минут, разделение периодов пения разных видов (Riede, 1996).

Сходное явление наблюдается и при индивидуальных акустических взаимодействиях: поющие особи стремятся избежать взаимного перекрытия сигналов. В лабораторных экспериментах на одном из видов Cicadellidae (Homoptera, Auchenorrhyncha) было показано, что самец, начинающий петь, замолкает в 25% случаев, если ему транслируют начало конспецифической песни, и почти всегда, если ему транслируют фрагмент из ее середины; аналогичным образом он реагирует и на трансляцию заглушающего сигнала шума (Hunt, Morton, 2001). Самцы разных видов в естественных условиях тоже обычно поют попеременно; лишь изредка у них наблюдается незначительное перекрытие сигналов (рис. 5, 2) (Тишечкин, 2012). Таким образом, насекомые, использующие вибрационную коммуникацию,

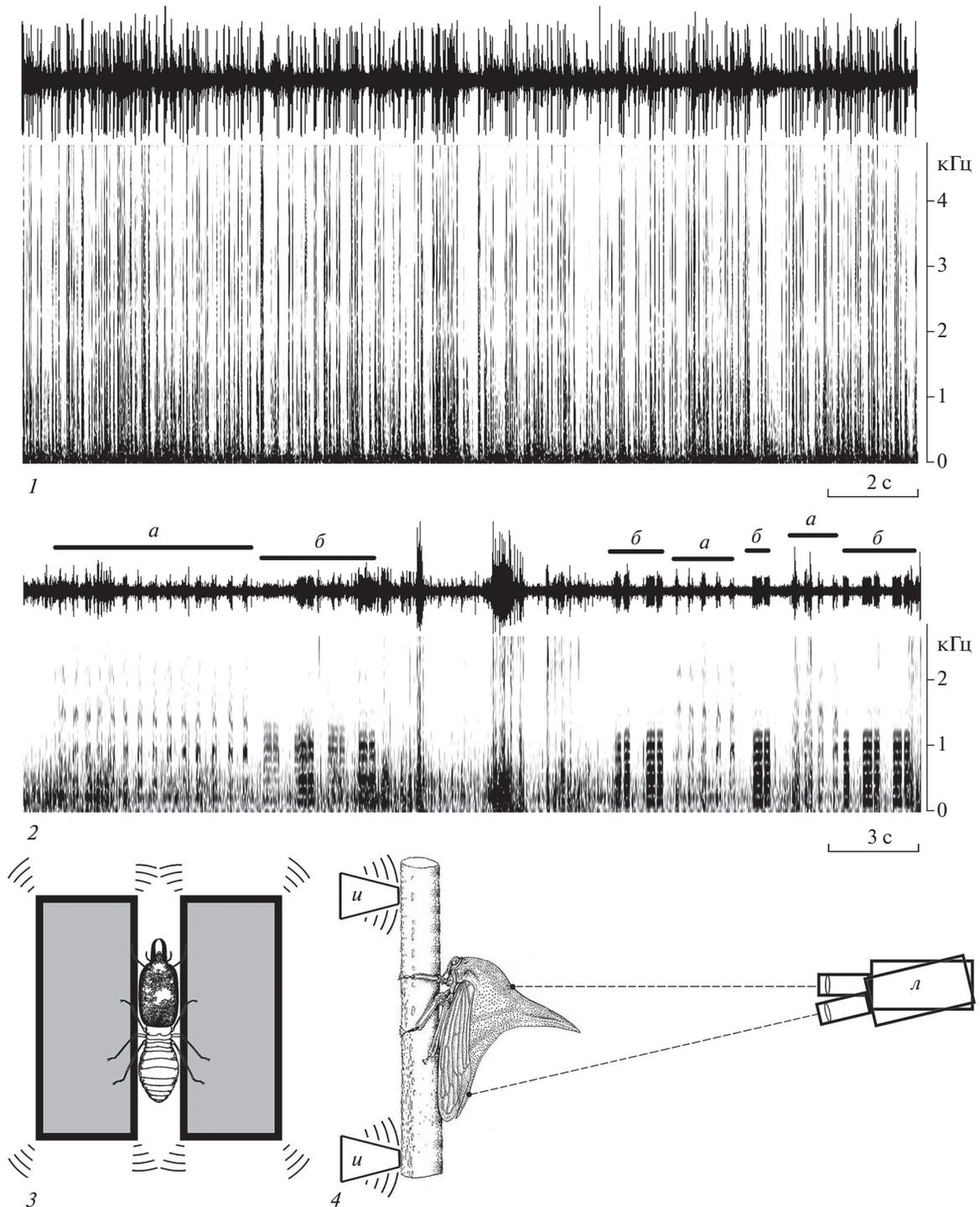


Рис. 5. Помехи в каналах вибрационной коммуникации насекомых и схемы экспериментов по изучению механизмов локализации источника сигнала. 1 – Колебания листа подорожника *Plantago major* L. при падении на него каплей дождя, запись в природе, осциллограмма и сонограмма в одном масштабе; 2 – вибрационные сигналы *Eupelax cuspidata* (Fabricius 1775) (а) и *Doratara stylata* (Boheman 1847) (б) (Cicadellidae), поющих попеременно поблизости друг от друга, запись в природе, осциллограмма и сонограмма в одном масштабе; 3 – схема эксперимента по изучению поиска насекомыми источника вибраций; насекомое касается ногами двух виброплатформ, на которые попеременно подают вибрационные сигналы; 4 – схема эксперимента с регистрацией колебаний тела *Umbonia crassicornis* при подаче колебаний на стержень спереди или сзади от насекомого; *u* – пьезоэлектрические излучатели колебаний, *л* – лазерный виброметр, луч которого наводится на разные точки тела насекомого. 1–2 – по: Тишечкин, 2012, с изменениями; 4 – по: Cocroft et al., 2000, с изменениями.

реагируют на сигналы других особей точно так же, как и на абиотические помехи, т.е. избегают перекрывания своих сигналов с любыми посторонними колебаниями, независимо от их происхождения.

Поскольку вибрационные сигналы не передаются с одного субстрата на другой при отсутствии физического контакта между ними, можно было бы предположить, что фитофаги с узкой кормовой специализацией, живущие на разных видах растений, практически никогда не слышат сигналов друг друга. В действительности, в многовидовых растительных сообществах вибрационной изоляции между разными видами растений, как уже говорилось, обычно не наблюдается, поэтому даже монофаги, как правило, не имеют “индивидуальных” каналов связи, защищенных от помех, генерируемых симпатрическими видами (Tishechkin, 2011).

Еще одним источником вибрационных помех могут быть громкие звуки, способные вызывать колебания в твердых телах. В природе такое явление, по-видимому, встречается редко, однако в антропогенном ландшафте постоянное сильное шумовое загрязнение, вероятно, может оказывать влияние на вибрационную коммуникацию. Например, при трансляции звуков громкостью выше 70 Дб во время переключки самца и самки доля успешных спариваний у двух видов цикадовых снижалась от 100% в контроле (т.е. при отсутствии помех) до 60–10% в зависимости от вида растения и частоты звука (Saxena, Kumar, 1980).

Локализация источника вибрационных сигналов и повышение эффективности вибрационной коммуникации

При локализации источника колебаний насекомые сталкиваются с двумя основными проблемами. Первая – нелинейное затухание сигнала в субстрате, а также резонансные явления, приводящие к появлению на стебле стоячих волн; из-за этого обнаружить источник вибраций, просто двигаясь к нему по градиенту амплитуды, удастся не всегда. Вторая – недостаточно большое расстояние между расположенными в ногах виброрецепторами; по этой причине насекомое не всегда может определить направление, откуда приходят волны, и где, следовательно, расположен источник вибраций – впереди или сзади на линейном стебле, справа или слева – на ветвящемся.

Тем не менее все насекомые, использующие вибрационную коммуникацию, обычно успешно находят конспецифического партнера как при размножении, так и при социальных взаимодействиях. Например, колониальные личинки одного из видов горбаток (Homoptera, Auchenorrhyncha, Membracidae) при переселении с усыхающего

стебля на свежий передвигаются поодиночке, а найдя подходящий для питания побег, сразу начинают издавать вибрационные сигналы, призывая своих отстающих соплеменников. Последние двигаются к источнику сигналов, задерживаясь перед каждым разветвлением и иногда подолгу исследуя его, но в итоге выбирают правильное направление, в результате чего через некоторое время вся колония оказывается на новом месте (Cosgroft, 2005).

По-видимому, у насекомых существует несколько механизмов локализации источника колебаний. Некоторые виды способны определять его местонахождение, улавливая временной интервал между поступлением стимула на виброрецепторы разных ног. Веснянки при отдельной стимуляции ног двигались в сторону той из них, на которую подавали вибрационный сигнал. Более подробно этот механизм был исследован в эксперименте с двумя расположенными параллельно и разделенными узким зазором виброплатформами; насекомое помещали на них таким образом, чтобы оно касалось левыми конечностями одной платформы, а правыми – другой. Подопытная особь всегда двигалась в сторону той платформы, которая начинала вибрировать первой (рис. 5, 3). Оказалось, что для термитов-солдат минимальный временной интервал между поступлением стимула справа и слева, при котором они способны правильно определить направление на источник сигнала, составляет 0.2 мс, для муравьев-листорезов (*Atta* sp., Formicidae, Hymenoptera) – 0.1 мс. Двигающийся по стеблю к источнику сигнала клоп-щитник, дойдя до развилки, ставит передние ноги на разные стебли, таким образом, вероятно, определяя, по какому из них распространяются колебания; эти наблюдения еще раз подтверждают предположение о том, что насекомые могут сравнивать сигналы, поступающие на рецепторы разных конечностей (Hager, Kirchner, 2019).

В экспериментах с горбатками *Umbonia crassicornis* (Amyot et Serville 1843) (Homoptera, Auchenorrhyncha, Membracidae) было показано, что они потенциально способны определять направление на источник вибраций по характеру вызываемых ими колебаний тела (Cosgroft et al., 2000). Вибрационные сигналы поочередно подавали на разные концы деревянного стержня длиной 3 см с сидящей на нем горбаткой, регистрируя колебания ее переднеспинки и средних ног при помощи лазерного виброметра (рис. 5, 4). Оказалось, что колебания в некоторых точках переднеспинки существенно различаются по амплитуде и частотным спектрам в зависимости от того, находится их источник спереди или сзади от насекомого. Такие различия связаны с тем, что с точки зрения механики насекомое представляет собой тело сложной формы, установленное на шести пружин-

нящих опорах, т.е. конечностях. В зависимости от места расположения источника возбуждающих колебаний разные его части могут входить в резонанс в большей или меньшей степени.

При поиске самки самцы *U. crassicornis* ориентируются не только по направлению распространения волн, но и по их амплитуде. Однако, как уже говорилось, затухание сигнала в стеблях сложной формы может быть нелинейным. Поэтому самец, двигаясь по градиенту амплитуды, иногда избирает неверное направление и удаляется от самки, однако в ходе переключки с ней вскоре поворачивает обратно и, в конце концов, находит ее (Gibson, Coccoft, 2018).

Описанные выше эксперименты проводились на сравнительно крупных насекомых, у которых расстояние между виброрецепторами разных ног составляет не менее пяти миллиметров. Однако вибрационную коммуникацию используют и виды, длина тела которых и, соответственно, расстояние между конечностями не превышает 2–3 мм, а масса тела слишком мала для возникновения резонансных явлений, описанных выше у *U. crassicornis*. Для таких форм ориентация по градиенту амплитуды сигнала или по направлению распространения колебательных волн если не полностью невозможна, то, по крайней мере, весьма затруднительна.

Об этом, в частности, свидетельствуют эксперименты на одном из видов мелких цикаделлид – *Amrasca biguttula* (Ishida 1913) (Homoptera, Auchenorrhyncha, Cicadellidae, Typhlocybinae). При поиске самки в т-образном туннеле большинство самцов, дойдя до развилки, прежде чем направиться в сторону самки начинало хаотично двигаться в разных направлениях. Для того чтобы сделать правильный выбор, им требовалось от одной до десяти минут, что свидетельствует о невысокой точности механизмов ориентации (Saxena, Kumar, 1984). Самцы *Scaphoideus titanus* Ball 1932 (Homoptera, Auchenorrhyncha, Cicadellidae, Deltocephalinae) на дихотомически ветвящемся стебле также нередко избирали неверное направление, хотя вскоре возвращались назад и двигались в сторону самки (Polajnar et al., 2014). Эти данные полностью совпадают с нашими наблюдениями: у большинства мелких цикадовых самцов, услышав ответ самки, начинает быстро передвигаться по растению в разных направлениях, обследуя все листья и боковые побеги. При этом он практически никогда не движется к самке по кратчайшей траектории и находит ее лишь через некоторое время после начала переключки.

Затухание колебаний в листовой пластине происходит намного интенсивнее, чем в стеблях. В частности, в листе яблони вибрационный сигнал при распространении от основания до вершины в среднем теряет 50% энергии (Magal et al.,

2000). Это свидетельствует о том, что для мелких насекомых, живущих на листьях, градиент амплитуды в некоторых случаях все-таки может служить ориентиром при поиске источника колебаний.

Помимо сканирования акустического пространства в ходе быстрых разнонаправленных перемещений, у мелких цикадовых существуют и другие механизмы, позволяющие повысить эффективность коммуникации. Один из них заключается в том, что половозрелый самец периодически перелетает с растения на растение, издавая сигналы на каждом из них, за счет чего “озвучиваемая” им площадь многократно возрастает. Впервые такое поведение было описано у *Graminella nigrifrons* (Forbes 1885) (Homoptera, Auchenorrhyncha, Cicadellidae, Deltocephalinae) и получило название “call-fly strategy” (Hunt, Nault, 1991); впоследствии оказалось, что оно характерно и для многих других цикадовых. Кроме того, рецептивные самки *G. nigrifrons* держатся в верхней части стеблей, а оплодотворенные – в нижней. В свою очередь, самец, оказавшись на одном растении с рецептивной самкой и услышав ее ответ, начинает перемещаться по стеблю вверх. Это повышает вероятность встречи партнеров и снижает процент возможных ошибок, т.е. попыток ухаживания за случайно оказавшейся поблизости оплодотворенной самкой. Сходным образом ведут себя и самцы горбатки *U. crassicornis*: после установления акустического контакта с самкой они, как правило, начинают двигаться вверх по стеблю (Gibson, Coccoft, 2018). С другой стороны, у *S. titanus* подобного поведения не наблюдали (Polajnar et al., 2014).

Таким образом, способы ориентации насекомых по вибрационным сигналам весьма разнообразны, причем в одних случаях ориентация осуществляется за счет сенсорных механизмов, а в других – за счет поведенческих адаптаций (табл. 2).

Кроме того, у видов, издающих сигналы с узкополосным линейчатым спектром, возможна “частотная настройка” сигналов на конкретный субстрат. Например, у двух видов горбаток из группы *Enchenopa binotata* (Say 1824), издающих тональные сигналы, их основная частота соответствует максимуму частотных характеристик тех частей кормовых растений, где обычно находятся поющие самцы (у одного вида – на стеблях *Cercis canadensis*, у другого – на черешках листьев *Ptelea trifoliata*). Это тоже повышает эффективность коммуникации, т.к. обеспечивает распространение сигнала с минимальным затуханием (McNett, Coccoft, 2008).

Таблица 2. Механизмы локализации источника колебаний в разных таксонах насекомых

Механизм локализации источника колебаний	Степень изученности механизма	Таксоны насекомых	Литературные источники
Восприятие временного интервала между поступлением стимула на виброрецепторы разных конечностей	Существование экспериментально доказано	Plecoptera, Isoptera, <i>Atta</i> sp. (Formicidae), Hymenoptera)	Hager, Kirchner, 2019
Определение направления на источник вибраций по характеру вызываемых ими колебаний тела	Теоретически возможно	<i>Umbonia crassicornis</i> (Homoptera, Membracidae)	Cocroft et al., 2000
Ориентация по градиенту амплитуды сигнала на стебле	Существование экспериментально доказано	<i>U. crassicornis</i>	Gibson, Cocroft, 2018
Ориентация по градиенту амплитуды сигнала на листовой пластине	Теоретически возможно	Нет данных	Magal et al., 2000
Ориентация за счет сканирования растения при перемещении по нему в разных направлениях	Существование экспериментально доказано	<i>Amrasca biguttula</i> , <i>Scaphoideus titanus</i> (Homoptera, Cicadellidae)	Saxena, Kumar, 1984; Polajnar et al., 2014
Локализация рецептивных самок в верхней части стеблей	Существование экспериментально доказано	<i>Graminella nigrifrons</i> (Homoptera, Cicadellidae), <i>U. crassicornis</i>	Hunt, Nault, 1991; Gibson, Cocroft, 2018

Виброакустические взаимодействия хищника и жертвы

Ориентация хищника или паразитоида по акустическим сигналам потенциальной жертвы не является коммуникацией в строгом смысле слова. Тем не менее, говоря о локализации источника вибраций, необходимо хотя бы кратко коснуться этой темы.

Известно, что хищные клопы-щитники (Hemiptera, Pentatomidae) могут обнаруживать гусениц по шумам, возникающим при поедании растения. Аналогично, паразитические перепончатокрылые находят минирующих гусениц по вибрациям листовой пластины, продуцируемым при перемещении и питании (Virant-Doberlet et al., 2019). Личинки муравьиных львов (Neuroptera, Murgmeleontidae), ориентируясь по шумам жертвы, способны достаточно точно определять, с какой стороны она приближается, и бросают песок именно в этом направлении, чтобы заставить ее упасть на дно воронки (Fertin, Casas, 2007; Devetak, 2014). В свою очередь, потенциальная жертва при приближении хищника, как правило, замирает, чтобы не выдавать свое присутствие. Другой защитный механизм заключается в избегании хищника или конкурента. Например, гусеницы некоторых чешуекрылых, ощутив колебания листа, падают с него, повисая на выделяемых ими шелковых нитях (Virant-Doberlet et al., 2019). Разные виды термитов, как уже говорилось выше,

способны обнаруживать друг друга в субстрате по шумам и избегать межвидовых конфликтов.

Помимо колебаний, возникающих при механической активности, хищники и паразитоиды могут реагировать на коммуникационные сигналы. В частности, перепончатокрылые-паразитоиды разыскивают по вибрационным сигналам клопов, а хищные пауки — мелких цикадовых, в связи с чем их жертвами становятся преимущественно поющие самцы (Virant-Doberlet et al., 2019). Поскольку у насекомых один самец способен оплодотворить нескольких самок, гибель части самцов практически не сказывается на жизнеспособности популяции, в то время как гибель самки означает потерю ее потенциального потомства. Вероятно, именно поэтому у большинства видов спонтанные продолжительные призывные сигналы издает именно самец, а самка ограничивается лишь короткими ответными сигналами, помогая ему сориентироваться.

На примере одного из видов Pentatomidae (Hemiptera) недавно было показано, что паразитирующие на нем мухи семейства Tachinidae (Diptera) реагируют именно на его коммуникационные сигналы, не демонстрируя никакой реакции на шумы, возникающие при перемещении клопа по субстрату. Вероятно, такая избирательность связана с тем, что сигналы позволяют паразиту идентифицировать именно тот вид, на котором он способен развиваться, в то время как шумы не об-

ладают столь ярко выраженной видоспецифичностью (Шестаков, Эль Хашаш, 2020).

При описании вибрационных сигналов у представителей разных отрядов насекомых мы уже упоминали акустическую мимикрию у жуков и чешуекрылых, паразитирующих в гнездах муравьев. Иногда такое явление наблюдается и у свободноживущих насекомых. В частности, питающийся пауками австралийский клоп *Stenolemus bituberus* Stål 1874 (Hemiptera, Reduviidae) дергает нити паутины таким образом, чтобы сымитировать попадание в нее жертвы и заставить паука выйти из укрытия. При этом продуцируемые им сигналы отличаются от издаваемых самцом паука, ухаживающим за самкой, или от колебаний, возникающих при попадании в паутину листьев и других посторонних предметов (Wignall, Taylor, 2011).

Таким образом, обнаружение жертвы или хищника по вибрационным сигналам, а также имитация сигналов других видов, по-видимому, представляет собой в мире насекомых отнюдь не редкое явление, хотя из-за методических сложностей, связанных с изучением такого поведения, оно пока описано лишь у отдельных видов из небольшого числа таксонов.

Прикладные аспекты виброакустики насекомых

В разделе, посвященном помехам, мы уже писали о том, что во время порывов ветра вибрационная коммуникация невозможна. Однако и конкурирующие за самку самцы способны генерировать помехи, препятствующие вибрационной коммуникации. У многих цикадовых и полужесткокрылых самцы издают сигналы, заглушающие ответ самки и прерывающие процесс ухаживания; обычно их называют конкурентными или дизруптивными сигналами (Mazzoni et al., 2009; Legendre et al., 2012).

Идея использовать акустические помехи для борьбы с цикадовыми — вредителями сельскохозяйственных культур — возникла еще несколько десятилетий назад, однако использование для этой цели звуков оказалось неудачным решением из-за их раздражающего действия на людей (Saxena, Kumar, 1980). Трансляция неслышимых для человеческого уха вибрационных помех, в свою очередь, связана с определенными техническими сложностями, так как практически каждое растение должно контактировать с источником вибраций. Для травянистых культур это трудно реализуемо, но на посадках деревьев или кустарников вполне осуществимо.

В настоящее время над разработкой методов акустической борьбы с насекомыми, использующими вибрационную коммуникацию, работает несколько групп специалистов, в т.ч. и в нашей

стране (Шестаков, 2020). Исследования в этой области ведутся по двум основным направлениям: использование помех для прерывания процесса поиска партнера или ухаживания за ним и привлечение вредителей в ловушки с помощью акустических стимулов.

Первые успешные полевые эксперименты по использованию помех, препятствующих поиску самки самцом, были проведены на виноградниках в Италии. Объектом борьбы стала цикадка *Scaphoideus titanus*, а для трансляции сигналов использовали проволочные или сетчатые опоры, по которым вьется виноградная лоза (Mazzoni et al., 2019). Примерно в это же время аналогичные эксперименты начали проводить на другом вредящем винограду виде Cicadellidae в Калифорнии (Gordon, Krugner, 2019). Оказалось, что данный метод позволяет снизить численность насекомых, но для повышения его эффективности необходимо знать сезонный и суточный ритмы акустической активности вредителя. Кроме того, во избежание акустического подавления полезных видов, издающих вибрационные сигналы (например, златоглазок — Chrysopidae), желательно использовать в качестве помех видоспецифические дизруптивные сигналы, а не широкополосный шум; также необходимо исследовать влияние постоянных вибраций на растение и на насекомых-опылителей.

В лабораторных условиях было показано, что использование дизруптивных сигналов может быть эффективно и при борьбе с клопами-щитниками (Шестаков, 2020).

В ряде случаев для отпугивания вредителей применяют сигналы тревоги или протеста, издаваемые насекомыми в стрессовых ситуациях, однако пока эти исследования находятся на стадии лабораторных экспериментов. Например, при трансляции сигналов тревоги, издаваемых термитами-солдатами, степень повреждения образцов дерева значительно снижалась, что, по-видимому, свидетельствует об уходе из них рабочих особей (Inta et al., 2009). Заселение спиленных стволов дерева короедами (Coleoptera, Curculionidae) при трансляции на них сигналов протеста жуков и искусственных помех также происходило менее интенсивно (Aflitto, Hofstetter, 2014).

Возможности привлечения насекомых в ловушки с помощью вибрационных сигналов были исследованы на примере клопов-щитников и листоблошек. При этом было показано, что у некоторых щитников самок могут привлекать как призывные, так и конкурентные сигналы самцов (Шестаков, Эль Хашаш, 2021).

Использование феромонов в комбинации с акустическими стимулами существенно повышало эффективность феромонных ловушек, предназначенных для отлова клопов (Polajnar et al.,

2019). В экспериментах с вредящей цитрусовым листоблошкой *Diaphorina citri* Kuwayama 1908 (Homoptera, Psyllinea, Liviidae) трансляция ответных сигналов самок в ответ на призыв самца уменьшала число копулирующих пар более чем в четыре раза и привлекала в ловушки 45% самцов, среагировавших на ответный сигнал (Mankin, 2019).

Таким образом, уже на нынешнем этапе исследований очевидно, что в определенных случаях акустическая борьба может стать полезным дополнением к традиционным химическим методам защиты растений. Но для того, чтобы данный метод стал экономически оправданным, необходимо детальное исследование особенностей акустической коммуникации вредящих видов, изучение побочных эффектов применения вибрационных помех и разработка пригодных для работы в полевых условиях дешевых устройств для трансляции сигналов.

Еще один прикладной аспект виброакустики насекомых — выявление скрытой зараженности насекомыми разных субстратов, в частности древесины и изделий из нее. Например, регистрация шумов и коммуникационных сигналов, издаваемых короedами, позволяет исследовать активность этих насекомых без разрушения их естественной среды обитания, оценивать зараженность дерева, а в ряде случаев без дополнительных исследований идентифицировать обитающие в нем виды (Hofstetter et al., 2019).

Однако некоторые насекомые, в особенности, на личиночной стадии не издают коммуникационных сигналов, а их видовая идентификация по шумам, сопровождающим механическую активность, требует применения достаточно сложных методов анализа колебаний или вообще невозможна. Например, для надежного выявления зараженности дерева пальмовым долгоносиком необходим анализ фрагмента записи длительно — не менее пяти минут, иначе отличить шумы, продуцируемые личинкой долгоносика, от колебаний, вызываемой деятельностью других насекомых, с необходимым уровнем достоверности невозможно (Hussein et al., 2010). Установка, включающая инфракрасный и пьезоэлектрический датчики, а также микрофон, в экспериментальных условиях легко регистрировала перемещение нескольких видов синантропных насекомых, в частности постельных клопов (*Cimex lectularius* Linnaeus 1758, Hemiptera, Cimicidae) и тараканов *Blattella germanica* (Linnaeus 1767) (Blattodea, Blattellidae), однако определить их видовую принадлежность по шумам и скорости передвижения оказалось невозможным (Mankin et al., 2010).

Наконец, по мере совершенствования и упрощения методов регистрации вибрационных сигналов становится все более доступным использо-

вание акустического анализа в систематике для разграничения криптических видов и выяснения таксономического статуса сомнительных форм видового ранга. Поскольку различия в структуре сигналов в большинстве случаев представляют собой основную, а иногда и единственный прекопуляционный репродуктивный барьер, разграничение близких форм по сигналам позволяет выявлять биологические виды, исходя из критерия их репродуктивной изоляции (Тишечкин, 2013).

Таким образом, начавшееся в конце прошлого столетия исследование вибрационной коммуникации насекомых всего за несколько десятилетий превратилось в интенсивно развивающееся обширное многоплановое направление биоакустики, значительно изменившее представления о биологии этой огромной группы. Оказалось, что подавляющее большинство насекомых, которые еще сравнительно недавно считались “глухими” и “немыми”, способно использовать вибрационные сигналы как при внутривидовых, так и при межвидовых взаимодействиях. Детальное изучение их вибрационной коммуникации представляет огромный теоретический интерес и открывает новые возможности для управления поведением видов, имеющих практическое значение.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор глубоко признателен В.Ю. Ведениной (ИППИ РАН) и К.В. Макарову (МПГУ) за прочтение рукописи и ценные советы и замечания.

Исследование выполнено в рамках научного проекта государственного задания МГУ № 121032300063-3 при финансовой поддержке РФФИ по проекту № 20-14-50068.

ACKNOWLEDGMENTS

The author is deeply grateful to Dr. V.Yu. Vedenina (Institute for Information Transmission Problems, Russian Academy of Sciences) and Prof. K.V. Makarov (Moscow Pedagogical State University) for reading the manuscript and providing valuable comments and suggestions.

The reported study was carried out as part of the Scientific Project of the State Order of the Government of Russian Federation to Lomonosov Moscow State University No. 121032300063-3 and was funded by RFBR, project No. 20-14-50068.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бенедиктов А.А., 1998. Акустическая сигнализация прыгунчиков рода *Tetrix* (Orthoptera, Tetrigidae) // Зоологический журнал. Т. 77. № 9. С. 1021–1025.
- Бенедиктов А.А., 2007. Тремуляция клопа *Pyrrhocoris apterus* L. (Heteroptera, Pyrrhocoridae) // Вестник Московского ун-та. Сер. 16. Биология. № 4. С. 49–50.

- Бенедиктов А.А., 2008. Биология, поведение и коммуникация саранчовых рода *Erianthus* Stål, 1875 (Orthoptera, Eumastacoidea) // Russian Entomological Journal. V. 17. № 4. P. 335–342.
- Бенедиктов А.А., 2012. Акустические сигналы триперста *Xya variegata* (Latreille, 1809) (Orthoptera, Tridactyloidea) // Russian Entomological Journal. V. 21. № 3. P. 307–308.
- Бенедиктов А.А., 2015. Виброакустические сигналы саранчового *Trilophidia annulata* (Thunb.) (Orthoptera, Acrididae, Oedipodinae) // Вестник Московского университета. Серия 16: Биология. № 1. С. 37–39.
- Бенедиктов А.А., 2015а. Звуковые сигналы личинок жука-усача *Monochamus urusovi* (Fischer-Waldheim, 1806) (Coleoptera, Cerambycidae) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический. Т. 120. № 2. С. 58–61.
- Жантеев Р.Д., 1981. Биоакустика насекомых. М.: изд-во Московского ун-та. 256 с.
- Иванов В.Д., 1994. Вибрационная сигнализация ручейников (Insecta, Trichoptera) // Зоологический журнал. Т. 73. № 12. С. 55–70.
- Тишечкин Д.Ю., 2007. Новые данные о вибрационной коммуникации листоблошек семейств Aphalaridae и Tiozidae (Homoptera, Psyllinea) // Зоологический журнал. Т. 86. № 5. С. 547–553.
- Тишечкин Д.Ю., 2007а. Возможности использования биоакустических признаков в систематике листоблошек: исследование на примере рода *Craspedolepta* sensu lato (Homoptera, Psyllinea, Aphalaridae) с описанием нового вида из Забайкалья // Зоологический журнал. Т. 86. № 6. С. 691–700.
- Тишечкин Д.Ю., 2012. Вибрационные помехи в стеблях травянистых растений и их влияние на акустическую коммуникацию цикадовых и листоблошек (Homoptera, Auchenorrhyncha и Psyllinea) // Зоологический журнал. Т. 91. № 10. С. 1179–1189.
- Тишечкин Д.Ю., 2013. Использование биоакустических признаков для различения криптических видов насекомых: возможности, ограничения, перспективы // Зоологический журнал. Т. 92. № 12. С. 1417–1436.
- Тишечкин Д.Ю., Бурлак Н.А., 2013. Тональные вибрационные сигналы цикадовых (Homoptera, Auchenorrhyncha) // Зоологический журнал. Т. 92. № 3. С. 278–299.
- Тишечкин Д.Ю., Веденина В.Ю., 2016. Акустические сигналы насекомых: репродуктивный барьер и таксономический признак // Зоологический журнал. Т. 95. № 11. С. 1240–1276.
- Шестаков Л.С., 2009. Вибрационные сигналы двух видов полужесткокрылых сем. Coreidae (Heteroptera) // Вестник Московского ун-та. Сер. 16. Биология. № 1. С. 53–45.
- Шестаков Л.С., 2020. Дизруптивные сигналы – эффективный механизм прерывания нежелательной копуляции у *Pentatoma rufipes* // Сенсорные системы. Т. 34. № 1. С. 10–13.
- Шестаков Л.С., Каспарсон А.А., 2019. Новые данные о вибрационной коммуникации фасоловой зерновки (*Acanthoscelides obtectus*, Coleoptera, Bruchidae) // Зоологический журнал. Т. 98. № 4. С. 387–392.
- Шестаков Л.С., Эль Хашиш А., 2020. Роль акустических и вибрационных сигналов во взаимоотношениях паразитических двукрылых сем. Tachinidae и клопов-щитников // Сенсорные системы. Т. 34. № 1. С. 14–18.
- Шестаков Л.С., Эль Хашиш А., 2021. Перспективы использования данных о вибрационной коммуникации для разработки безопасных методов контроля численности насекомых // Сенсорные системы. Т. 35. № 1. С. 39–43.
- 1st International Symposium on Biotremology, 2016. Abstract Book. Fondazione Edmund Mach, San Michele all'Adige, Trento, Italy, July 5–7, 2016. 81 p.
- 2nd International Symposium on Biotremology, 2018. Abstract Book. Centro Congressi, Riva del Garda, Trento, Italy, September 4–6, 2018. 87 p.
- Aflitto N.C., Hofstetter R.W., 2014. Use of acoustics to deter bark beetles from entering tree material // Pest Management Science. V. 70. № 12. P. 1808–1814.
- Alt J.A., Lakes-Harlan R., 2018. Sensing of substrate vibrations in the adult cicada *Okanagana rimosa* (Hemiptera: Cicadidae) // Journal of Insect Science. V. 18. № 3. Article 16.
- Bagnères A.-G., Hanus R., 2015. Chapter 11. Communication and social regulation in termites // Social Recognition in Invertebrates. The Knowns and the Unknowns. Eds Aquiloni L., Tricarico E. Springer International Publishing Switzerland. P. 193–248.
- Barbero F., Bonelli S., Thomas J.A., Balletto E., Schönrogge K., 2009. Acoustical mimicry in a predatory social parasite of ants // Journal of Experimental Biology. V. 212. P. 4084–4090.
- Benediktov A., Korsunovskaya O., Polilov A., Zhantiev R., 2020. Unusual mechanism of emission of vibratory signals in pygmy grasshoppers *Tetrix tenuicornis* (Sahlberg, 1891) (Orthoptera: Tetrigidae) // The Science of Nature. V. 107. Article 11.
- Bennet-Clark H.C., 1998. Size and scale effects as constraints in insect sound communication // Philosophical Transactions of the Royal Society of London. V. 353. P. 407–419.
- Bell W.J., Roth L.M., Nalepa C.A., 2007. Cockroaches. Ecology, behavior, and natural history. Baltimore: The Johns Hopkins University Press. 230 p.
- Buchler E.R., Wright T.B., Brown E.D., 1981. On the functions of stridulation by the passalid beetle *Odontotaenius disjunctus* (Coleoptera: Passalidae) // Animal Behaviour. V. 29. № 2. P. 483–486.
- Busnel R.-G., Pasquinelly F., Dumortier B., 2019. Chapter 4. Body tremulations and their transmission as vibrations for short distance information transfer between *Ephippiger* male and female // Hill P.S.M., Lakes-Harlan R., Mazzoni V., Narins P.M., Virant-Doberlet M., Wessel A. (Eds). Biotremology: studying vibrational behavior. Springer Nature Switzerland AG. P. 43–49.
- Caldwell M.S., 2014. Chapter 6. Interactions Between Airborne Sound and Substrate Vibration in Animal Communication // Studying Vibrational Communication. Cocroft R.B., Gogala M., Hill P.S.M., Wessel A. (Eds). Berlin–Heidelberg: Springer-Verlag. P. 65–92.
- Casacci L.P., Bonelli S., Balletto E., Barbero F., 2019. Multimodal signalling in myrmecophilous butterflies // Frontiers in Ecology and Evolution. V. 7. Article 454.
- Claridge M.F., Morgan J.C., Moulds M.S., 1999. Substrate-transmitted acoustic signals of the primitive cicada, *Tettigarcta crinita* Distant (Hemiptera, Cicadoidea, Tetti-

- garctidae) // Journal of Natural History. V. 33. P. 1831–1834.
- Cocroft R.B., 2005. Vibrational communication facilitates cooperative foraging in a phloem-feeding insect // Proceedings of the Royal Society B. V. 272. № 1567. P. 1023–1029.
- Cocroft R.B., De Luca P., 2006. 6. Size – frequency relationships in insect vibratory signals // Insect sounds and communication. Physiology, behaviour, ecology and evolution. S. Drosopoulos, M.F. Claridge (Eds). Boca Raton, London, New York: Taylor & Francis. P. 99–110.
- Cocroft R.B., Gogala M., Hill P.S.M., Wessel A. (Eds), 2014. Studying Vibrational Communication. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. 462 p.
- Cocroft R.B., Rodríguez R.L., 2005. The behavioral ecology of insect vibrational communication // BioScience. V. 55. № 4. P. 323–334.
- Cocroft R.B., Shugart H.J., Konrad K.T., Tibbs K., 2006. Variation in plant substrates and its consequences for insect vibrational communication // Ethology. V. 112. P. 779–789.
- Cocroft R.B., Tieu T.D., Hoy R.R., Miles R.N., 2000. Directionality in the mechanical response to substrate vibration in a treehopper (Hemiptera: Membracidae: *Umbonia crassicornis*) // Journal of Comparative Physiology, Ser. A. V. 186. № 7–8. P. 695–705.
- Čokl A., Blassioli-Moraes M.C., Laumann R.A., Žunič A., Borges M., 2019. Chapter 7. Stinkbugs: multisensory communication with chemical and vibratory signals transmitted through different media // Hill P.S.M., Lakes-Harlan R., Mazzoni V., Narins P.M., Virant-Doberlet M., Wessel A. (Eds). Biotremology: studying vibrational behavior. Springer Nature Switzerland AG. P. 91–122.
- Conrad T., Ayasse M., 2015. The role of vibrations in population divergence in the red mason bee, *Osmia bicornis* // Current Biology. V. 25. № 21. P. 2819–2822.
- Conrad T., Ayasse M., 2019. The differences in the vibrational signals between male *O. bicornis* from three countries in Europe // Journal of Low Frequency Noise, Vibration and Active Control. V. 38. № 2. P. 871–878.
- Davranoglou L.-R., Cicirello A., Taylor G.K., Mortimer B., 2019. Planthopper bugs use a fast, cyclic elastic recoil mechanism for effective vibrational communication at small body size // PLoS Biology. V. 17. № 3. Article e3000155.
- Davranoglou L.-R., Mortimer B., Taylor G.K., Malenovsky I., 2019a. On the morphology and possible function of two putative vibroacoustic mechanisms in derbid planthoppers (Hemiptera: Fulgoromorpha: Derbidae) // Arthropod Structure and Development. V. 52. Article 100880.
- Dejan K.A., Fresquez J.M., Meyer A.M., Edgerly J.S., 2013. Maternal territoriality achieved through shaking and lunging: an investigation of patterns in associated behaviors and substrate vibrations in a colonial embiopteran, *Antipaluria urichi* // Journal of Insect Science. V. 13. Article 82.
- Devetak D., 2014. Chapter 16. Sand-borne vibrations in prey detection and orientation of antlions // Studying Vibrational Communication. Cocroft R.B., Gogala M., Hill P.S.M., Wessel A. (Eds). Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. P. 319–330.
- DeVries P.J., Cocroft R.B., Thomas J., 1993. Comparison of acoustical signals in *Maculinea* butterfly caterpillars and their obligate host *Myrmica* ants // Zoological Journal of the Linnean Society. V. 49. № 3. P. 229–238.
- De Vrijer P.W.F., 1984. Variability in calling signals of the planthopper *Javesella pellucida* (F.) (Homoptera, Delphacidae) in relation to temperature, and consequences for species recognition during distant communication // Netherlands Journal of Zoology. V. 34. № 3. P. 388–406.
- De Vrijer P.W.F., 1986. Species distinctiveness and variability of acoustic calling signals in the planthopper genus *Javesella* (Homoptera, Delphacidae) // Netherlands Journal of Zoology. V. 36. № 1. P. 162–175.
- Di Giulio A., Fattorini S., Moore W., Robertson J., Maurizi E., 2014. Form, function and evolutionary significance of stridulatory organs in ant nest beetles (Coleoptera: Carabidae: Paussini) // European Journal of Entomology. V. 111. № 5. P. 692–702.
- Di Giulio A., Maurizi E., Barbero F., Sala M., Fattorini S., Balletto E., Banelli S., 2015. The pied piper: a parasitic beetle's melodies modulate ant behaviours // PLoS One. V. 10. № 7. Article e0130541.
- Drosopoulos S., Claridge M.F. (Eds), 2006. Insect sounds and communication. Physiology, behaviour, ecology and evolution. Boca Raton, London, New York: Taylor & Francis. 532 p.
- Eberhard M.J.B., Eberhard S.H., 2015. Evolution and diversity of vibrational signals in Mantophasmatodea (Insecta) // Journal of Insect Behavior. V. 26. № 3. P. 352–370.
- Eberhard M.J.B., Lang D., Metscher B., Pass G., Picker M.D., Wolf H., 2010. Structure and sensory physiology of the leg scolopidial organs in Mantophasmatodea and their role in vibrational communication // Arthropod structure and development. V. 39. № 4. P. 230–241.
- Eberhard M.J.B., Picker M.D., 2008. Vibrational communication in two sympatric species of Mantophasmatodea (Heelwalkers) // Journal of Insect Behavior. V. 21. № 4. Article 240.
- Eberhard M.J.B., Picker M.D., 2019. Chapter 15. Vibrational Communication in Heelwalkers (Mantophasmatodea) // Hill P.S.M., Lakes-Harlan R., Mazzoni V., Narins P.M., Virant-Doberlet M., Wessel A. (Eds). Biotremology: studying vibrational behavior. Springer Nature Switzerland AG. P. 293–307.
- Eriksson A., Anfora G., Lucchi A., Virant-Doberlet M., Mazzoni V., 2011. Inter-plant vibrational communication in a leafhopper insect // PLoS One. V. 6. № 5. Article e19692.
- Fertin A., Casas J., 2007. Orientation towards prey in antlions: efficient use of wave propagation in sand // Journal of Experimental Biology. V. 210. P. 3337–3343.
- Fletcher L.E., Yack J.E., Fitzgerald T.D., Hoy R.R., 2006. Vibrational communication in the cherry leaf roller caterpillar *Caloptilia serotinella* (Gracillarioidea: Gracillariidae) // Journal of Insect Behavior. V. 19. № 1. P. 1–18.
- Giard M.A., 1889. Sur la castration parasitaire des *Typhlocyba* par une larve d'Hyménoptère (*Aphelopus melaleucus* Dalm.) et par une larve de Diptère (*Atelenevra spuria* Meig.) // Comptes rendus de l'Académie des Sciences. T. 109. № 19. P. 708–710.
- Gibson J.S., Cocroft R.B., 2018. Vibration-guided mate searching in treehoppers: directional accuracy and sam-

- pling strategies in a complex sensory environment // Journal of Experimental Biology. V. 221. № 6. Article jeb175083.
- Gogala M., 2006. 21. Vibratory signals produced by Heteroptera – Pentatomorpha and Cimicomorpha // Insect sounds and communication. Physiology, behaviour, ecology and evolution. S. Drosopoulos, M.F. Claridge (Eds). Boca Raton, London, New York: Taylor & Francis. P. 275–295.
- Gogala M., Trillar T., 2018. Cicadas using two mechanisms and communication channels for acoustic and vibrational communication // 2nd International Symposium on Biotremology, 2018. Abstract Book. Centro Congressi, Riva del Garda, Trento, Italy, September 4–6, 2018. P. 22.
- Gordon S.D., Krugner R., 2019. Chapter 18. Mating disruption by vibrational signals: applications for management of the glassy-winged sharpshooter // Hill P.S.M., Lakes-Harlan R., Mazzoni V., Narins P.M., Virant-Doberlet M., Wessel A. (Eds). Biotremology: studying vibrational behavior. Springer Nature Switzerland AG. P. 355–373.
- Guedes R.N.C., Matheson S.M., Frei B., Smith M.L., Yack J.E., 2012. Vibration detection and discrimination in the masked birch caterpillar (*Drepana arcuata*) // Journal of Comparative Physiology. Ser. A. V. 198. № 5. P. 325–335.
- Gwynne D.T., 2004. Reproductive behavior of ground weta (Orthoptera: Anostomatidae): drumming behavior, nuptial feeding, post-copulatory guarding and maternal care // Journal of the Kansas Entomological Society. V. 77. № 4. P. 414–428.
- Hartbauer M., Gepp J., Hinteregger K., Koblmüller S., 2015. Diversity of wing patterns and abdomen-generated substrate sounds in 3 European scorpionfly species // Insect Science. V. 22. № 4. P. 521–531.
- Hager F.A., Kirchner W.H., 2019. Chapter 12. Directionality in insect vibration sensing: behavioral studies of vibrational orientation // Hill P.S.M., Lakes-Harlan R., Mazzoni V., Narins P.M., Virant-Doberlet M., Wessel A. (Eds). Biotremology: studying vibrational behavior. Springer Nature Switzerland AG. P. 235–255.
- Hager F.A., Krausa K., Kirchner W.H., 2019. Chapter 16. Vibrational behavior in termites (Isoptera) // Hill P.S.M., Lakes-Harlan R., Mazzoni V., Narins P.M., Virant-Doberlet M., Wessel A. (Eds). Biotremology: studying vibrational behavior. Springer Nature Switzerland AG. P. 309–327.
- Henry C.S., 2006. 10. Acoustic communication in neuropterid insects // Insect sounds and communication. Physiology, behaviour, ecology and evolution. S. Drosopoulos, M.F. Claridge (Eds). Boca Raton, London, New York: Taylor & Francis. P. 153–166.
- Henry C.S., Wells M.L.M., 2015. Courtship songs of green lacewings filmed in slow motion: how a simple vibrating structure can generate complex signals (Neuroptera: Chrysopidae: *Chrysoperla*) // Journal of Insect Behavior. V. 28. № 2. P. 89–106.
- Hill P.S.M., Lakes-Harlan R., Mazzoni V., Narins P.M., Virant-Doberlet M., Wessel A. (Eds), 2019. Biotremology: studying vibrational behavior. Springer Nature Switzerland AG. 534 p.
- Hoch H., Deckert J., Wessel A., 2006. Vibrational signalling in a Gondwanan relict insect (Hemiptera: Coleorrhyncha: Peloridiidae) // Biology Letters. V. 2. P. 222–224.
- Hoch H., Asche M., Bräunig P., Ehlers S., Hill P.M.S. Kuhelj, A. Mühlethaler R., Virant-Doberlet M., Wessel A., 2019. On the evolution of the tymbalian tymbal organ: Comment on “Planthopper bugs use a fast, cyclic elastic recoil mechanism for effective vibrational communication at small body size” by Davranoglou et al. 2019 // Cicadina. V. 18. P. 13–18.
- Hofstetter R.W., Aflitto N., Bedoya C.L., Yturralde K., Dunn D.D., 2019. Chapter 21. Vibrational behavior in bark beetles: applied aspects // Hill P.S.M., Lakes-Harlan R., Mazzoni V., Narins P.M., Virant-Doberlet M., Wessel A. (Eds). Biotremology: studying vibrational behavior. Springer Nature Switzerland AG. P. 415–435.
- Hoikkala A., 2006. 11. Inheritance of male sound characteristics in *Drosophila* species // Insect sounds and communication. Physiology, behaviour, ecology and evolution. S. Drosopoulos, M.F. Claridge (Eds). Boca Raton, London, New York: Taylor & Francis. P. 167–177.
- Howard D.R., Schmidt A.P., Hall C.L., Mason A.C., 2018. Substrate-borne vibration mediates intrasexual agonism in the New Zealand cook strait giant weta (*Deinacrida rugosa*) // Journal of Insect Behavior. V. 31. № 6. P. 599–615.
- Hrcir M., Barth F.G., 2014. Chapter 18. Vibratory communication in stingless bees (Meliponini): the challenge of interpreting the signals // Studying Vibrational Communication. Cocroft R.B., Gogala M., Hill P.S.M., Wessel A. (Eds). Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. P. 349–374.
- Hrcir M., Barth F.G., Tautz J., 2006. 32. Vibratory and air-borne-sound signals in bee communication // Insect sounds and communication. Physiology, behaviour, ecology and evolution. S. Drosopoulos, M.F. Claridge (Eds). Boca Raton, London, New York: Taylor & Francis. P. 421–436.
- Hunt J.H., Richard F.-J., 2013. Intracolony vibroacoustic communication in social insects // Insectes Sociaux. V. 60. № 4. P. 403–417.
- Hunt R.E., Morton T.L., 2001. Regulation of chorusing in the vibrational communication system of the leafhopper *Graminella nigrifrons* // American Zoologist. V. 41. № 5. P. 1222–1228.
- Hunt R.E., Nault L.R., 1991. Roles of interplant movement, acoustic communication, and phototaxis in mate-location behaviour of the leafhopper *Graminella nigrifrons* // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 28. P. 315–320.
- Hussein W.B., Hussein M.A., Becker T., 2010. Detection of the red palm weevil *Rhynchophorus ferrugineus* using its bioacoustics features // Bioacoustics: The International Journal of Animal Sound and its Recording. V. 19. № 3. P. 177–194.
- Ichikawa T., Ishii S., 1974. Mating signal of the brown planthopper *Nilaparvata lugens* (Stål) (Homoptera: Delphacidae): vibration of the substrate // Applied Entomology and Zoology. V. 9. № 3. P. 196–198.
- Inta R., Evans T.A., Lai J.C.S., 2009. Effect of vibratory soldier alarm signals on the foraging behavior of subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae) // Journal of Economic Entomology. V. 102. № 1. P. 121–126.
- Kanmiya K., 1996. Discovery of male acoustic sounds in Greenhouse whitefly, *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood) (Homoptera: Aleyrodidae) // Applied Entomology and Zoology. V. 31. P. 255–262.

- Kanmiya K.*, 2006. 28. Mating behaviour and vibratory signals in whiteflies (Hemiptera: Aleyrodidae) // Insect sounds and communication. Physiology, behaviour, ecology and evolution. *S. Drosopoulos, M.F. Claridge* (Eds). Boca Raton, London, New York: Taylor & Francis. P. 365–396.
- Kanmiya K.*, 2006a. 29. Communication by vibratory signals in Diptera // Insect sounds and communication. Physiology, behaviour, ecology and evolution. *S. Drosopoulos, M.F. Claridge* (Eds). Boca Raton, London, New York: Taylor & Francis. P. 381–379.
- Kasper J., Hirschberger P.*, 2006. Vibratory communication in dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) // Insect sounds and communication. Physiology, behaviour, ecology and evolution. *S. Drosopoulos, M.F. Claridge* (Eds). Boca Raton, London, New York: Taylor & Francis. P. 405–419.
- Kerchev I.A.*, 2020. Interspecific differences of stridulatory signals in three species of bark beetles from the genus *Polygraphus* Er. (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) inhabiting the island of Sakhalin // *PeerJ*. V. 8. Article e8281.
- Kirkaldy G.W.*, 1907. Leaf-hoppers – supplement (Hemiptera) // Report of work of the Experiment Station of the Hawaiian Sugar Planters' Association, Division of Entomology. Bull. № 3. P. 1–188 + 1–3; pl. 1–20.
- Korsunovskaya O., Berezin M., Heller K.-G., Tkacheva E., Kompantseva T., Zhantiev R.*, 2020. Biology, sounds and vibratory signals of hooded katydids (Orthoptera: Tettigoniidae: Phyllophorinae) // *Zootaxa*. V. 4852. № 3. P. 309–322.
- Krausa K., Hager F.A., Kiatoko N., Kirchner W.H.*, 2017. Vibrational signals of African stingless bees // *Insectes Sociaux*. V. 64. № 3. P. 415–424.
- Lazzari C.R., Manrique G., Schilman P.E.*, 2006. Vibratory communication in Triatominae (Heteroptera) // Insect sounds and communication. Physiology, behaviour, ecology and evolution. *S. Drosopoulos, M.F. Claridge* (Eds). Boca Raton, London, New York: Taylor & Francis. P. 297–304.
- Legendre F., Marting P.R., Cocroft R.B.*, 2012. Competitive masking of vibrational signals during mate search in a treehopper // *Animal behavior*. V. 83. P. 361–368.
- Liao Y.-C., Wu Z.-Z., Yang M.-M.*, 2019. Vibrational behavior of psyllids (Hemiptera: Psylloidea): functional morphology and mechanisms // *PLoS One*. V. 14. № 9. Article e0215196.
- Liu Z., Xin Y., Xu B., Raffa K.F., Sun J.*, 2017. Sound-triggered production of antiaggregation pheromone limits overcrowding of *Dendroctonus valens* attacking pine trees // *Chemical Senses*. V. 42. № 1. P. 59–67.
- Magal C., Schöller M., Tautz J., Casas J.*, 2000. The role of leaf structure in vibration propagation // *Journal of the Acoustical Society of America*. V. 108. № 5. Pt. 1. P. 2412–2418.
- Mankin R.W.*, 2019. Chapter 20. Vibrational trapping and interference with mating of *Diaphorina citri* // *Hill P.S.M., Lakes-Harlan R., Mazzoni V., Narins P.M., Virant-Doberlet M., Wessel A.* (Eds). Biotremology: studying vibrational behavior. Springer Nature Switzerland AG. P. 399–413.
- Mankin R.W., Hodges R.D., Nagle H.T., Schal C., Pereira R.M., Koehler P.G.*, 2010. Acoustic indicators for targeted detection of stored product and urban insect pests by inexpensive infrared, acoustic, and vibrational detection of movement // *Journal of Economic Entomology*. V. 103. № 5. P. 1636–1646.
- Mazzoni V., Nieri R., Eriksson A., Virant-Doberlet M., Polajnar J., Anfora G., Lucchi A.*, 2019. Chapter 17. Mating disruption by vibrational signals: state of the field and perspectives // *Hill P.S.M., Lakes-Harlan R., Mazzoni V., Narins P.M., Virant-Doberlet M., Wessel A.* (Eds). Biotremology: studying vibrational behavior. Springer Nature Switzerland AG. P. 331–354.
- Mazzoni V., Prešern J., Lucchi A., Virant-Doberlet M.*, 2009. Reproductive strategy of the Nearctic leafhopper *Scaphoideus titanus* Ball (Hemiptera: Cicadellidae) // *Bulletin of Entomological Research*. V. 99. P. 401–413.
- McNett G.D., Cocroft R.B.*, 2008. Host shifts favor vibrational signal divergence in *Enchenopa binotata* treehoppers // *Behavioral Ecology*. V. 19. P. 650–656.
- McNett G.D., Luan L.H., Cocroft R.B.*, 2010. Wind-induced noise alters signaler and receiver behavior in vibrational communication // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. V. 64. № 12. P. 2043–2051.
- McNett G.D., Miles R.N., Homentcovski D., Cocroft R.B.*, 2006. A method for two-dimensional characterization of animal vibrational signals transmitted along plant stems // *Journal of Comparative Physiology, Ser. A*. V. 192. № 12. P. 1245–1251.
- McVean A., Field L.*, 2009. Communication by substratum vibration in the New Zealand tree weta, *Hemideina femorata* (Stenopelmatidae: Orthoptera) // *Journal of Zoology*. V. 239. P. 101–122.
- Michelsen A., Fink F., Gogala M., Traue D.*, 1982. Plants as transmission channels for insect vibrational songs // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. V. 11. P. 269–281.
- Morris G.K., de Luca P.A.*, 1998. Courtship communication in meadow katydids: female preference for large male vibrations // *Behaviour*. V. 135. № 6. P. 777–794.
- Morris G.K., Mason A.C., Wall P., Belwood J.J.*, 1994. High ultrasonic and tremulation signals in neotropical katydids (Orthoptera: Tettigoniidae) // *Journal of Zoology*. V. 233. № 1. P. 129–163.
- Newport G.*, 1851. On the anatomy and affinities of *Pteronacys regalis*, Newm.: with a postscript, containing descriptions of some American Perlidae, together with notes on their habits // *Transactions of the Linnean Society of London*. V. 20. P. 425–452; pl. 21.
- Oberst S., Lai J.C.S., Evans T.A.*, 2019. Chapter 5. Physical basis of vibrational behaviour: channel properties, noise and excitation signal extraction // *Hill P.S.M., Lakes-Harlan R., Mazzoni V., Narins P.M., Virant-Doberlet M., Wessel A.* (Eds). Biotremology: studying vibrational behavior. Springer Nature Switzerland AG. P. 53–78.
- Ossiannilsson F.*, 1949. Insect drummers. A study on the morphology and function of the sound-producing organ of Swedish Homoptera Auchenorrhyncha with notes on their sound production // *Opuscula Entomologica*. Suppl. 10. P. 1–145.
- Ossiannilsson F.*, 1950. Sound-production in psyllids (Hem. Hom.) // *Opuscula Entomologica*. V. 15. № 3. P. 202.
- Pearman J.V.*, 1928. On sound production in the Psocoptera and on a presumed stridulatory organ // *Entomologist's monthly magazine*. V. 64. P. 179–186.
- Pepicciello I., Cini A., Nieri R., Mazzoni V., Cervo R.*, 2018. Adult–larval vibrational communication in paper wasps: the role of abdominal wagging in *Polistes dominus*

- la* // Journal of Experimental Biology. V. 221. Article jeb186247.
- Polajnar J., Eriksson A., Stacconi M.V.R., Lucchi A., Anfora G., Virant-Doberlet M., Mazzoni V., 2014. The process of pair formation mediated by substrate-borne vibrations in a small insect // Behavioural Processes. V. 107. P. 68–78.
- Polajnar J., Maistrello L., Ibrahim A., Mazzoni V., 2019. Chapter 19. Can vibrational playback improve control of an invasive stink bug? // Hill P.S.M., Lakes-Harlan R., Mazzoni V., Narins P.M., Virant-Doberlet M., Wessel A. (Eds). Biotremology: studying vibrational behavior. Springer Nature Switzerland AG. P. 375–398.
- Proaño C.B., Cruz S., McMillan D.M., Edgerly J.S., 2012. Exploration of substrate vibrations as communication signals in a webspinner from Ecuador (Embioptera: Clothodidae) // Neotropical Entomology. V. 41. P. 196–203.
- Purcell A.H., Loher W., 1976. Acoustical and mating behaviour of two taxa in the *Macrostes fascifrons* species complex // Annals of the Entomological Society of America. V. 69. № 3. P. 513–518.
- Reyes-Castillo P., Jarman M., 1980. Some notes on larval stridulation in neotropical Passalidae (Coleoptera: Lamellicornia) // The Coleopterists Bulletin. V. 34. № 3. P. 263–270.
- Riede K., 1996. Diversity of sound-producing insects in a Bornean lowland rain forest // Tropical Rainforest Research. Netherlands, Kluwer Acad. Publ. P. 77–84.
- Riva F., Barbero F., Bonelli S., Balletto E., Casacci L.P., 2017. The acoustic repertoire of lycaenid butterfly larvae // Bioacoustics. V. 26. № 1. P. 77–90.
- Roces F., Tautz J., Hölldobler B., 1993. Stridulation in leaf-cutting ants: short-range recruitment through plant-borne vibrations // Naturwissenschaften. V. 80. P. 521–524.
- Rupprecht R., 1974. Vibrationssignale bei der Paarung von *Panorpa* (Mecoptera/Insecta) // Experientia. V. 30. № 4. P. 340–341.
- Sala M., Casacci L.P., Balletto E., Bonelli S., Barbero F., 2014. Variation in butterfly larval acoustics as a strategy to infiltrate and exploit host ant colony resources // PLoS One. V. 9. № 4. Article e94341.
- Saxena K.N., Kumar H., 1980. Interruption of acoustic communication and mating in a leafhopper and planthopper by aerial sound vibrations picked up by plants // Experientia. V. 36. P. 933–936.
- Saxena K.N., Kumar H., 1984. Acoustic communication in the sexual behaviour of the leafhopper, *Amrasca devastans* // Physiological Entomology. V.9. P.77–86.
- Schal C., Gautier J.-Y., Bell W.J., 1984. Behavioural ecology of cockroaches // Biological Reviews. V. 59. № 2. P. 209–254.
- Schmitt M., Traue D., 1990. Morphological and bioacoustic aspects of stridulation in Criocerinae (Coleoptera, Chrysomelidae) // Zoologischer Anzeiger. T. 225. № 5–6. S. 225–240.
- Schuster J.C., 1983. Acoustical signals of passalid beetles: complex repertoires // Florida Entomologist. V. 66. № 4. P. 486–496.
- Scott J., Kawahara A., Skevington J., Yen S.-H., Sami A., Smith M.L., Yack J.E., 2010. The evolutionary origins of ritualized acoustic signals in caterpillars // Nature Communications. V. 1. № 1. Article 4.
- Smit F.G.A.M., 1981. The song of a flea – a stridulating mechanism in Siphonaptera? // Entomologica Scandinavica (suppl.). V. 15. P. 171–172.
- Stewart K.W., 2001. Vibrational communication (drumming) and mate-searching behavior of stoneflies (Plecoptera); evolutionary considerations // Ed. Domínguez E. Trends in research in Ephemeroptera and Plecoptera. Boston, MA: Springer. P. 217–225.
- Stewart K.W., Sundberg J.B., 2006. Vibratory communication and mate searching behaviour in stoneflies // Insect sounds and communication. Physiology, behaviour, ecology and evolution. S. Drosopoulos, M.F. Claridge (Eds). Boca Raton, London, New York: Taylor & Francis. P. 179–186.
- Stölting H., Moore T.E., Lakes-Harlan R., 2002. Substrate vibrations during acoustic signalling in the cicada *Okanagana rimosa* // Journal of Insect Science. V. 2. № 1. Article 2.
- Stritih N., Čokl A., 2012. Mating behaviour and vibratory signalling in non-hearing cave crickets reflect primitive communication of Ensifera // PloS One. V. 7. № 10. Article e47646.
- Stritih N., Čokl A., 2014. Chapter 19. The role of frequency in vibrational communication of Orthoptera // Studying Vibrational Communication. Cocroft R.B., Gogala M., Hill P.S.M., Wessel A. (Eds). Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. P. 375–393.
- Strauss J., Stritih N., Lakes-Harlan R., 2014. The subgenual organ complex in the cave cricket *Troglophilus neglectus* (Orthoptera: Rhaphidophoridae): comparative innervation and sensory evolution // Royal Society open science. V. 1. Article 140240.
- Strauss J., Lakes-Harlan R., 2017. Vibrational sensitivity of the subgenual organ complex in female *Sipyloidea sipyloidea* stick insects in different experimental paradigms of stimulus direction, leg attachment, and ablation of a connective tibial sense organ // Comparative Biochemistry and Physiology. Part A: Molecular and integrative physiology. V. 203. P. 100–108.
- Strauss J., Lomas K., Field L.H., 2017. The complex tibial organ of the New Zealand ground weta: sensory adaptations for vibrational signal detection // Scientific Reports. V. 7. Article 2031.
- Strübing H., Rollenhagen T., 1988. Ein neues Aufnehmersystem für Vibrationssignale und seine Anwendung auf Beispiele aus der Familie Delphacidae (Homoptera-Cicadina) // Zoologische Jahrbücher. Abteilung für allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere. V. 92. S. 245–268.
- Suryanarayanan S., Hermanson J.C., Jeanne R.L., 2011. A mechanical signal biases caste development in a social wasp // Current Biology. V. 21. № 3. P. 231–235.
- Tishechkin D.Yu., 2000. Vibrational communication in Aphrodinae leafhoppers (Deltocephalinae auct., Homoptera: Cicadellidae) and related groups with notes on classification of higher taxa // Russian Entomological Journal. V. 9. № 1. P. 1–66.
- Tishechkin D.Yu., 2000a. Vibrational communication in Cicadellinae sensu lato and Typhlocybininae leafhoppers (Homoptera: Cicadellidae) with notes on classification of higher taxa // Russian Entomological Journal. V. 9. № 4. P. 283–314.
- Tishechkin D.Yu., 2003. Vibrational communication in leafhoppers from Ulopides subfamilies group (Homoptera:

- Cicadellidae) and Membracidae with notes on classification of higher taxa // Russian Entomological Journal. V. 12. № 1. P. 11–58.
- Tishechkin D. Yu.*, 2003a. Vibrational communication in Cercopoidea and Fulgoroidea (Homoptera: Cicadina) with notes on classification of higher taxa // Russian Entomological Journal. V. 12. № 2. P. 129–181.
- Tishechkin D. Yu.*, 2006. Vibratory communication in Psylloidea (Homoptera) // Insect sounds and communication. Physiology, behaviour, ecology and evolution. *S. Drosopoulos, M.F. Claridge* (Eds). Boca Raton, London, New York, Taylor & Francis. P. 357–363.
- Tishechkin D. Yu.*, 2006a. On the structure of stridulatory organs in jumping plant lice (Homoptera: Psyllinea) // Russian Entomological Journal. V. 15. № 3. P. 335–340.
- Tishechkin D. Yu.*, 2007. Background noises in vibratory communication channels of Homoptera (Cicadinea and Psyllinea) // Russian Entomological Journal. V. 16. № 1. P. 39–46.
- Tishechkin D. Yu.*, 2008. On the similarity of temporal pattern of vibrational calling signals in different species of Fulgoroidea (Homoptera: Auchenorrhyncha) // Russian Entomological Journal. V. 17. № 4. P. 349–357.
- Tishechkin D. Yu.*, 2011. Do different species of grass-dwelling small Auchenorrhyncha (Homoptera) have private vibrational communication channels? // Russian Entomological Journal. V. 20. № 2. P. 135–139.
- Tishechkin D. Yu., Bukhvalova M.A.*, 2010. Acoustic communication in grasshopper communities (Orthoptera: Acrididae: Gomphocerinae): segregation of acoustic niches // Russian Entomological Journal. V. 18. № 3. P. 165–188.
- Velilla E., Muñoz M., Quiroga N., Symes L., ter Hofstede H.M., Page R.A., Simon R., Eilers J., Halfwerk W.*, 2020. Gone with the wind: is signal timing in a neotropical katydid an adaptive response to variation in wind-induced vibratory noise? // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 74. № 5. Article 59.
- Virant-Doberlet M., Čokl A.*, 2004. Vibrational communication in insects // Neotropical Entomology. V. 33. № 2. P. 121–134.
- Virant-Doberlet M., Kuhelj A., Polajnar J., Šturm R.*, 2019. Predator-prey interactions and eavesdropping in vibrational communication networks // Frontiers in Ecology and Evolution. V. 7. Article 203.
- Wessel A.*, 2006. 30. Stridulation in the Coleoptera – an overview // Insect sounds and communication. Physiology, behaviour, ecology and evolution. *Drosopoulos S., Claridge M.F.* (Eds). Boca Raton, London, New York: Taylor & Francis. P. 397–403.
- Wignall A.E., Taylor P.W.*, 2011. Assassin bug uses aggressive mimicry to lure spider prey // Proceedings of the Royal Society B. V. 278. P. 1427–1433.
- Yack J.E., Smith M.L., Weatherhead P.J.*, 2001. Caterpillar talk: acoustically mediated territoriality in larval Lepidoptera // Proceedings of the National Academy of Sciences. V. 98. № 20. P. 11371–11375.
- Zych A.F., Mankin R.W., Gillooly J.F., Foreman E.*, 2012. Stridulation by *Jadera haematoloma* (Hemiptera: Rhopalidae): production mechanism and associated behaviors // Annals of the Entomological Society of America. V. 105. № 1. P. 118–127.

VIBRATIONAL COMMUNICATION IN INSECTS

D. Yu. Tishechkin*

Faculty of Biology, M.V. Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119234 Russia

**e-mail: macropsis@yandex.ru*

Modern literature on insect vibroacoustics is reviewed. Various methods of recording the vibration signals and the possibilities of their application to taxonomic, ethological and biophysical research are described. The problem of the type of acoustic communication (vibrational or sound) in relation to insect body size is discussed. Vibrational communication is shown to exist in representatives of most orders. Vibrational signals are used not only in male-female communication, but also in other intra- and interspecific interactions of adults and, occasionally, larvae, including acoustic mimicry. In addition, when searching for a prey, predators and parasitoids can navigate using vibrational noises produced during its mechanical activity, and the prey can perceive noises produced by the predator's movements. In addition, some sound-producing insects are also capable of producing and perceiving vibrational signals, thus using bimodal vibrational-sound communication. Different aspects of oscillation propagation in solid substrates are considered, namely, the effect of frequency filtering in the substrate on the characteristics of signals, the communication range, the possibility of interplant propagation of vibration signals via the contact of their aboveground or underground parts, the problem of localization of the vibration source caused by nonlinear signal attenuation and resonance in the substrate, as well as biotic and abiotic noises in the channels of vibrational communication. The main applied possibilities of insect vibroacoustics such as the use of noises preventing successful communication of a male and a female, acoustic traps, repelling signals, and the detection of insect pests in different substrates are briefly discussed.

Keywords: insects, bioacoustics, vibrational communication, acoustic signals, vibroreception

УДК 595.731

АССОЦИАТИВНОЕ ОБУЧЕНИЕ И ПАМЯТЬ ТРИПСОВ *THRIPS TABACI* (THYSANOPTERA, THRIPIDAE)

© 2022 г. М. А. Федорова^а, *, С. Э. Фарисенков^а, А. В. Тимохов^а, А. А. Полилов^а^аМосковский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
биологический факультет, кафедра энтомологии, Москва, 119234 Россия

*e-mail: mariafedorova1997@gmail.com

Поступила в редакцию 10.03.2021 г.

После доработки 17.03.2021 г.

Принята к публикации 18.03.2022 г.

Миниатюризация приводит к значительным перестройкам в строении мозга насекомых. Вопрос о том, как эти перестройки влияют на работу мозга, представляет большой интерес для понимания эволюции мозга и когнитивных особенностей животных. Способность к обучению описана у нескольких видов миниатюрных насекомых, но условия эксперимента подбирались индивидуально для каждого вида и не были стандартизированы, что затрудняет сравнительный анализ данных. Используемая для обучения насекомых термоарена на основе водного лабиринта Морриса была преобразована нами для исследования возможности обучения микронасекомых. С помощью этой установки изучено поведение *Thrips tabaci* (Thysanoptera, Thripidae) и впервые выявлены способности к ассоциативному обучению и формированию памяти у трипсов.

Ключевые слова: микронасекомые, миниатюризация

DOI: 10.31857/S0044513422080062

Микронасекомые в последние годы становятся модельными объектами нейробиологии, так как их миниатюрный мозг с небольшим числом нейронов можно исследовать намного быстрее, чем мозг крупных животных (Makarova et al., 2021). Однако их способность к таким сложным формам поведения, как формирование ассоциативного обучения и памяти, остаются почти не исследованными.

Ассоциативное обучение – одна из форм обучения, при котором в ЦНС формируется стойкая связь между изначально безразличным для животного стимулом и тем, который оказывает на него определенное положительное или отрицательное действие. Поведение насекомых очень пластично, они способны к формированию моделей поведения, которые в определенных условиях приводят к максимальному успеху (Loukola et al., 2017; MaBouDi et al., 2020). Процесс обучения сопряжен с обобщением стимулов (Roper et al., 2017), благодаря чему насекомые узнают целевой паттерн даже при его частичном изменении. Например, они способны при наличии зрительных помех, таких как пятна и полосы, выбирать объект по признаку двцветности, абстрагируясь от других его характеристик (Мазохин-Поршняков, 1968, 1969). Наличие памяти или способности к сохранению личного опыта в виде обобщенных

представлений – это свойство животных с высокоорганизованной нервной системой, которое имеет большое адаптивное значение (Мазохин-Поршняков, 1970а). Особенности процесса обучения и время сохранения информации в памяти зависят от условий среды, силы стимула, биологии вида и индивидуальных особенностей особи (Карцев, Мазохин-Поршняков, 1989; Iakovlev, Reznikova, 2019; Reznikova, 2020; Nityananda, Chitka, 2021). Хотя для обучения насекомым достаточно и одного стимула (De Agrò et al., 2020), в дикой природе их восприятие мультимодально (Mansur et al., 2018; Minoli et al., 2018; Vuehlmann et al., 2020). Главными для насекомых являются зрительная (Мазохин-Поршняков, 1970; Bowdish, Bultman, 1993; Keasar et al., 2000; Wessnitzer et al., 2008) и ольфакторная сенсорные системы (Matsumoto, Mizunami, 2002; Watanabe et al., 2003; McGuire et al., 2005). Соответствующие им стимулы используются в экспериментах поодиночке (Watanabe et al., 2003; Baeder, King, 2004; McGuire et al., 2005) или в сочетании (Chilaka et al., 2012). Они позволяют насекомым искать места для успешных яйцекладок (Arthur, 1966; Prokory et al., 1982; Keasar et al., 2000), для строительства гнезд (Loukola et al., 2020) и питания (Dukas, Duan, 2000), позволяют быстрее находить половых партнеров, эффективнее избегать опасности.

Часто в экспериментах по обучению насекомых используются ольфакторные сигналы, так как в природе запахи являются значимыми стимулами для большинства насекомых (Kaissling, 1971). Обучение насекомых может происходить как с помощью попарного объединения стимулов, так и, напротив, их разобщения (Schleyer et al., 2018). Так, насекомых, приученных к тому, что пища находится там, где нет запаха, ольфакторные стимулы отталкивали. Запахи используют при аверсивном обучении, сочетая их с воздействием электрического тока (Tully, Quinn, 1985; McGuire et al., 2005) или солевого раствора (Matsumoto, Mizunami, 2002; Watanabe et al., 2003), или же, напротив, при обучении на основе положительного подкрепления, такого как успешная яйцекладка (Yong et al., 2007; Farahani et al., 2014). Несмотря на распространенность в лабораторных исследованиях, такой подход осложнен необходимостью тестирования насекомых на изначальное предпочтение запахов и выбирать привлекающие, отталкивающие либо нейтральные, в зависимости от того, положительные или отрицательные стимулы использовали при обучении (Matsumoto, Mizunami, 2002; Yong et al., 2007; Farahani et al., 2014).

Для обучения насекомых также часто используют визуальные стимулы. Перепончатокрылые, например, способны к обработке сложнейших визуальных стимулов, вплоть до распознавания лица (Avarguès-Weber et al., 2018). Такой метод, однако, применим только в отношении насекомых, у которых изначально выражено поисковое поведение, в то время как возможность аверсивного обучения требует от насекомого наличия только базовых безусловных рефлексов.

Результат обучения можно оценить по рефлексу вытягивания хоботка (Giurfa, Malun, 2004; Vinauger et al., 2013), рефлексу отдергивания конечности (Horridge, 1962; Disterhoft et al., 1968), по антеннальному ответу (Pomaville, Lent, 2018). В таких опытах также может применяться как обучение на основе положительного подкрепления – предъявление сахарного раствора (Giurfa, Malun, 2004) или запаха пищи (Pomaville, Lent, 2018), так и аверсивное обучение – воздействие высокой температурой (Vinauger et al., 2013) или электрическим током (Horridge, 1962; Disterhoft et al., 1968). Для использования такого метода подопытное насекомое должно быть достаточно крупным, чтобы можно было зафиксировать его для удобства наблюдения безусловных рефлексив, не повредив.

Метод обучения, который ранее был проверен на сверчках *Gryllus bimaculatus* De Geer 1773 (Orthoptera, Gryllidae) (Wessnitzer et al., 2008) и дрозофилах *Drosophila melanogaster* Meigen 1830 (Diptera, Drosophilidae) (Ofstad et al., 2011), основан на из-

бегании насекомым некомфортной температуры. Такой метод хорош своей универсальностью и простотой использования. Он подходит для работы с насекомыми любых размеров, имеющих любые физиологические особенности – можно подобрать подходящую температуру и визуальный стимул, в зависимости от решающей способности зрения данного вида.

Уменьшение размеров тела значительно влияет на организацию насекомого, и эти изменения в большой степени затрагивают нервную систему (Polilov, 2015). Значительная олигомеризация и компактизация центральной нервной системы, многократное уменьшение числа и размера нейронов – лишь часть из многих особенностей строения нервной системы микронасекомых (Polilov, 2015).

У всех ранее изученных миниатюрных насекомых и пауков было подтверждено наличие способности к обучению. Яйцевые паразитоиды *Trichogramma thalense* Pinto et Oatman 1985 (Hymenoptera, Trichogrammatidae) обучались запоминать цвет подложки, на которой находились яйца хозяина, и предпочитали этот цвет при последующем поиске и выборе хозяина (Keasar et al., 2000). В экспериментах с *T. ostrinae* Pang et Chen 1974, *T. evanescens* Westwood 1833 и *T. brassicae* Bezdenko 1968 особей учили ассоциировать различные запахи с наличием кладки яиц хозяина (Yong et al., 2007; Huigens et al., 2009; Farahani et al., 2014). Жуки-перокрылки *Nephanes titan* Newman 1834 (Coleoptera, Ptiliidae) были способны как к аверсивному обучению, так и к обучению на основе положительного подкрепления – в этих случаях подложки разных цветов были пропитаны раствором соли либо раствором питательных компонентов соответственно (Polilov et al., 2019). При сравнении числа ошибок при плетении паутины у разных видов пауков-кругопрядов *Aganeidae* Clerck 1758 (Araneae) не было обнаружено различий между представителями видов среднего и мелкого размерных классов (Eberhard, 2007). Результаты этих экспериментов говорят о том, что значительные перестройки ЦНС в ходе миниатюризации не приводят к потере возможности формировать ассоциативные связи.

Некоторое влияние размеров тела на память было показано на примере миниатюрных паразитоидов *Nasonia vitripennis* Walker 1836 (Hymenoptera, Pteromalidae) и *T. evanescens*. Путем искусственного отбора были получены более мелкие и более крупные особи обоих видов. Память у мелких *N. vitripennis* была хуже, чем у крупных, но их скорость реакции в тестах с ольфакторными стимулами оказалась выше. У *T. evanescens*, относительный размер мозга которых примерно одинаков у крупных и мелких особей, размер тела не влиял на память (van der Woude et al., 2018).

У животных существует несколько типов памяти, каждому из которых присущи свои функции (Shettleworth, 1993). Динамика их формирования различна у разных видов. Кратковременная память насекомых длится не более часа, среднепродолжительная длится до пяти часов (Schwärzel, Müller, 2006). Оба этих типа памяти являются чувствительными к анестезии и пропадают под ее воздействием (Davis, Zhong, 2017). По разным данным, либо через два часа (Margulies et al., 2005), либо сразу после тренировки (Davis, Zhong, 2017) начинает формироваться память, устойчивая к анестезии. Ее длительность составляет как минимум до 24 ч у *D. melanogaster* (Margulies et al., 2005) и до 72 ч у наездников из рода *Cotesia* Cameron 1891 (Hymenoptera, Braconidae) (Smid et al., 2007). Через 72 ч после тренировки остается только память, требующая подключения механизмов белкового синтеза, — долговременная (Smid et al., 2007).

Трипсы (Thysanoptera) — один из древнейших отрядов рецентных насекомых (Rasnitsyn, Quicke, 2002; Grimaldi, Engel, 2005). Нервная система миниатюрных представителей отряда претерпевает типичные для микронасекомых изменения, такие как олигомеризация и компактизация (Макарова, Полилов, 2017). Исследования их сложных глаз говорят о высокой светочувствительности, но низкой разрешающей способности зрения ввиду небольшого количества фасеток (Мазохин-Поршняков, Казякина, 1983). Трипсы демонстрируют явный положительный фототаксис (Shull, 1902; Salas, 1994) и предпочтение разных цветов (Beavers et al., 1971; Beckham, 1969; Lu, 1990; Demirel, Yildirim, 2008; Elimem, Chermiti, 2012) в зависимости от вида. Способность к обучению у представителей этого отряда ранее не была изучена.

В данной работе представлены результаты исследований способности трипсов к ассоциативному обучению и формированию памяти.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объект исследования — имаго *Thrips tabaci* Lindeman 1889 (Thysanoptera, Thripidae) (длина тела 1.4 ± 0.1 мм). Сбор материала и эксперименты были проведены на Звенигородской биологической станции имени С.Н. Скадовского в июле 2019 г. Трипсы были собраны на нивянике *Leucanthemum* sp. (Asteraceae) и клевере *Trifolium* sp. (Fabaceae). До эксперимента насекомые находились в боксах с кормовыми растениями не более пяти часов. Во время перерывов между тестами насекомых (вместе с фрагментами соцветий кормовых растений) отсаживали в отдельные пластиковые пробирки объемом 2 мл.

Экспериментальная установка представляет собой термоарену. Прототипом термоарены послужила установка для обучения *Drosophila melanogaster* (Ofstad et al., 2011), которая, в свою очередь, была адаптацией водного лабиринта Морриса (Morris, 1981) для работы с насекомыми. Установка Морриса состояла из небольшого бассейна с поочередно поднимающимися островками и экрана вокруг него. Вместо воды и островков в термоарене присутствуют горячая поверхность и участки с комфортной температурой соответственно. Принцип работы таких установок состоит в том, что животное, в попытках избежать воды или высокой температуры, ищет комфортный участок — сушу или прохладу. В тестовой группе этому участку соответствует целевой паттерн на экране. С увеличением числа попыток животное должно обучаться находить комфортный участок по визуальному ориентиру.

Основная часть установки состоит из модуля температурной регуляции, арены и светодиодного экрана (рис. 1).

Модуль температурной регуляции представляет собой массивный радиатор, на котором закреплены нагревательные элементы и термоэлектрические модули Пельтье Tec1-00706. Нагревательные элементы поддерживают заданную температуру радиатора и управляются цифровым контроллером с термореле. Термопара контроллера установлена непосредственно под поверхностью, контактирующей с ареной. При нулевом гистерезисе амплитуда колебаний температуры радиатора не превышает 1°C . Модули Пельтье питаются от стабилизированного источника тока, регуляция температуры осуществляется с помощью инфракрасного тепловизора Seek Thermal Compact PRO путем тонкой подстройки тока питания, при этом разница температур между модулями не превышает 1°C . При включении и выключении модуля Пельтье температура стабилизируется за 15 с.

Арена состоит из рамки, на которую наклеено покровное стекло с тонким кольцом, ограничивающим свободу передвижения насекомых в пределах круга диаметром 28 мм. Толщина стекла составляет 0.15 мм, благодаря чему оно быстро охлаждается, а при включении и выключении холодных точек не возникает дополнительной временной задержки. В то же время, за счет достаточно высокого удельного теплового сопротивления стекла на границе горячей и холодной зоны обеспечивается резкий температурный градиент. Нижняя поверхность стекла окрашена белой краской. Высота рабочей зоны составляет 0.3 ± 0.025 мм, сверху она закрыта круглым покровным стеклом. Высота достаточна для свободного перемещения насекомых внутри, но при этом не позволяет им переходить на верхнее стекло. Рам-

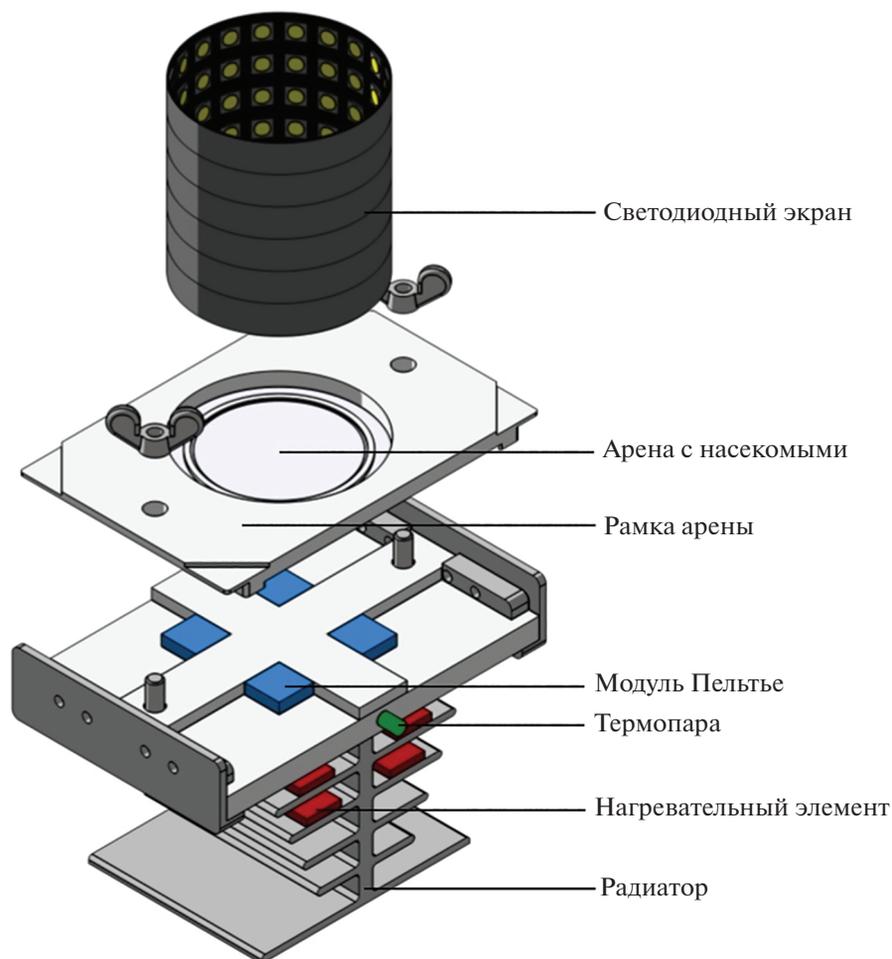


Рис. 1. Установка для экспериментов с микронасекомыми.

ка арены жестко фиксируется на модуле терморегуляции и имеет посадочный паз для экрана.

Кольцевой экран с внешним диаметром 44 мм выполнен в виде матрицы адресуемых (индивидуально управляемых) RGB светодиодов WS2812B. Каждый из 6 рядов пикселей экрана состоит из 20 светодиодов, чего достаточно ввиду низкой разрешающей способности зрения микронасекомых (Макарова, Polilov, 2018).

Управление экраном и холодными точками реализовано на платформе Arduino M0 Pro на базе микроконтроллера ATSAMD21G18 с помощью оригинального программного обеспечения Insect Controller.

Протокол эксперимента был разработан на основе работы по обучению *D. melanogaster* (Ofstad et al., 2011). В результате проведенных нами модификаций данная методика позволяет изучать способность к ассоциативному обучению различных мельчайших насекомых.

Трипсов индивидуально помещали на арену (рис. 2). Поверхность под ней была нагрета до температуры $37 \pm 0.5^\circ\text{C}$. В ходе предварительных экспериментов температура была подобрана таким образом, чтобы насекомое стремилось ее избегать, но не погибло и не испытывало перегрева. Температура холодного участка составляла $25 \pm 1^\circ\text{C}$, что соответствует температуре, при которой насекомых содержали до экспериментов и между тестами.

Рисунок экрана (рис. 3) состоял из целевого паттерна — вертикальной черной полосы, обрамленной двумя вертикальными белыми полосами, и горизонтальных полос, необходимых для выравнивания яркости по периметру, чтобы избежать фототаксиса у насекомых. Яркость экрана была настроена таким образом, что освещенность в рабочей зоне была близкой к естественной и составляла 100 лк. Целевой паттерн с вертикальными полосами в тестовом эксперименте располагался напротив холодного участка, в то время как в контрольном эксперименте этот паттерн пере-

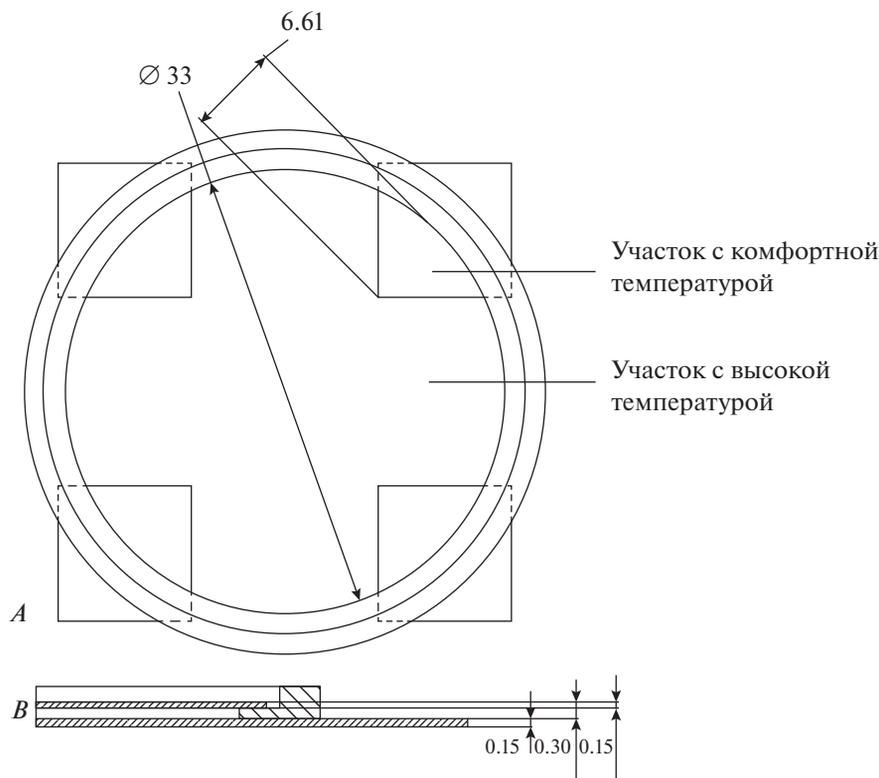


Рис. 2. Чертеж arenas: *A* — вид сверху; *B* — arena в разрезе, снизу вверх: нижнее стекло, рабочая зона, покрывное стекло. Размеры приведены в миллиметрах.

ключался случайно в одно из четырех возможных положений.

Эксперимент состоял из предварительного теста (T_0), 10 повторностей обучения и трех последующих тестов на память. В начале эксперимента насекомое помещали на арену без включенных холодных участков и 1 мин регистрировали его перемещения по арене. Результаты этого теста (T_0) служили контролем для дальнейших тестов и возможных исходных предпочтений в выборе сектора. Далее начинался сеанс обучения, был включен один из холодных участков (с соответствующим положением экрана), и трипс должен был найти его. Через 1 мин после того, как насекомое находило холодный участок и располагалось в его пределах (время, предположительно необходимое для выработки ассоциации местоположения с визуальными стимулами на экране), его выключали одновременно с включением одного из соседних (по часовой стрелке или против часовой стрелки), одновременно с этим происходило переключение рисунка экрана в соответствующее положение. Насекомое непрерывно проходило через 10 циклов поиска холодного участка, каждый из которых сопровождался последующей минутной задержкой перед переключением. Сеанс обучения в общей сложности занимал 18–24 мин. Сразу после прохождения 10 циклов обучения

проводили первый тест (T_1), в ходе которого визуальный ориентир переключали в новое положение, как и во время сеанса обучения, но соответствующий холодный участок не включали. При этом регистрировали перемещение насекомого на горячей арене в течение 1 мин с момента пересечения им границы ранее охлажденного сектора. Через час после сеанса обучения проводили второй тест (T_2), в ходе которого насекомому также предлагали только визуальный стимул и через 24 ч аналогичным образом проводили третий тест (T_3).

Эксперимент проведен на 44 особях (по 22 в тестовой и контрольной группах), из которых в итоговом анализе использованы 36 (21 в тестовой группе и 15 в контрольной). Особи, которые не могли найти холодный участок в течение 5 мин или не смогли выполнить 10 циклов поиска, были выбракованы.

Регистрация и анализ данных. Передвижение насекомых было зафиксировано на цифровую камеру Moticam 3, смонтированную на штативе; далее с помощью программы Tracker 5.0.5 (<https://physlets.org/tracker>) были получены координаты траекторий движения. По координатам были рассчитаны скорость, время и длина треков между холодными участками, а также время, проведенное в каждом из четырех секторов.

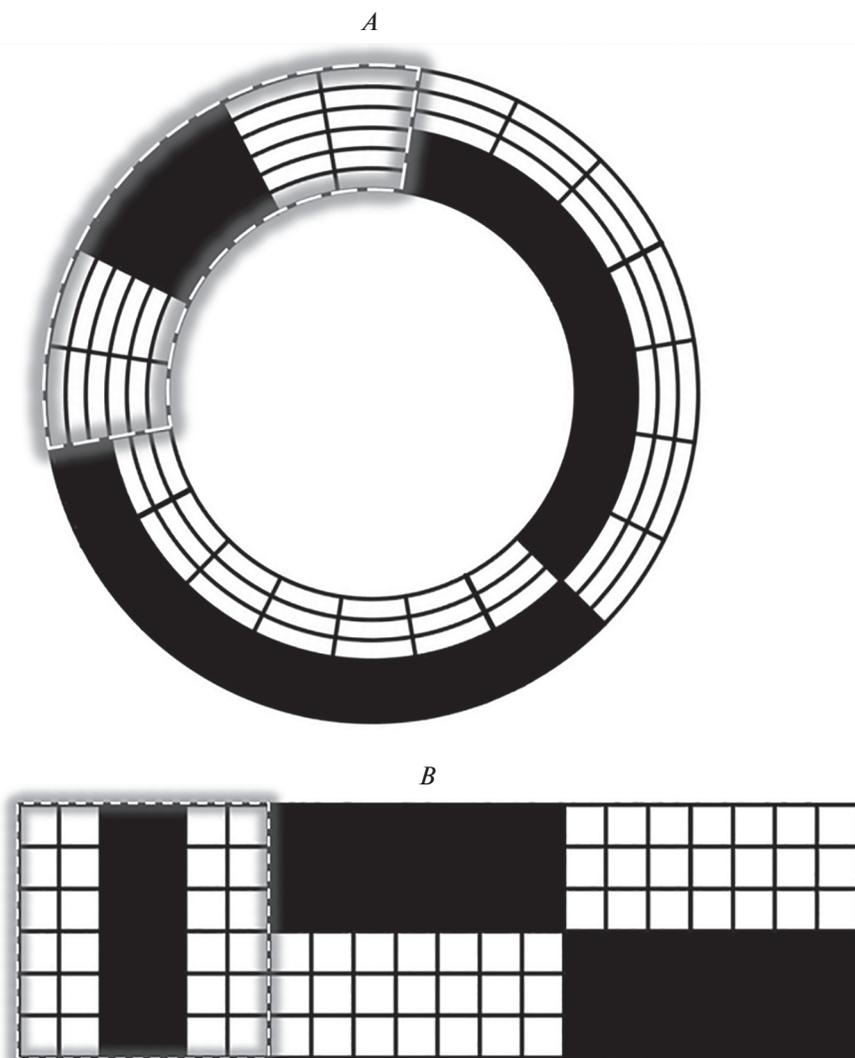


Рис. 3. Экран сверху (A) и его развертка (B). Пунктиром отмечен целевой паттерн.

Поведение насекомых во время сеансов обучения и во время тестирования анализировали отдельно. В первом случае анализировали динамику изменения времени поиска очередного холодного участка, длину пройденного при этом пути и среднюю скорость передвижения во время обучения. Во время тестирования анализировали долю времени (%), проведенного в целевом секторе (четверть арены, соответствующая целевому паттерну экрана), и индекс обучения. Чтобы рассчитать индекс обучения разность между временем, проведенным в целевом секторе, и временем, проведенным в противоположном, делили на суммарное время, проведенное в двух этих секторах. В этом критерии использовали эти два сектора, так как они находятся на одинаковом расстоянии от изначального, но в противоположных направлениях. Статистический анализ выполнен в среде R (*t*-test и ANOVA), пакеты *rt.test* и *semnova*.

При проведении множественных попарных сравнений применялась поправка Бонферрони.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Анализ поведения трипсов во время предварительного теста (T0) показывает отсутствие достоверной разницы между тестовой и контрольной группами как по распределению трипсов по секторам (рис. 4), так и по критерию индекса обучения (рис. 5), что свидетельствует об отсутствии выраженных исходных предпочтений какого-либо сектора и визуальных стимулов.

В T1 трипсы тестовой группы демонстрировали предпочтение целевого сектора по сравнению с T0, как по доле времени (рис. 4, табл. 1, ANOVA, $df = 3$, $F = 4.413$, $p = 0.006$), так и по индексу обучения (рис. 5, ANOVA, $df = 1$, $F = 8.179$, $p = 0.008$). Также в T1 процент времени, проведенного в це-

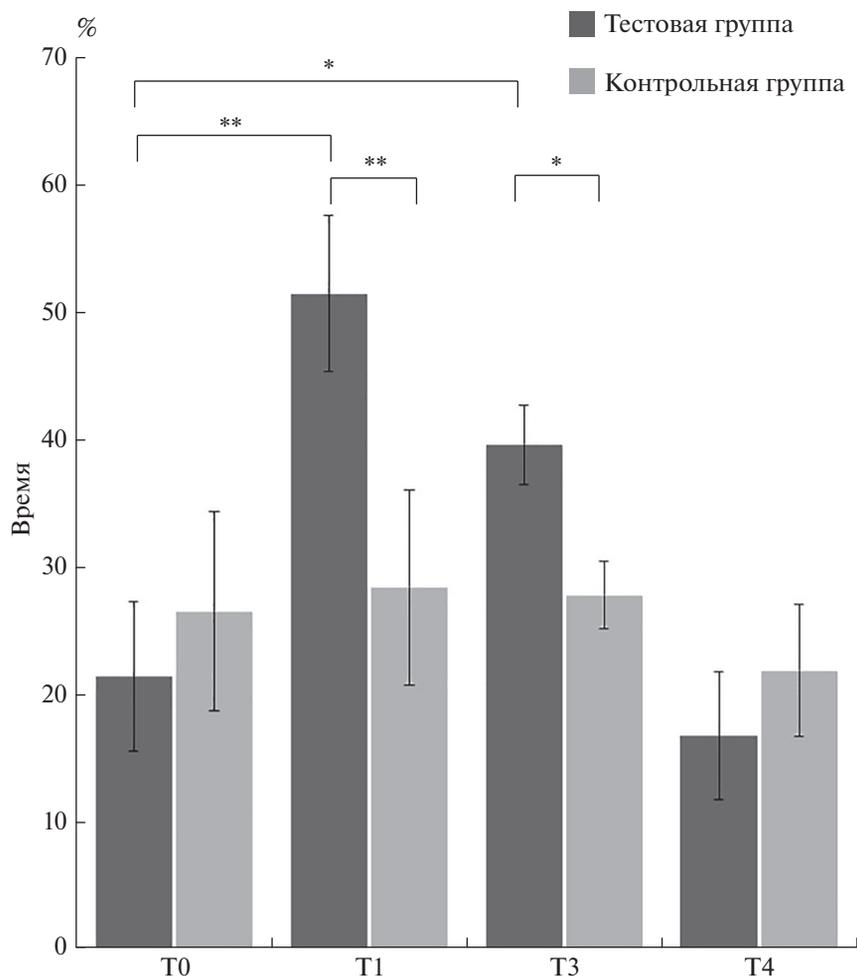


Рис. 4. Время (%), проведенное *Thrips tabaci* в целевом секторе в каждом из четырех тестов ($M \pm SE$). ANOVA: * $0.01 \leq p < 0.05$, ** $p < 0.01$.

левом секторе (ANOVA, $df = 1$, $F = 5703$, $p = 0.024$) и индекс обучения (ANOVA, $df = 1$, $F = 9.898$, $p = 0.004$) достоверно различаются в тестовой и контрольной группах. В T2 трипсы тестовой группы продолжали предпочитать целевой сектор по сравнению с T0, что видно при сравнении времени, проведенного трипсами в разных секторах (рис. 4, табл. 1, ANOVA, $df = 3$, $F = 3.067$, $p = 0.031$) и по индексу обучения (ANOVA, $df = 1$, $F = 3.630$, $p = 0.067$). Достоверная разница по индексу обучения в T2 наблюдалась также между тестовой и контрольной группами (ANOVA, $df = 1$, $F = 6.013$, $p = 0.021$). T3 показал, что время, которое трипсы проводили в целевом секторе, не отличается у тестовой и контрольной группы по обоим критериям. Трипсы контрольной группы проводили в разных секторах одинаковое количество времени во всех четырех тестах.

При исследовании динамики обучения наиболее показательным критерием для трипсов оказалась длина пройденного пути (рис. 6). Время по-

иска в тестовой группе по ходу эксперимента достоверно уменьшается (табл. 2). Достоверного увеличения скорости движения с ростом числа попыток не обнаружено.

При попарном сравнении длины пути в каждой попытке между тестовой и контрольной группами, достоверные различия проявляются в 8-й (t -test, $df = 25$, $t = 2.060$, $F = 3.557$, $p = 0.049$), 9-й (t -test, $df = 26$, $t = 3.281$, $F = 2.298$, $p = 0.003$) и 10-й (t -test, $df = 24$, $t = 2.878$, $F = 5.868$, $p = 0.008$) попытках (рис. 6, 7). Это позволяет предположить, что трипсы, обладающие надежным зрительным ориентиром, в результате обучения сокращают путь до искомого участка с комфортной температурой. Также средний путь в попытках 8–10 для тестовой группы достоверно сокращается по сравнению с длиной среднего пути тестовой группы во 2-3-й пробежках (t -test, $df = 85$, $t = 3.174$, $F = 4.395$, $p = 0.002$).

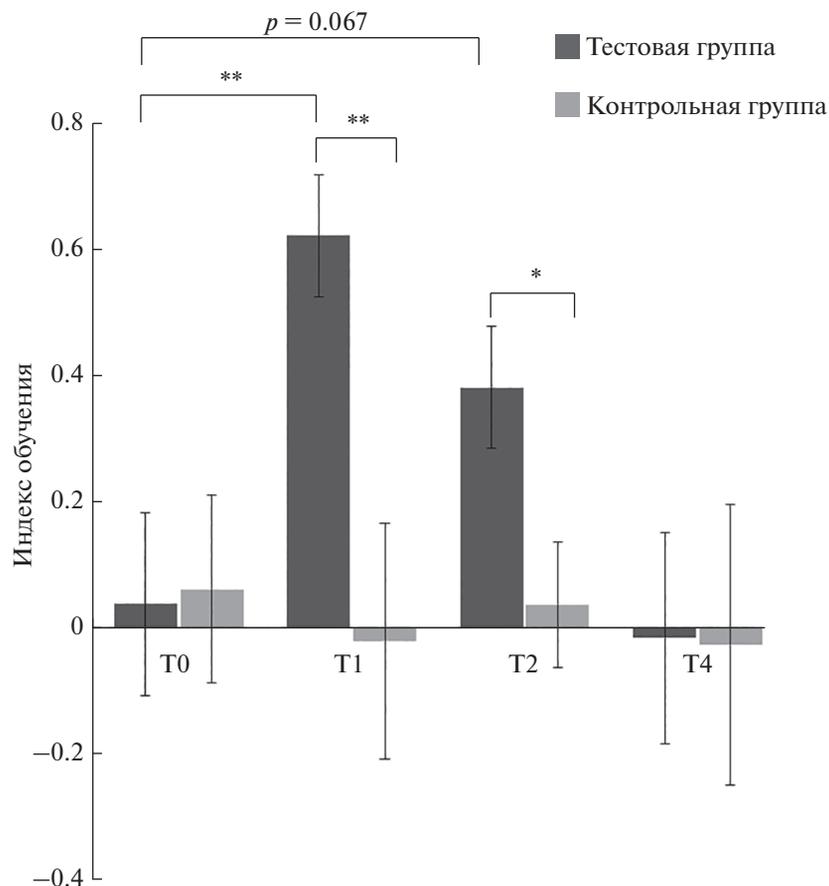


Рис. 5. Индекс обучения (отношение разности между временем в целевом секторе и временем в противоположном секторе к общему времени в этих двух секторах) *Thrips tabaci* в каждом из четырех тестов ($M \pm SE$). ANOVA: * $0.01 \leq p < 0.05$, ** $p < 0.01$.

ОБСУЖДЕНИЕ

С увеличением числа попыток у трипсов тестовой группы длина пути уменьшается, следовательно, насекомые оптимизируют свой поиск

(рис. 7). Использование водного лабиринта Морриса или его аналогов для разных животных, т.е. применение сходного алгоритма обучения, позволяет сравнивать скорости обучения. Так, крысам для обучения требуется в среднем 20 попыток

Таблица 1. Доля времени ($M \pm SE$), проведенного *Thrips tabaci* в разных секторах в процессе тестирования

Номер теста	Группа насекомых	Целевой сектор	Сектор по часовой стрелке от целевого	Сектор напротив целевого	Сектор против часовой стрелки от целевого
T0	Тестовая	0.21 ± 0.06	0.28 ± 0.08	0.23 ± 0.07	0.28 ± 0.06
	Контрольная	0.26 ± 0.08	0.25 ± 0.09	0.24 ± 0.08	0.25 ± 0.08
T1	Тестовая	0.51 ± 0.06**	0.12 ± 0.03	0.12 ± 0.03	0.24 ± 0.06
	Контрольная	0.28 ± 0.08	0.13 ± 0.05	0.32 ± 0.09	0.19 ± 0.05
T2	Тестовая	0.39 ± 0.03*	0.20 ± 0.03	0.18 ± 0.03	0.22 ± 0.02
	Контрольная	0.28 ± 0.03	0.23 ± 0.04	0.27 ± 0.03	0.22 ± 0.04
T3	Тестовая	0.17 ± 0.05	0.23 ± 0.10	0.18 ± 0.05	0.43 ± 0.10
	Контрольная	0.22 ± 0.05	0.24 ± 0.07	0.31 ± 0.10	0.23 ± 0.04

Примечания. T0 – тестирование до обучения, T1 – сразу после обучения, T2 – через час, T3 – через 24 ч. * Наличие достоверной разницы между целевым сектором и всеми остальными секторами, а также достоверной разницы между тестовой и контрольной группами, ANOVA $0.01 \leq p < 0.05$, ** то же, $p < 0.01$.

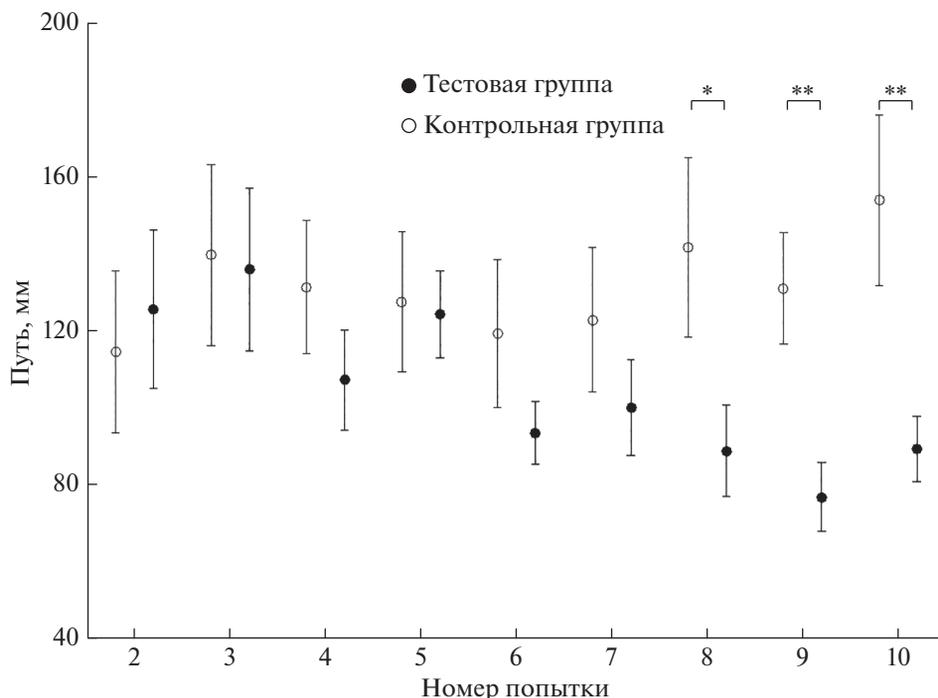


Рис. 6. Зависимость длины пути ($M \pm SE$) *Thrips tabaci* при поиске участка с комфортной температурой от числа попыток. * t -test $0.01 \leq p < 0.05$, ** $p < 0.01$.

(по четыре попытки в течение пяти дней) (Brandeis et al., 1989; Vorhees, Williams, 2006). Сверчкам в похожих условиях необходимо 10 попыток (Wessnitzer et al., 2008). У трипсов результаты ассоциативного обучения проявляются, начиная с восьмой попытки. Как видно из этих данных, у насекомых необходимое для запоминания число попыток заметно меньше. Следовательно, наличие более крупного мозга у позвоночных,

обеспечивая большую чувствительность к стимулам и детализацию их восприятия, не обязательно приводит к более высоким результатам при решении некоторых задач (Chittka, Niven, 2009).

Данные тестов на формирование памяти свидетельствуют о наличии у трипсов кратковременной и, возможно, среднепродолжительной памяти, которая была ранее выявлена у дрозофилы

Таблица 2. Характеристики перемещения *Thrips tabaci* ($M \pm SE$) по арене в последовательных попытках в процессе обучения

Номер попытки	Длина пути, мм		Скорость, мм/с		Время, с	
	Тестовая группа	Контрольная группа	Тестовая группа	Контрольная группа	Тестовая группа	Контрольная группа
1	112.6 ± 16.2	137.7 ± 18.5	2.68 ± 0.39	4.43 ± 0.32	53.6 ± 11.1	32.9 ± 5.0
2	125.4 ± 20.6	114.3 ± 21.0	2.33 ± 0.30	2.63 ± 0.31	55.6 ± 5.4	44.1 ± 7.0
3	135.7 ± 21.2	139.4 ± 23.4	2.48 ± 0.24	2.83 ± 0.21	55.2 ± 7.8	47.5 ± 5.9
4	107.0 ± 13.0	131.2 ± 17.2	2.35 ± 0.17	3.02 ± 0.20	49.5 ± 7.1	45.7 ± 6.1
5	124.1 ± 11.3	127.3 ± 18.1	2.77 ± 0.13	2.93 ± 0.22	45.9 ± 4.0	43.8 ± 6.3
6	93.3 ± 8.1	119.2 ± 19.1	2.49 ± 0.18	2.49 ± 0.26	39.1 ± 3.2	47.8 ± 5.0
7	99.9 ± 12.3	122.7 ± 18.8	2.32 ± 0.22	2.70 ± 0.29	42.4 ± 5.0	44.1 ± 3.7
8	88.7 ± 11.9*	141.4 ± 23.3*	2.28 ± 0.27	2.88 ± 0.24	40.0 ± 3.2	47.3 ± 6.0
9	76.7 ± 8.9**	130.8 ± 14.5**	2.16 ± 0.22	2.80 ± 0.23	36.1 ± 2.4*	46.3 ± 3.2*
10	89.1 ± 8.5**	153.6 ± 22.1**	2.26 ± 0.12	3.07 ± 0.22	40.4 ± 3.9	48.3 ± 4.8

Примечания. * Наличие достоверной разницы между тестовой и контрольной группами, t -test $0.01 \leq p < 0.05$, ** то же, $p < 0.01$.

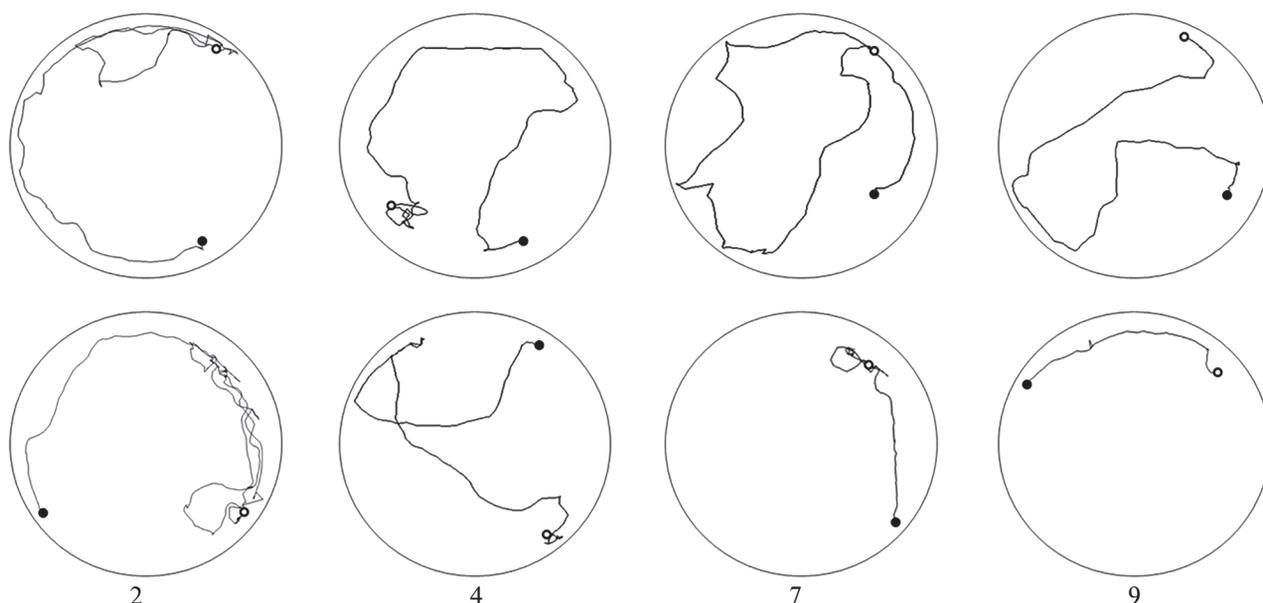


Рис. 7. Пример изменения траектории движения и длины пути с увеличением количества попыток *Thrips tabaci*. Сверху – в контрольной группе, снизу – в тестовой. Цифрами отмечены номера попыток. Белая точка – стартовая позиция, черная – конечная на границе холодного участка.

(Margulies et al., 2005). Через 24 ч (ТЗ) у трипсов связь между рисунком на экране и комфортными условиями утрачивается. Таким образом, у них не удалось выявить долговременную память, обнаруженную, например, у паразитоидов рода *Cotesia* (Hymenoptera, Braconidae) (Smid et al., 2007).

Работа с микронасекомыми осложняется как их размерами, так и подбором действенных стимулов. В этой ситуации аверсивное обучение на термоарене оказывается универсальным для исследования когнитивных способностей микронасекомых из разных отрядов, поскольку подкрепление в виде высоких температур может применяться к любым объектам.

Хотя миниатюризация и влечет за собой значительные морфологические изменения нервной системы, это не приводит к принципиальному снижению эффективности ее работы. Миниатюрные насекомые сохраняют способность к обучению и формированию памяти.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарны студентам Биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова Забаве Адаевой, Артёму Долгову, Никите Моторину, Анне Росинской и Анастасии Мельниковой за помощь в проведении экспериментальной части исследований.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (№ 19-74-10019).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Карцев В.М., Мазохин-Поршняков Г.А., 1989. Разнообразие индивидуально приобретаемых реакций у насекомых // Биологические науки. Т. 3. С. 5–18.
- Мазохин-Поршняков Г.А., 1968. Обучаемость насекомых и их способность к обобщению зрительных стимулов // Энтомологическое обозрение. Т. 47. № 36. С. 362–379.
- Мазохин-Поршняков Г.А., 1969. Обобщение зрительных стимулов как пример решения пчелами отвлеченных задач // Зоологический журнал. Т. 48. С. 1125–1136.
- Мазохин-Поршняков Г.А., 1970. Зрительная ориентация и навигация насекомых // Пространственная ориентация животных. С. 24–28.
- Мазохин-Поршняков Г.А., 1970а. Только ли инстинкт управляет поведением насекомых? // Природа. Т. 5. С. 55–62.
- Мазохин-Поршняков Г.А., Казякина В.И., 1983. Морфологическое описание сложных глаз и теменных глазков трипсов (Thysanoptera) // Биологические науки. Т. 1. С. 57–60.
- Макарова А.А., Полилов А.А., 2017. Особенности строения и ультраструктуры головного мозга насекомых, связанные с миниатюризацией. IV. Трипсы (Ehysanoptera, Thripidae) // Зоологический журнал. Т. 96. № 4. С. 410–417.
- De Agrò M., Oberhauser F.B., Loconsole M., Galli G., Dal Cin F., Moretto E., Regolin L., 2020. Multi-modal cue integration in the Black Garden ant // Animal Cognition. V. 23. № 6. P. 1119–1127.
- Arthur A.P., 1966. Associative learning in *Itopectis conquisitor* (Say) (Hymenoptera: Ichneumonidae) // The Canadian Entomologist. V. 98. № 2. P. 213–223.

- Avarguès-Weber A., d'Amaro D., Metzler M., Finke V., Baracchi D., Dyer A.G.*, 2018. Does Holistic processing require a large brain? Insights from honeybees and wasps in fine visual recognition tasks // *Frontiers in Psychology*. V. 9. P. 1–9.
- Baeder J.M., King B.H.*, 2004. Associative learning of color by males of the parasitoid wasp *Nasonia vitripennis* (Hymenoptera: Pteromalidae) // *Journal of Insect Behavior*. V. 17. № 2. P. 201–213.
- Beavers J.B., Shaw J.G., Hampton R.B.*, 1971. Color and height preference of the Citrus thrips in a navel orange grove // *Journal of Economic Entomology*. V. 64. № 5. P. 1112–1113.
- Beckham C.M.*, 1969. Color preference and flight habits of thrips associated with cotton // *Journal of Economic Entomology*. V. 62. № 3. P. 591–592.
- Bowdish T.I., Bultman T.L.*, 1993. Visual cues used by mantids in learning aversion to aposematically colored prey // *American Midland Naturalist*. V. 129. № 2. P. 215.
- Brandeis R., Brandys Y., Yehuda S.*, 1989. The use of the Morris water maze in the study of memory and learning // *International Journal of Neuroscience*. V. 48. P. 29–69.
- Buehlmann C., Mangan M., Graham P.*, 2020. Multimodal interactions in insect navigation // *Animal Cognition*. V. 23. № 6. V. 1129–1141.
- Chilaka N., Perkins E., Tripet F.*, 2012. Visual and olfactory associative learning in the malaria vector *Anopheles gambiae* sensu stricto // *Malaria Journal*. V. 11. № 27. P. 1–11.
- Chittka L., Niven J.*, 2009. Are bigger brains better? // *Current Biology*. V. 19. № 21. P. 995–1008.
- Davis R.L., Zhong Y.*, 2017. The biology of forgetting – a perspective // *Neuron*. V. 95. № 3. P. 490–503.
- Demirel N., Yildirim A.*, 2008. Attraction of various sticky color traps to *Thrips tabaci* Lindeman (Thysanoptera: Thripidae) and *Empoasca decipiens* Paoli (Homoptera: Cicadellidae) in cotton // *Journal of Entomology*. V. 5. № 6. P. 389–394.
- Disterhoft J., Nurnberger J., Corning W.C.*, 1968. 'P–R' differences in intact cockroaches as a function of testing interval // *Psychonomic Science*. V. 12. № 5. P. 205–206.
- Dukas R., Duan J.J.*, 2000. Potential fitness consequences of associative learning in a parasitoid wasp // *Behavioral Ecology*. V. 11. № 5. P. 536–543.
- Eberhard W.G.*, 2007. Miniaturized orb-weaving spiders: behavioural precision is not limited by small size // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 274. № 1622. P. 2203–2209.
- Elimem M., Chermiti B.*, 2012. Color preference of *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera; Thripidae) and *Orius* sp. (Hemiptera; Anthicorridae) populations on two rose varieties // *Floriculture and Ornamental Biotechnology*. V. 7. № 1. P. 94–98.
- Farahani H.K., Ashouri A., Goldansaz S.H., Shapiro M.S., Golshani A., Abrun P.*, 2014. Associative learning and memory duration of *Trichogramma brassicae* // *Progress in Biological Sciences*. V. 4. № 1. P. 87–96.
- Giurfa M., Malun D.*, 2004. Associative mechanosensory conditioning of the proboscis extension reflex in honeybees // *Learning & Memory*. V. 11. № 3. P. 294–302.
- Grimaldi D., Engel M.S.*, 2005. Evolution of the insects. New York: Cambridge University Press. P. 733.
- Horridge G.A.*, 1962. Learning of leg position by the ventral nerve cord in headless insects // *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*. V. 157. № 966. P. 33–52.
- Huigens M.E., Pashalidou F.G., Qian M-h., Bukovinszky T., Smid H.M., van Loon J.J.A., Dicke M., Fatouros N.E.*, 2009. Hitch-hiking parasitic wasplearns to exploit butterfly antiaphrodisiac // *PNAS*. V. 106. № 3. P. 820–825.
- Iakovlev I., Reznikova Z.*, 2019. Red wood ants display natural aversive learning differently depending on their task specialization // *Frontiers in Psychology*. V. 10. № 710. P. 1–9.
- Kaissling K.-E.*, 1971. Insect olfaction // *Handbook of Sensory Physiology*. V. 4. № 1. P. 351–431.
- Keasar T., Ney-Nifle M., Mangel M.*, 2000. Evidence for learning of visual host-associated cues in the parasitoid wasp *Trichogramma thalense* // *Israel Journal of Zoology*. V. 46. № 3. P. 243–247.
- Loukola O.J., Gatto E., Híjar-Islas A.C., Chittka L.*, 2020. Selective interspecific information use in the nest choice of solitary bees // *Animal Biology*. V. 70. № 2. P. 215–225.
- Loukola O.J., Perry C.J., Coscos L., Chittka L.*, 2017. Bumblebees show cognitive flexibility by improving on an observed complex behavior // *Science*. V. 355. № 6327. P. 833–836.
- Lu F.M.*, 1990. Color preference and using silver mulches to control the onion thrips, *Thrips tabaci* Lindeman // *Chinese Journal of Entomology*. V. 10. № 3. P. 337–342.
- MaBouDi H.D., Solvi C., Chittka L.*, 2020. Bumblebees learn a relational rule but switch to a win-stay/lose-switch heuristic after extensive training // *Frontiers in Behavioral Neuroscience*. V. 14. P. 1–9.
- Makarova A.A., Polilov A.A., Chklovskii D.B.*, 2021. Small brains for big science // *Current Opinion in Neurobiology*. V. 71. P. 77–83.
- Makarova A.A., Polilov A.A.*, 2018. Structure and ultrastructure of the *Acrotichis grandicollis* (Coleoptera: Ptiliidae) Compound Eyes and the Eye Features Related to Miniaturisation // *Doklady Biological Sciences*. V. 480. P. 97–99.
- Mansur B.E., Rodrigues J.R.V., Mota T.*, 2018. Bimodal patterning discrimination in harnessed honey bees // *Frontiers in Psychology*. V. 9. P. 1–14.
- Margulies C., Tully T., Dubnau J.*, 2005. Deconstructing memory in drosophila // *Current Biology*. V. 15. № 17. P. 700–713.
- Matsumoto Y., Mizunami M.*, 2002. Lifetime olfactory memory in the cricket *Gryllus bimaculatus* // *Journal of Comparative Physiology A*. V. 188. № 4. P. 295–299.
- Mcguire S.E., Deshazer M., Davis R.L.*, 2005. Thirty years of olfactory learning and memory research in *Drosophila melanogaster* // *Progress in Neurobiology*. V. 76. № 5. P. 328–347.
- Minoli S., Cano A., Pontes G., Magallanes A., Roldán N., Barrozo R.B.*, 2018. Learning spatial aversion is sensory-specific in the hematophagous insect *Rhodnius prolixus* // *Frontiers in Psychology*. V. 9. P. 1–11.

- Morris R.G.M., 1981. Spatial localization does not require the presence of local cues // *Learning and Motivation*. V. 12. № 2. P. 239–260.
- Nityananda V., Chittka L., 2021. Different effects of reward value and saliency during bumblebee visual search for multiple rewarding targets // *Animal Cognition*. V. 24. № 4. P. 803–814.
- Ofstad T.A., Zuker C.S., Reiser M.B., 2011. Visual place learning in *Drosophila melanogaster* // *Nature*. V. 474. № 7350. P. 204–207.
- Polilov A.A., 2015. Small is beautiful: Features of the smallest insects and limits to miniaturization // *Annual Review of Entomology*. V. 60. № 1. P. 103–121.
- Polilov A.A., Makarova A.A., Kolesnikova U.K., 2019. Cognitive abilities with a tiny brain: neuronal structures and associative learning in the minute *Nephanes titan* (Coleoptera: Ptiliidae) // *Arthropod Structure and Development*. V. 48. P. 98–102.
- Pomaville M.B., Lent D.D., 2018. Multiple representations of space by the cockroach, *Periplaneta americana* // *Frontiers in Psychology*. V. 9. P. 1–15.
- Prokopy R.J., Averill A.L., Cooley S.S., Roitberg C.A., 1982. Associative learning in egg-laying site selection by apple maggot flies // *Science*. V. 218. № 4567. P. 76–77.
- Rasnitsyn A.P., Quicke D.L.J. (Eds), 2002. *History of insects* // Kluwer Academic Publishers.
- Reznikova Z., 2020. Spatial cognition in the context of foraging styles and information transfer in ants // *Animal Cognition*. V. 23. № 6. P. 1143–1159.
- Roper M., Fernando C., Chittka L., 2017. Insect bio-inspired neural network provides new evidence on how simple feature detectors can enable complex visual generalization and stimulus location invariance in the miniature brain of honeybees // *PLoS Computational Biology*. V. 13. № 2. P. 1–23.
- Salas J., 1994. Biology and life habits of the onion thrips (*Thrips tabaci* Linderman) // *Acta Horticulture*. V. 358. P. 383–388.
- Schleyer M., Fendt M., Schuller S., Gerber B., 2018. Associative learning of stimuli paired and unpaired with reinforcement: evaluating evidence from maggots, flies, bees, and rats // *Frontiers in Psychology*. V. 9. P. 1–15.
- Schwärzel M., Müller U., 2006. Dynamic memory networks: dissecting molecular mechanisms underlying associative memory in the temporal domain // *Cellular and Molecular Life Sciences*. V. 63. № 9. P. 989–998.
- Shettleworth S.J., 1993. Varieties of learning and memory in animals // *Animal Behaviour Processes*. V. 19. № 1. P. 5–14.
- Shull F., 1902. Biology of the thysanoptera. I. Factors governing local distribution // *The American Naturalist*. V. 142. P. 161–176.
- Smid H.M., Wang G., Bukovinszky T., Steidle J.L.M., Bleeker M.A.K., van Loon J.J.A., Vet L.E.M., 2007. Species-specific acquisition and consolidation of long-term memory in parasitic wasps // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 274. № 1617. P. 1539–1546.
- Tully T., Quinn W.G., 1985. Classical conditioning and retention in normal and mutant *Drosophila melanogaster* // *Journal of Comparative Physiology A*. V. 157. P. 263–277.
- Vinauger C., Lallement H., Lazzari C.R., 2013. Learning and memory in *Rhodnius prolixus*: Habituation and aversive operant conditioning of the proboscis extension response // *Journal of Experimental Biology*. V. 216. № 5. P. 892–900.
- Vorhees C.V., Williams M.T., 2006. Morris Water Maze: Procedures for assessing spatial and related forms of learning and memory // *Nature Protocols*. V. 1. № 2. P. 848–858.
- van der Woude E., Huigens M.E., Smid H.M., 2018. Differential effects of brain size on memory performance in parasitic wasps // *Animal Behaviour*. V. 141. P. 57–66.
- Watanabe H., Kobayashi Y., Sakura M., Matsumoto Y., Mizunami M., 2003. Classical olfactory conditioning in the cockroach *Periplaneta americana* // *Zoological Science*. V. 20. № 12. P. 1447–1454.
- Wessnitzer J., Mangan M., Webb B., 2008. Place memory in crickets // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 275. № 1637. P. 915–921.
- Yong T.-H., Pitcher S., Gardner J., Hoffmann M.P., 2007. Odor specificity testing in the assessment of efficacy and non-target risk for *Trichogramma ostrinia* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) // *Biocontrol Science and Technology*. V. 17. № 2. P. 135–153.

ASSOCIATIVE LEARNING AND MEMORY IN *THRIPS TABACI* (THYSANOPTERA, THIRIPIDAE)

M. A. Fedorova¹, *, S. E. Farisenkov¹, A. V. Timokhov¹, A. A. Polilov¹

¹Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119234 Russia

*e-mail: mariafedorova1997@gmail.com

Miniaturization leads to significant changes in the structure of the insect brain. The question of how these rearrangements affect the functioning of the brain is of great interest for understanding the evolution of the brain and the cognitive characteristics of animals. Previously, learning ability has been shown in several microinsects, but approaches to learning were highly specialized, which made comparative work difficult. We have developed a setup based on the Morris water maze paradigm for the aversive associative teaching of various miniature insects to visual stimuli. This setup was used to study the behavior of *Trips tabaci* (Thysanoptera, Thripidae), allowing for the ability for associative learning and memory formation to be demonstrated in thrips for the first time.

Keywords: microinsects, miniaturization

УДК 598.279

УСПЕШНОСТЬ РАЗМНОЖЕНИЯ ФИЛИНА (*BUBO BUBO*, STRIGIFORMES, STRIGIDAE) В ИСКУССТВЕННЫХ ГНЕЗДОВЬЯХ

© 2022 г. А. С. Лапшин^а, А. В. Андрейчев^{а, *}, М. А. Алпеев^{а, б}, В. А. Кузнецов^а^аНациональный исследовательский Мордовский государственный университет,
Саранск, 430000 Россия^бФГБУ «Объединенная дирекция Мордовского государственного природного заповедника
имени П.Г. Смидовича и национального парка «Смольный», Саранск, 430005 Россия

*e-mail: andreychev1@rambler.ru

Поступила в редакцию 21.05.2021 г.

После доработки 29.11.2021 г.

Принята к публикации 01.12.2021 г.

Изучена успешность размножения филина в искусственных нишах и естественных природных гнездах. Изготовление и установка искусственных гнездовий для филина в Мордовии позволили увеличить число успешно размножающихся пар и численность популяции. При этом не выявлено различий для искусственных и естественных гнездовий по успешности размножения, величине кладки и количеству слетков. В 51% случаев гнездования пары откладывали по три яйца, в 43% – по два яйца, в 3% – по четыре яйца и в 3% – по одному яйцу. Средняя величина кладки составляла 2.54 ± 0.08 яйца. За все годы изучения нами гнездования филина в Мордовии 13.6% пар вырастили по одному птенцу, 36.4% – по два птенца, 50% – по три птенца. Среднее число выращенных птенцов на успешное гнездо 2.36 ± 0.11 . Уровень смертности в искусственных гнездовьях (30%) ниже, чем в естественных (40.6%).

Ключевые слова: искусственные ниши, гнезда, филин, успешность гнездования, Мордовия

DOI: 10.31857/S0044513422060071

Изучение редкого в Мордовии вида птиц – филина (*Bubo bubo* (L. 1758)) – проводится на протяжении длительного времени (Лапшин и др., 2005). Велась и ведутся исследования спектра питания (Андрейчев и др., 2014), успешности размножения (Andreychev et al., 2016), вокализации (Андрейчев и др., 2017; Лапшин и др., 2018), численности и плотности населения. Во многих местах филины были отмечены с помощью метода регистрации особей по вокализации (Андрейчев и др., 2017). Однако гнезд на местности не было обнаружено при тщательном поиске. Регистрировали лишь ямки, погадки, перья, присады, а также была зафиксирована гибель кладок и птенцов в естественных гнездах в результате обрушения карниза гнездовья, затопления талой водой, в период палов сухой травы, падения деревьев во время ледяного дождя. Гнездопригодные для филинов участки есть не во всех местах обитания вида, поэтому улучшение этого аспекта биологии филина имеет важное значение. Биотехнические мероприятия широко используются для охраны птиц во всем мире. Этим мероприятиям посвящена обзорная работа Грищенко (1995). Однако не по всем видам сов разработаны и эффективно применяются биотехнические мероприятия, в

частности изготовление искусственных гнездовий. Хотя, с учетом статуса редкой птицы, филин в первую очередь нуждается в биотехнических работах.

Следует изначально согласиться, что искусственные гнезда могут быть полезны для сохранения дикой природы (Warakai et al., 2013; Rueegger, 2017). Однако необходимо различать понятия “искусственное гнездовье” и “искусственное гнездо”. Искусственное гнездовье – это то, на чем или в чем гнездо находится. Искусственное гнездо – это непосредственно гнездовая постройка, изготовленная человеком для птицы (например, имитация гнезда на платформе для лучшего привлечения птицы). Т.е. можно делать как искусственные гнездовья, так и искусственные гнезда.

В зарубежной литературе есть большое количество источников по обучению строительству и схемам искусственных гнездовий для самых разных птиц, а также способам защиты их гнезд. По привлечению на гнездование сов также опубликовано много работ. Для филина устраивают искусственные гнездовья (ниши), пещерки и карнизы на скалах и обрывах оврагов или расчищают и усовершенствуют естественные гнездовья (Гри-

шенко, 1995; Frey, 1973; Frey et al., 1974; Olsson, 1979; Gorner, 1983; Lipsbergs, 2011; Penteriani, Delgado, 2019). Приведены данные об организации искусственных гнездовий на деревьях (Anderwald, 2006, 2010; Anderwald, Sitkiewicz, 2010; Horal, Skorpíková, 2011; Wassink, 2011; Pačenovský et al., 2012; Robitzky, Dethlefs, 2012), на линии электропередач в деревянном ящике (Mihók, Lipták, 2010). В Белоруссии использовали деревянные платформы (Воронецкий, Демянчик, 1990), в Германии — укрепленный на развилке ели лист жести с насыпанной сверху известняковой галькой и камешками (своеобразная имитация скальной ниши на дереве) (Sauer, 1990). Во Франции использовали искусственное гнездовье в виде открытого ящика, установленного в карьере (Wilhelm, 2010). В Мордовии таких случаев гнездования не отмечено (Andreychev et al., 2016).

Нами предприняты попытки показать во временном аспекте, т.е. на протяжении ряда лет, что успешность размножения филина в искусственных нишах выше, чем в естественных гнездах. Авторы исследований должны были дать ответ на два вопроса: (1) были ли искусственные гнездовья заняты филинами для размножения или остались незанятыми, и (2) были ли у филинов разные показатели размножения в искусственных и естественных гнездовьях.

Цель наших исследований — изучение успешности размножения филина в естественных и искусственных гнездовьях в Мордовии. Основные задачи данной работы — изготовление и устройство искусственных ниш для гнездования филина в местах, которые, по мнению авторов, были пригодны для его обитания, проведение наблюдений за успешностью размножения филина в искусственных нишах и естественных гнездах, сравнение количества слетков в них в разные годы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для данной статьи послужили результаты изучения размножения филина в Мордовии за период 2015–2020 гг. Работы проводились на известных ранее участках обитания филина (в окрестностях сел Симкино, Редкодубье, Луньга, Енгальчево, Николаевка и Национальном парке “Смольный”) (Andreychev et al., 2016) и участках, где впервые выявлено обитание филина по вокализации с помощью диктофонов (Андрейчев и др., 2017; Лапшин и др., 2018). Предварительно нами проводилась работа в программе OziExplorer по картам с целью выявления наиболее подходящих участков (овражные сети на картах имеют темный рисунок (глубокие залесенные овраги) или белый рисунок (карбонатные меловые склоны)) для установки искусственных гнездовий. Мы изготовляли и устанавливали искусственные гнездовья для филина на местности.

В основном установка осуществлялась по оврагам, склонам, балкам, т.е. в местах обитания филинов. Все искусственные гнездовья осматривали в весенний период, чтобы определить, заняты ли они, а также подсчитывали количество яиц и птенцов. Работы проводились осторожно с целью не испугнуть взрослых птиц, для этого использовались приборы дистанционного наблюдения (бинокли, подзорные трубы).

Успешность размножения пар филинов оценивали общепринятым методом как отношение количества слетков к числу отложенных яиц в гнездах. Также определяли отношение числа слетков к числу гнездований и отношение числа слетков к числу успешных гнезд. За гнездование принимали попытку размножения, в результате которой было отложено хотя бы одно яйцо. Успешным гнездом (выводком) считали гнездо, которое покинул, по крайней мере, один птенец. Эмбриональную смертность (суммарная доля неоплодотворенных яиц и яиц с погибшими эмбрионами) определяли по кладкам с известным результатом вылупления. Процент брошенных и разоренных гнезд рассчитывали как отношение числа погибших полностью кладок к общему числу кладок в определенный год наблюдений. Анализировали естественные и искусственные случаи гнездования для каждого года наблюдения отдельно по выбранным параметрам: величине кладки, количеству слетков к общему количеству гнезд, успешности размножения. Сравнение по выбранным параметрам проведено с использованием непараметрического U-критерия Манна-Уитни. Статистические расчеты проводили при помощи компьютерных программ Microsoft Office Excel (2003) и Past 2.04 (2010).

Птенцов филина в регионе кольцевали стандартными металлическими кольцами (правая нога) Центра кольцевания птиц и цветными белозелеными кольцами (левая нога) в рамках программы кольцевания хищных птиц Российской сети изучения и охраны пернатых хищников.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Успешность размножения

В Мордовии за период исследований из 38 гнездящихся пар филинов 12 пар (31.6%) устраивали гнезда в искусственных нишах. Это достаточно высокая доля гнездования в искусственных гнездовьях с учетом того, что на девяти гнездовых участках ниши не были устроены. Еще восемь естественных гнезд обнаружены впервые только в 2020 г. Остальные пары (девять) предпочли естественные собственные гнездовья, где они в предыдущие годы успешно размножались. Следует отметить, что искусственные ниши на этих участках были устроены недалеко от естествен-

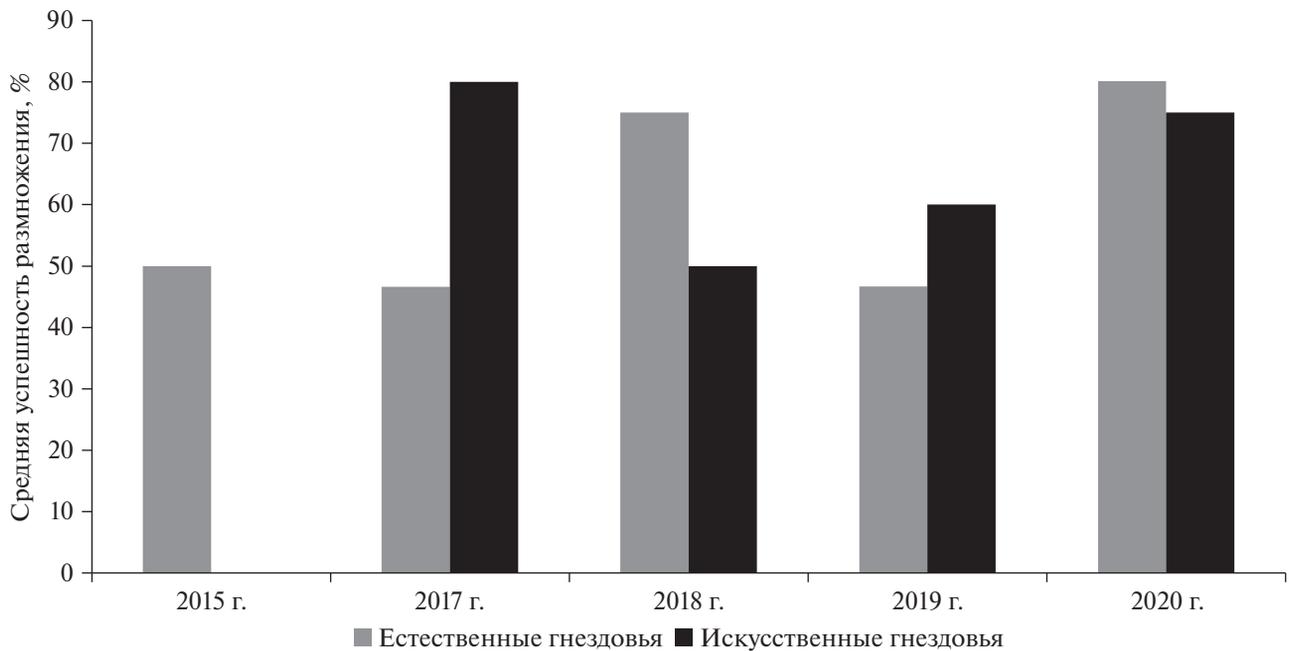


Рис. 1. Средняя успешность размножения в естественных и искусственных гнездовьях за период 2015–2020 гг.

ных гнездовий. Устраивались разные типы искусственных гнездовий: с крышей (24%), с крышей и стенками (34%), без крыши и стенок (42%).

Из 17 случаев гнездования в искусственных нишах за период исследований в 12 случаях (71%) гнездование было удачным, а в пяти случаях (29%) – неудачным (на стадии яиц). Следует подробно описать все эти пять неудачных случаев: две кладки были брошены родителями по неустановленным причинам, одну кладку затопило паводковыми водами, одна кладка сгорела в результате весеннего пала сухой травы, одна кладка брошена после упавшей на гнездо сосны во время ледяного дождя.

Из 48 известных случаев гнездования в естественных гнездовьях в 16 гнездах (33.3%) гнездование было неудачным (на стадии яиц – в девяти гнездах, на стадии птенцов – в семи гнездах). Приведем причины неудачных гнездований: шесть кладок были брошены родителями по неустановленным причинам, пять кладок были разорены хищниками, две кладки затопило паводковыми водами, одна кладка сгорела в результате весеннего пала сухой травы, одна кладка погибла под ледяным дождем, одна кладка погибла в результате обрушения карниза гнездовья. Таким образом, в искусственных гнездовьях доля неудачных случаев гнездований меньше. Тем не менее сравнение успешности размножения в искусственных и естественных гнездовьях с помощью критерия Манна–Уитни не выявило статистически достоверные отличия первой выборки от второй ($Z = -0.45, p > 0.05$). Разницы не выявлено и

по отдельным годам, в 2017 и 2019 гг. успешность размножения была несколько выше в искусственных гнездовьях, по сравнению с естественными, а в 2015, 2018, 2020 гг. – наоборот (рис. 1).

Изготовленные искусственные ниши были заняты на следующий год в шести случаях, на второй год – в пяти, на третий год – в одном случае. Пока не гнездились в нишах 14 пар. Сравнение гнездования филина в разных типах постройки искусственных ниш (с крышей, с крышей и боковыми стенками, без крыши и стенок) выявило незначительную предпочтительность птицами гнездовья с крышей (35%) и гнездовья с крышей и боковыми стенками (35%), по сравнению с гнездовьями без крыши и стенок (рис. 2).

Количество яиц

Филины откладывали первые яйца в конце марта–начале апреля. Величина кладки варьировала от одного до четырех яиц (табл. 1). Из наблюдавшихся фактов гнездований в регионе в 51% случаев гнездования пары откладывали по три яйца, в 43% – по два, в 3% – по четыре яйца и в 3% – по одному яйцу. Причем в искусственных гнездовьях отмечалось по 2–3 яйца, а в естественных от одного до четырех яиц. Общей тенденцией является то, что чаще всего самки филина имели по 2–3 яйца независимо от типа гнездовья. Такая же картина наблюдалась для Мордовии за предыдущий шестилетний период (Andreychev et al., 2016). Сравнение величин кладок в искусственных и естественных гнездовьях с помощью критерия



Рис. 2. Распределение гнездования филина по искусственным нишам разных типов.

Манна–Уитни не выявило статистически достоверные отличия первой выборки от второй ($Z = -1.63, p > 0.05$). Сравнение средней величины кладок в отдельные годы не выявило разницы искусственного гнездовья от естественного (рис. 3). Сопоставимо уменьшение общей успешности размножения филина на стадии насиживания в естественных и искусственных гнездовьях. Яйца-болтуны в кладках отмечали в единичном количестве. Повторных кладок в искусственных гнездовьях не отмечали.

Количество слётков

Вылупление первых птенцов из яиц было приурочено к концу апреля–началу мая. С помощью мероприятий по привлечению птиц в искусственные гнездовья удалось повысить число гнезд со слётками, но распределение количества гнезд по величине слетков от одного до трех по искусственным и естественным гнездовьям является сопоставимым 2–4–6 и 4–12–16, соответственно (табл. 1). Сравнение показателя отношения количества слетков к количеству гнезд в искусствен-

ных и естественных гнездовьях с помощью критерия Манна–Уитни не выявило статистически достоверные отличия первой выборки от второй ($Z = -1.18, p > 0.05$). Сравнение среднего количества слетков в отдельные годы не выявило разницы искусственного гнездовья от естественного (рис. 4). В отдельные годы слётков было больше в искусственных гнездовьях, в другие годы – в естественных гнездовьях.

Наибольшее число брошенных гнезд наблюдали в 2016 г. (100%) и 2015 г. (67%). Увеличилась и общая успешность размножения 63% за пятилетний период наблюдений. Самыми положительными в этом отношении были 2018 и 2020 годы, когда отмечались 66.7 и 86.0% сохранность кладок, а также 73.3 и 82.5% успешность размножения, соответственно. Эти значения показателей связаны с большой долей изготовленных искусственных гнездовий.

Первые случаи покидания птенцами гнезд в регионе регистрировались в первую декаду июня. В 2015 г. у трех гнездящихся пар филинов вылетело 2 птенца, в 2016 – из двух гнезд не вылетело ни одного птенца, в 2017 – из семнадцати гнезд

Таблица 1. Параметры размножения филина в гнездовьях разных типов в 2015–2020 гг.

Тип гнездовья	Распределение											
	кладок по количеству яиц				гнезд по количеству слетков				гнезд по успешности размножения			
	1	2	3	4	0	1	2	3	0%	1–49%	50–75%	>75%
Искусственное	0	11	6	0	5	2	4	6	5	0	2	10
Естественное	2	17	27	2	16	4	12	16	16	1	7	24

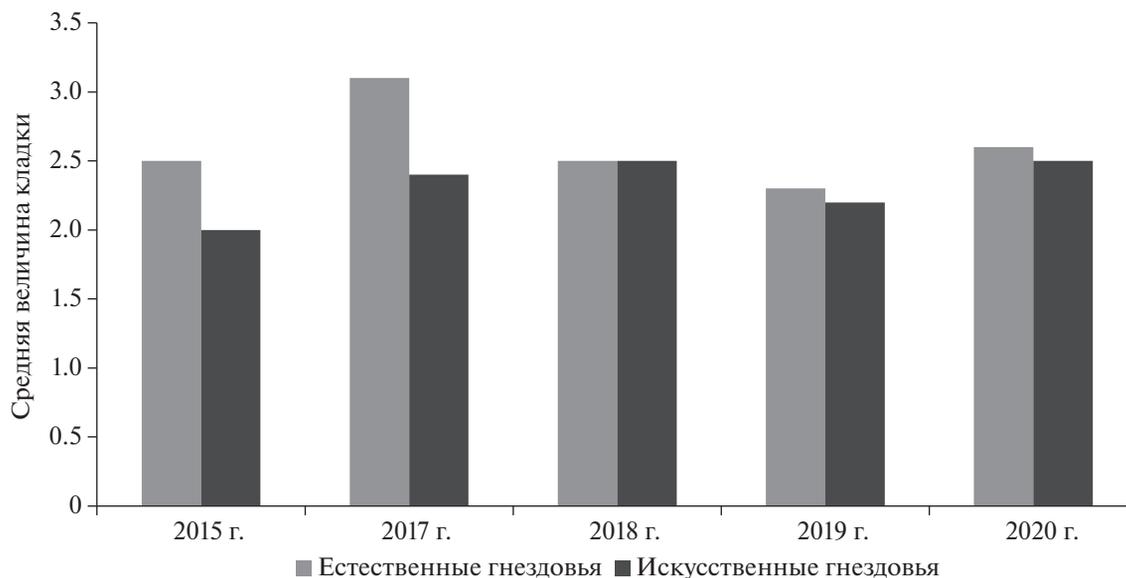


Рис. 3. Средняя величина кладки в естественных и искусственных гнездовьях за период 2015–2020 гг.

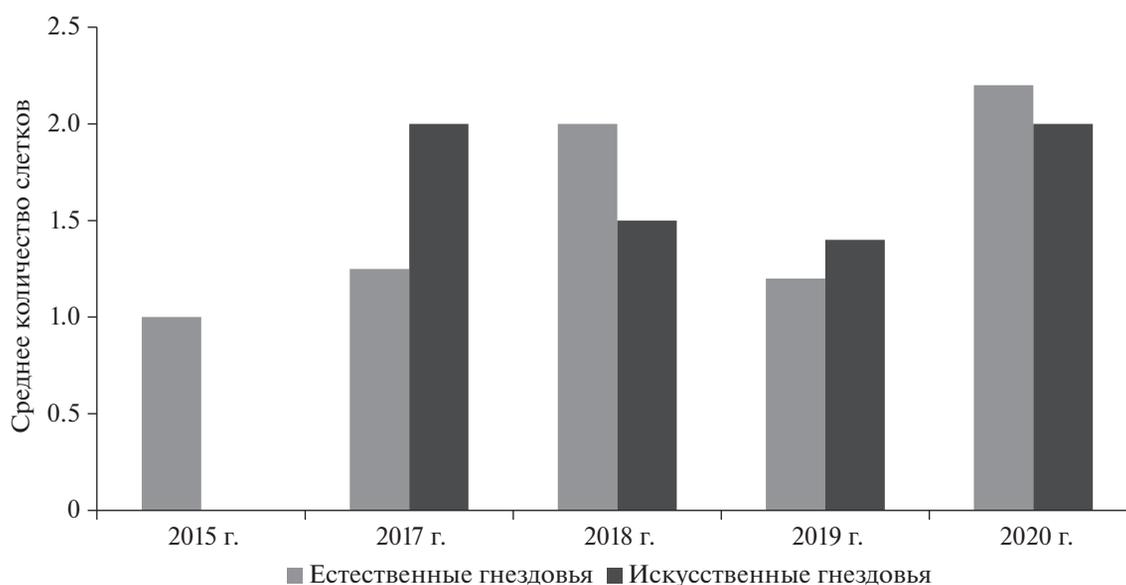


Рис. 4. Среднее количество слетков из естественных и искусственных гнездовий за период 2015–2020 гг.

25 птенцов, в 2018 г. — из шести гнезд 11 птенцов, в 2019 г. — из пятнадцати гнезд 19 птенцов, в 2020 г. — из двадцати двух гнезд 47 птенцов. Низкую успешность размножения филина в 2015 и 2016 гг. в регионе можно объяснить недостаточностью кормовой базы и неблагоприятными метеорологическими условиями. Итого за шестилетний период гнезда покинули 104 птенца, т.е. в среднем на одну пару приходится 2.73 условных единиц успешно вылетевших из гнезда птенцов. В сравнении за предыдущий шестилетний период вылетел 41 птенец. Следует отметить, что уровень

смертности в гнездах ниже в искусственных гнездовьях (30%), по сравнению с естественными (40.6%).

Успешность размножения отдельных пар филина за шестилетний период значительно колебалась (от 0 до 100%). Успешность размножения для пар, гнездившихся в искусственных гнездовьях (64.7%), сопоставима с аналогичным показателем для пар, гнездившихся в естественных гнездовьях (59.7%). Среднее значение успешности размножения филина за период наблюдений в Мордовии составило 61%.

Средние значения репродуктивности филина (по естественным и искусственным гнездовьям за 2015–2020 гг.) в Мордовии определены в 1.6 слетков на гнездование и 2.36 слетков на успешное гнездо. Отдельно по искусственным гнездовьям средние значения репродуктивности составляют 1.65 слетков на гнездование и 2.3 слетков на успешное гнездо.

За период изучения гнездования филина в Мордовии 13.6% пар вырастили по одному птенцу, 36.4% – по 2 птенца, 50% – по 3 птенца. В среднем на успешное гнездо филина приходится 2.36 ± 0.11 слетков.

ОБСУЖДЕНИЕ

Частота кладок филина по 2–3 яйца в Мордовии согласуется с результатами, отмечавшимися для гнездящихся пар Белоруссии (67%) (Тишечкин, Гричик, 1994). В Мордовии максимальная успешность размножения отмечена у пар филинов, гнездящихся в окрестностях с. Сосновый Гарт (из восьми яиц у пары за шесть лет вылетело восемь слетков), с. Тазино (восемь птенцов) Большеберезниковского р-на. У других пар, вырастивших слетков в искусственных гнездовьях, эти показатели за шесть лет были несколько меньше (от двух до четырех слетков). Минимальное количество птенцов за шесть лет выкормили две пары в искусственных гнездовьях в окрестностях с. Луньга и с. Вейсэ. Максимальная успешность размножения в естественных гнездовьях отмечена для пары филинов, гнездящихся западнее с. Булгаково (10 птенцов из 13 яиц за шесть лет). Минимальное количество птенцов за шесть лет выкормили сразу несколько пар в естественных гнездовьях в окрестностях с. Кайбичево, с. Пуркаево (всего по одному птенцу для каждой пары). При этом количество пар (пять), выкормивших по два птенца, также очень высоко. Среднее значение успешности размножения филина в Мордовии сопоставимо с аналогичным показателем в Пермском крае, где в период с 1977 по 1989 гг. – 59%; с 1990 по 2003 гг. – 47% (Шепель, 2011).

Как выяснено в результате собственных исследований в Мордовии, разницы между средними уровнями репродуктивности филина по естественным и искусственным гнездовьям нет. Т.е. эти показатели в нашем регионе стабильны и существенно выше по сравнению с юго-западной частью Нижней Австрии (средние значения репродуктивности филина составляет 0.9 слетков на одно гнездование и 1.92 слетков на успешное гнездо) (Liditznig, 2005) и с Белоруссией (на успешное гнездо приходится около 0.9 слетков) (Тишечкин, Гричик, 1994). Лишь в условиях доступности и большого количества пищи в предгорьях Альп репродуктивность составляет 1.56 слетков на одно гнездование и 2.22 слетков на успешное

гнездо, а также в Германии – 1.49 слетков на одно гнездование и 1.86 слетков на успешное гнездо (Rockenbauch, 2005), сопоставим с показателями из Мордовии. Таким образом, пары филина, обнаруженные на территории Мордовии (средняя полоса европейской части России), имеют лучшие результаты по успешности размножения, по сравнению с филинами из некоторых стран Европы.

Сопоставимые высокие значения получены исследователями из Северного предгорья Гарца (Нижняя Саксония и Саксония-Анхальт; север центральной Германии): в выводке 34% пар филина имели по две молодые особи, 23% пар – по три, 5% – по четыре молодые особи (Ristig et al., 2003). В другом же районе Германии (юго-восток Саксонии) 52% пар филина имели по одному слетку в выводке, 46% – по два слетка, 2% пар – по три слетка (August, 2003), что свидетельствует о неблагоприятном состоянии данной популяции.

Согласно результатам нашей работы филин чаще занимает искусственные гнездовья, расположенные в глубоких оврагах агроландшафтов, чем аналогичные гнездовья в лесных оврагах. Наши исследования показали эффективность мероприятий по строительству искусственных гнездовий для сохранения и увеличения численности филина. Успешность размножения филина в искусственных гнездовьях рядом с залежными полями и окраинами полей была связана с обилием доступного корма (мелких млекопитающих) и была не меньше успешности размножения в естественных гнездовьях.

Таким образом, использование искусственных гнездовий для филина положительно влияет на успешность размножения. Подобные исследования были показаны рядом авторов для других видов птиц (Gottschalk et al., 2011; Le Roux et al., 2016).

Наши данные по успешности размножения филина в искусственных гнездовьях и естественных гнездовьях сходны с аналогичными показателями по другим видам сов. В частности, успешность гнездования длиннохвостой неясыти была высокой как в естественных дуплах 97.6%, так и в дуплянках – 92.9% (Шохрин и др., 2019). На территории Белоруссии для ушастой совы также показана эффективность искусственных гнездовий, их покинули в среднем 4.62 птенца, в то время как естественные гнездовья – четыре птенца (Китель, 2009).

Необходимо упомянуть о том, что все взрослые особи филина в Мордовии вели себя крайне осторожно во время изготовления авторами искусственных гнездовий на месте ранее существовавших естественных ниш и последующего исследования гнездовой биологии. Спугнутые птицы

возвращались к гнезду только при наступлении темноты.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, изготовление и установка искусственных гнездовий для филина в Мордовии – факторы увеличения успешно размножающихся пар, а, следовательно, и увеличения численности популяции. При этом статистически достоверных различий по успешности размножения, величине кладки и количеству слетков в искусственных и естественных гнездовьях не выявлено. Поэтому наряду с большим влиянием обеспеченности пищей (главным образом грызунами) на успешность размножения филина влияет и наличие гнездопригодных участков, которые можно улучшить искусственным путем. В 51% случаях гнездования пары откладывали по три яйца, в 43% – по два яйца, в 3% – по четыре яйца и в 3% – по одному яйцу. Средняя величина кладки составляла 2.54 ± 0.08 яйца. Среднее число выращенных птенцов на успешное гнездо 2.36 ± 0.11 .

Многие пары филинов обитают в биотопах Мордовии десятки лет. В последнее время наметилась тенденция увеличения численности вида, и поэтому следует продолжить мероприятия по созданию искусственных ниш для гнездования.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны сотрудникам биологической станции Мордовского государственного университета В.В. Борискину и А.В. Кармайкину за помощь в изготовлении искусственных ниш для филина.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андрейчев А.В., Лапшин А.С., Кузнецов В.А., 2014. Спектр питания филина (*Bubo bubo*) в Республике Мордовия // Зоологический журнал. Т. 93. № 2. С. 248–258.
- Андрейчев А.В., Лапшин А.С., Кузнецов В.А., 2017. Методика регистрации филина (*Bubo bubo*) по голосовой активности // Зоологический журнал. Т. 96. № 5. С. 601–605.
- Воронецкий В.И., Демяничук В.Т., 1990. Искусственные гнездовья для сов // Методы изучения и охраны хищных птиц. М. 270–295.
- Грищенко В.Н., 1995. Использование биотехнических мероприятий в охране редких видов птиц. Обзор мировой литературы // Практичні питання охорони птахів. Чернівці. С. 10–52.
- Китель Д.А., 2009. Привлечение сов в искусственные гнездовья в Брестской области в 2005–2009 годах, Беларусь // Пернатые хищники и их охрана. № 17. С. 16–21.
- Лапшин А.С., Андрейчев А.В., Кузнецов В.А., 2018. Суточная и сезонная динамика вокализации филина (*Bubo bubo*, Strigiformes, Strigidae) в Среднем Поволжье // Зоологический журнал. Т. 97. № 1. С. 77–88.
- Лапшин А.С., Лысенков Е.В., Спиридонов С.Н., 2005. Современное состояние и распространение сов в Мордовии // Совы Северной Евразии. М. С. 222–225.
- Тишечкин А.К., Гричик В.В., 1994. Филин в России, Белоруссии и на Украине. М.: Изд-во МГУ. С. 12–18.
- Шенель А.И., 2011. Филин *Bubo bubo* (L.) в Волжско-Камском Крае // Вестник Пермского ун-та. Серия: Биология. № 1. С. 46–54.
- Шохрин В.П., Соловьева Д.В., Вартамян С.Л., 2019. Гнездование совообразных в дуплянках на юго-востоке Приморского края // Зоологический журнал. Т. 98. № 6. С. 665–672.
- Anderwald D., 2006. Bubobory integracja różnych środowisk w ramach rozwijania aktywnej ochrony sów leśnych // Zeszyt. V. 2. P. 197–215.
- Anderwald D., 2010. Bubobory w lasach państwowych – projekt poliś // Zeszyt. V. 2. P. 159–174.
- Anderwald D., Sitkiewicz J., 2010. Bubobory w lasach państwowych. Inspiracje, problemy, realizacja // Zeszyt. V. 1. P. 200–211.
- Andreychev A.V., Lapshin A.S., Kuznetsov V.A., 2016. Breeding success of the Eurasian Eagle Owl (*Bubo bubo*) and rodent population dynamics // Biology Bulletin. V. 43. № 8. P. 851–861.
- Augst U., 2003. Reproduktion und Bestandsentwicklung des Uhus *Bubo bubo* im Elbsandsteingebirge // Vogelwelt. V. 5–6. P. 229–239.
- Frey H., 1973. Zur Ökologie niederösterreichischer Uhu-populationen // Egretta. V. 16. P. 1–68.
- Frey H., Scherzinger W., Walter W., 1974. Künstliche Nistplätze für den Uhu (*Bubo bubo*) // Ornithologische Mitteilungen. V. 26. № 9. P. 173–174.
- Gorner M., 1983. Ansprache der felsennistenden Uhus (*Bubo bubo*) in Thüringen an den Horstplatz // Beiträge zur Vogelkunde. V. 29. P. 121–136.
- Gottschalk T.K., Ekschmitt K., Wolters V., 2011. Efficient placement of nest boxes for the little owl (*Athene noctua*) // Journal of Raptor Research. V. 45. № 1. P. 1–14.
- Horál D., Skorpíková V., 2011. Eurasian eagle owl (*Bubo bubo*) colonizing lowland floodplain forests in south Moravia (Czech Republic) and cases of its breeding in wooden nestboxes // Slovak Raptor Journal. V. 5. P. 127–129.
- Le Roux D.S., Ikin K., Lindenmayer D.B., Bistricher G., Manning A.D., Gibbons P., 2016. Enriching small trees with artificial nest boxes cannot mimic the value of large trees for hollow-nesting birds // Restoration Ecology. V. 24. № 2. P. 252–258.
- Liditznig Ch., 2005. Der Einfluss des Nahrungsverfügbarkeit unter Nahrungsqualität auf die Reproduktion des Uhus *Bubo bubo* in Südwestern Niederösterreich // Ornithologischer Anzeiger. V. 2–3. P. 123–136.
- Lipsbergs J., 2011. Kas notiek ar ūpi *Bubo bubo* Latvijā // Putni dabā. V. 1. P. 6–19.
- Microsoft Office Excel, Microsoft Corporation, 2003. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.products.office.com>

- Mihók J., Lipták J., 2010. Eurasian eagle-owl (*Bubo bubo*) nesting in a nest box on a very high voltage electricity pylon // Slovak Raptor Journal. V. 4. P. 99–101.
- Olsson V., 1979. Studies on a population of Eagle Owls, *Bubo bubo* (L.), in Southeast Sweden // Viltrevy. V. 11. P. 1–99.
- Pačénovský S., Chrašč P., Repel M., 2012. Nesting by the Eurasian eagle owl (*Bubo bubo*) in a nest of the white-tailed eagle (*Haliaeetus albicilla*) // Raptor Journal. V. 6. № 1. P. 37–40.
- Past: Paleontological statistics software package for education and analysis, O. Hammer and D.A.T. Harper, 2.04.2010. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.folk.uio.no/ohammer/past>
- Penteriani V., Delgado M.M., 2019. The Eagle Owl. Bloomsbury Publishing. 368 p.
- Ristig U., Wadewitz M., Zang H., 2003. Der Uhu *Bubo bubo* im nordlichen Harzvorland // Wogelwelt. V. 5–6. P. 249–253.
- Rockenbauch D., 2005. Uhu *Bubo bubo* in Baden-Württemberg – Wie Phonix aus der Asche! // Ornithologischer Anzeiger. V. 2–3. P. 117–122.
- Robitzky U., Dethlefs R., 2012. Erfahrungen mit Nisthilfen für den Uhu *Bubo bubo* // Eulen-Rundblick. V. 62. P. 58–69.
- Rueegger N., 2017. Artificial tree hollow creation for cavity-using wildlife—Trialling an alternative method to that of nest boxes // Forest Ecology and Management. V. 405. P. 404–412.
- Sauer J., 1990. Erfolgreiche Uhu-Brut im Baum-Kunsthorst // Falke. V. 37. № 9. P. 297–299.
- Warakai D., Okena D.S., Igag P., Opiang M., Mack A.L., 2013. Tree cavity-using wildlife and the potential of artificial nest boxes for wildlife management in New Guinea // Tropical conservation science V. 6. № 6. P. 711–733.
- Wassink G., 2011. Nestplaatskeus van Oehoes in het grensgebied van Nederland en Duitsland. Uilen. P. 48–55.
- Wilhelm J.-L., 2010. Nidification en nichoir du grand-duc en Alsace // Le Grand-duc. V. 7/8. P. 12–13.

BREEDING SUCCESS OF THE EURASIAN EAGLE OWL (*BUBO BUBO*, STRIGIFORMES, STRIGIDAE) IN ARTIFICIAL NESTS

A. S. Lapshin¹, A. V. Andreychev^{1, *}, M. A. Alpeev^{1, 2}, V. A. Kuznetsov¹

¹Mordovian National Research State University, Saransk, 430000 Russia

²Joint Directorate of the Mordovia State Nature Reserve and “Smolnyi” National Park, Saransk, 430005 Russia

*e-mail: andreychev1@rambler.ru

The success of Eagle owl breeding in artificial niches and natural nests was studied. Manufacturing and installing artificial nests for Eagle owls in Mordovia, central European Russia has served as a factor to increasing the number of both successfully breeding pairs and the population size. At the same time, no differences were found for artificial and natural nests in terms of reproductive success, clutch size, and the number of fledglings. In 51% nesting cases, pairs laid 3 eggs, vs. 2 eggs in 43%, vs. 4 eggs in 3% and 1 egg in 3%. The average clutch size was 2.54 ± 0.08 eggs. Over the years of our study of owl nesting in Mordovia, 13.6% pairs raised 1 chick, vs. 2 and 3 chicks in 36.4 and 50%, respectively. The number of reared chicks per successful nest averaged 2.36 ± 0.11 . The mortality rate in nests was lower in artificial nesting sites (30%) than in natural ones (40.6%).

Keywords: artificial niches, nesting success, Mordovia

УДК 598.296.4

ПАРАМЕТРЫ МИГРАЦИОННОЙ ОСТАНОВКИ ТАЕЖНОЙ ОВСЯНКИ (*OCYRIS TRISTRAMI*, EMBERIZIDAE, PASSERIFORMES) В ДОЛИНЕ РЕКИ ЛИТОВКА (ЮЖНОЕ ПРИМОРЬЕ) ПО ДАННЫМ МНОГОЛЕТНЕГО МОНИТОРИНГА

© 2022 г. Д. С. Ириняков^а, *, О. П. Вальчук^а, **^аФедеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии,
Проспект 100-летия Владивостока, 159, Владивосток, 690022 Россия

*e-mail: irinyakov2016@yandex.ru

**e-mail: olga_valchuk@mail.ru

Поступила в редакцию 25.06.2021 г.

После доработки 24.09.2021 г.

Принята к публикации 27.09.2021 г.

Приведены данные мониторинга численности и фенологических показателей мигрирующей популяции таежной овсянки в Южном Приморье по данным кольцевания (1999–2018 гг.). Работа продиктована необходимостью составления прогнозов состояния популяций для других представителей семейства овсянковых в связи с обнаружением резкого снижения численности дубровника и овсянки-ремеза во второй половине 20 и начале 21 века. Изучены фенология миграций и сохраняемость птиц на территории исследований. Выяснено, что весенняя миграция вида в долине реки Литовка не выражена, в то время как осенняя миграция имеет массовый характер. Исследования показали тенденцию к снижению численности вида, уменьшению скорости пополнения энергетических запасов и сокращению продолжительности миграционной остановки птиц на путях пролета.

Ключевые слова: популяционная экология, жиронакопление, фенология, тренды численности, кольцевание

DOI: 10.31857/S0044513422080074

Долгое время на снижение численности воробьиных птиц в Евразии не обращали должного внимания, хотя в других регионах мира эта тенденция была замечена еще в конце прошлого и начале текущего столетия. Прогнозируется, что современное изменение климата и антропогенная фрагментация местообитаний приведут к исчезновению сотен видов мигрирующих птиц и значительно уменьшат ареалы оставшихся (Sekerçioğlu et al., 2007). В странах Восточной Азии мелкие певчие птицы особенно уязвимы в периоды миграционных остановок (Yong et al., 2015), а поскольку остановки и полет у воробьинообразных, по разным оценкам, соотносятся как 7 : 1 (Newton, 2008) или 9 : 1 (Чернецов, 2010), становится очевидным, что события, произошедшие на остановке, определяют успешность миграции.

Факты о массовых отловах певчих птиц для еды местным населением стран Восточной и Юго-Восточной Азии, особенно во время пролета и на местах зимовок, стали посылком для написания российскими (Дурнев, 2009; Ананин, 2015) и международными учеными (Dale, Hansen, 2013; Kamp et al., 2015; Edenius et al., 2016) нескольких

аналитических статей, требующих внимания к особенно уязвимым видам семейства овсянковых — дубровнику (*Ocyris aureolus*) и ремезу (*O. rusticus*). Последние опубликованные данные показывают, что катастрофические изменения состояния популяций этих видов в первую очередь затронули западные части их ареалов, в то время как близость к неблагоприятным местам зимовок и миграций по столь же уязвимому Восточно-Азиатско-Австралийскому пролетному пути (ВААП) вызывают тревогу на востоке ареала. Для точных оценок и составления работающих прогнозов по другим видам птиц необходимы качественные многолетние исходные материалы, которых крайне мало.

По данным многолетних отловов в долине р. Литовка (Южное Приморье) в последние годы отмечается незначительное снижение численности таежной овсянки (*O. tristrami*) в периоды осенней миграции (Вальчук и др., 2017), причины которого не ясны. Цель данной работы — изучить основные параметры миграционной остановки таежной овсянки на юге Приморского края и их

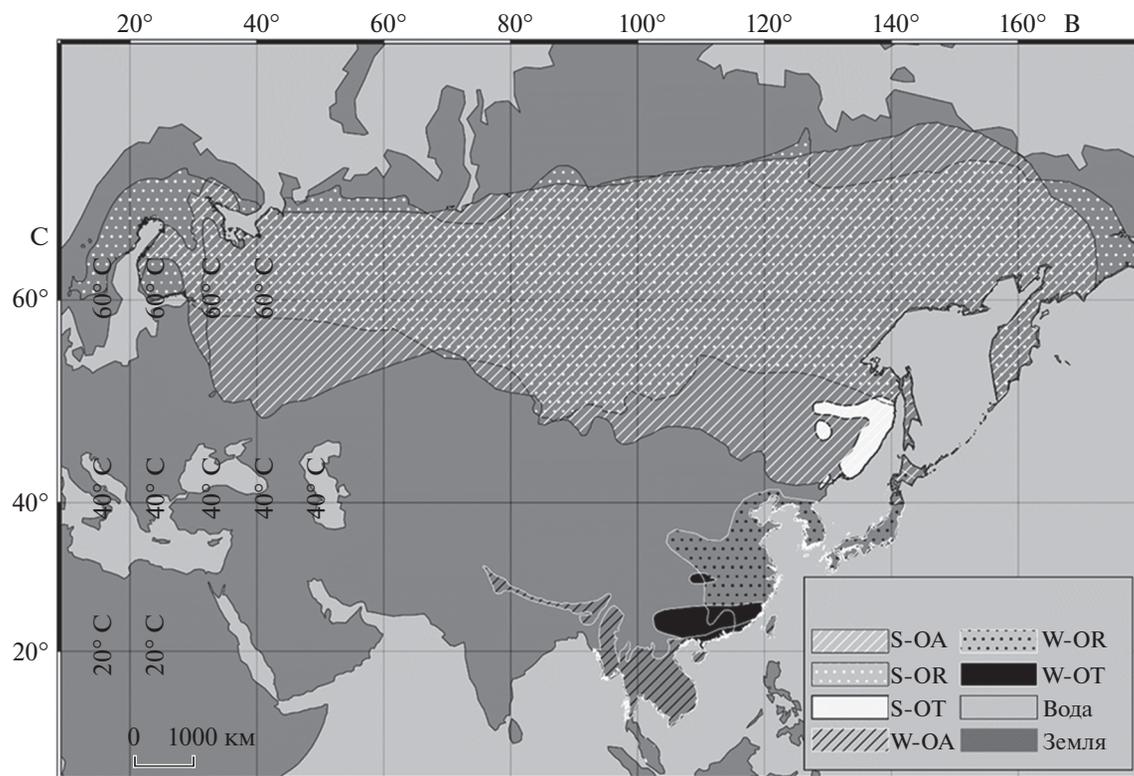


Рис. 1. Гнездовой (S) и зимовочный (W) ареалы таежной овсянки (*O. tristrami*, OT) по отношению к ареалам уязвимых видов овсянки-ремеза (*O. rusticus*, OR) и дубровника (*O. aureolus*, OA) (BirdLife, 2021).

взаимосвязь с состоянием популяций вида на протяжении 20 лет.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Таежная овсянка в районе исследований в Южном Приморье – малочисленный гнездящийся и многочисленный в периоды миграций вид. Ее гнездовой ареал с оценочной площадью в 766 000 км² значительно меньше ареалов широко распространенных, ныне уязвимых видов – овсянки-ремеза (4 870 000 км²) и дубровника (7 390 000 км²). Исследуемый вид мигрирует на средние расстояния – около 2150 км, между самой южной точкой гнездования и самым северным местом зимовки (рис. 1) (BirdLife International, 2021). По ряду морфологических признаков вид наиболее близок к группе “лесных” овсянок – сизой (*O. variabilis*), желтобровой (*O. chrysophris*), крошке (*O. pusillus*), а также к ремезу (Коблик, 2007). В периоды миграций для таежной овсянки характерен широкий спектр занимаемых местообитаний, она повсеместно встречается в лесах, зарослях кустарников и разнотравья, как на равнинах, так и в горах (Глушенко и др., 2016). Однако динамика, сроки и характер ее миграций изучены недостаточно. В районе исследований вид сочетает послегнездовую дис-

персию с началом сезонных перемещений и последующим вовлечением в миграцию транзитных особей из других частей ареала (Вальчук и др., 2017).

В работе проанализированы данные кольцевания ДМОО “Амуро-Уссурийский центр биоразнообразия птиц”. Основные исследования проводились в Партизанском р-не Приморского края на станциях “Новорудная” (42.99° с.ш., 132.87° в.д.; 1999–2010 гг.) и “Средняя Литовка” (42.96° с.ш., 132.80° в.д.; 2011–2018 гг.), расположенных в долинах правого и левого притоков р. Литовка, соответственно. Местообитания подробно описаны в нашем исследовании 2017 г. (Вальчук и др., 2017).

Методика прижизненного изучения перелетных птиц с помощью кольцевания к настоящему времени детально разработана (Виноградова и др., 1976; Bairlein, 1995). Кольцевание сопровождали кратким стандартным описанием особи: оценивали энергетическое и физиологическое состояние, снимали основные промеры тела, крыла и хвоста, реже маховых перьев. Паутинные сети (12 м × 2.8 м, d = 35 мм по диагонали) устанавливали стационарно на постоянных из года в год местах в различных типах местообитаний. В среднем стационар работал с 12.04 по 4.06 весной и с

14.08 по 4.11 осенью. Поскольку длина сетей не была ежедневно постоянной, для анализа мы использовали следующий показатель численности — число отловленных птиц в день/длина сетей $\times 100$ (м).

Характер исследования требовал стандартизировать данные таким образом, чтобы можно было оценивать многолетнее смещение сроков миграции. Мы использовали в расчетах первичные встречи (даты кольцевания) только тех птиц, которые попадали в единый интервал исследований с 25.08 по 25.10 на протяжении 1999–2018 гг., что составило в среднем $97.5 \pm 2.75\%$ всех птиц за осенний сезон. Сроки осенней миграции оценивали с помощью моделей квантильной регрессии, поскольку оценки, выполненные только на основе дат прибытия и отлета, ранее подвергались критике (Miller-Rushing, 2008). Модели представляли собой зависимость кумулятивной численности птиц за сезон от времени, представленного юлианскими датами. Оценки проводили на уровнях 0.05, 0.10... 0.95 квантилей, охватывая, таким образом, наиболее массовую миграцию. Анализ проводили с использованием пакета “quantreg” программы R-3.3.4. Оценку сроков весенней миграции проводили только по датам прилета, поскольку малое в целом число весенних отловов ($n = 68$) не позволяет применить квантильную регрессию.

Физиологическое состояние птицы оценивалось по индексу CI (Condition Index) — масса тела (г)/длина крыла (мм) $\times 100\%$ (Labocha, Hayes, 2012). Для определения энергетического состояния особи в каждый конкретный отлов мы использовали CI вместе с показателем жирности птицы. На основании коинтеграции этих показателей при помощи факторного анализа выводили индекс энергетического состояния особи — E_{CI} . Скорость изменения энергетического состояния (P_E) оценивалась с помощью модели линейной регрессии (GLM) по отношению к количеству дней между отловами (Woodrey, Moore, 1997; Seewagen, Newhouse, 2018). Индекс P_E для сравнения многолетней динамики усреднялся за сезон для всех особей. Минимальная продолжительность остановки (MSL) рассчитывалась как количество дней между последней и первой датами регистрации вида. Ожидаемая средняя продолжительность остановки (S_a) рассчитывалась на основании стохастических моделей (CJS) открытых популяций в зависимости от времени (Титов, Чернецов, 1999). В обоих случаях выбиралась модель, максимизирующая критерий Акаике (AIC) (Burnham, Anderson, 2004). Расчеты проводились в программе R 3.6.0 (R Core Team, 2020) пакета RMark. Для демонстрации вариативности воспользовались коэффициентом вариации (cV) и среднеквадратическим отклонением (σ). Сравне-

ние нескольких независимых выборок проводилось при помощи критерия Манна–Уитни ($\Delta U = U_{кр} - U_{эмп}$). Многолетняя динамика параметров миграционной остановки оценивалась при помощи моделей парной регрессии со временем (GLM) (Seewagen, Newhouse, 2018). Воздействие параметров остановки на сезонную численности птиц изучено при помощи множественного регрессионного анализа (GRM). Значимость уравнений регрессии оценена при помощи коэффициентов детерминации (R^2) и критерия Фишера (F). Расчеты и статистическая обработка проводились в R 3.6.0 (R Core Team, 2020) и Statistica 10 (StatSoft, 2011).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Всего за 20 осенних и 11 весенних сезонов в долине р. Литовка окольцовано 15320 и 68 птиц, соответственно. Многолетняя вариабельность относительной численности весной показывает высокую степень неоднородности (табл. 1). Наибольшее число отловов отмечалось в 1999 и 2005 гг., в то время как в остальные годы этот показатель был в несколько раз меньше. При этом доля птиц, задержавшихся в районе исследований более чем на 1 день, несмотря на малое в целом число отловов, была достаточно высока.

Для сроков весенней миграции характерны значительные флуктуации от года к году (рис. 2). По данным линейного тренда, даты весеннего прилета ($-0.37/\text{год}$) и последней регистрации ($-0.38/\text{год}$) в отловах синхронно и незначимо (R^2 близок к нулю) смещаются на более ранние сроки.

На осеннем пролете в долине р. Литовка таежная овсянка — один из самых массовых мигрантов, ежегодно занимающий по числу отловов 4-е место. За 20 осенних сезонов было окольцовано 15275 птиц, а с учетом межсезонных возвратов базу первичных встреч представляют 15320 историй отловов. Как было показано выше, в связи с низкой гнездовой численностью вида миграция таежной овсянки в долине р. Литовка носит в основном транзитный характер. Многолетняя средняя относительная численность и доля птиц, остановившихся осенью не менее чем на 1 день, представлены в табл. 1. Значительная межгодовая вариабельность сроков как осенней, так и весенней миграции, свидетельствует о нелинейности динамики численности, которая находит свое отражение и в сроках миграции.

Мы оценивали многолетнее смещение осенних дат с помощью 0.1, 0.25, 0.75 и 0.9 квантилей кумулятивной численности миграции, поскольку эти квантили пролета оказались наиболее статистически значимыми (рис. 3). Анализ показал, что начало (0.1 квантиль) и завершение (0.9 квантиль) миграции смещаются на более ранние даты

Таблица 1. Результаты отловов таежной овсянки в сезоны кольцевания в долине р. Литовка

Год, показатель	Весна			Осень		
	Продолжительность отловов	Число птиц/100 м	D, %	Продолжительность отловов	Число птиц/100 м	D, %
1999	15.04–02.06	3.8	15.6	25.08–28.10	253.3	36.6
2000	10.04–05.06	1.0		17.08–29.10	217.0	31.4
2001	12.04–01.06	0.7		17.08–29.10	111.6	25.0
2002	06.04–03.06	2.0	12.2	16.08–28.10	293.7	35.8
2003	09.04–04.06	0.7	48.7	20.08–08.11	191.9	21.6
2004	11.04–28.06	1.4	49.3	20.07–31.10	97.0	2.9
2005	08.04–22.06	4.3	25.0	26.07–02.11	237.4	20.3
2006	16.04–30.06	1.2	19.2	27.07–11.11	351.4	24.9
2007	25.04–31.06	2.7	26.3	24.08–30.10	185.2	20.5
2008				24.08–26.10	232.3	34.2
2009	20.04–09.05	0.7		17.08–02.11	265.2	35.6
2010				17.08–02.11	101.7	26.3
2011				18.08–04.11	58.8	22.1
2012				18.08–03.11	372.0	35.6
2013				20.08–10.11	56.5	16.1
2014	03.04–02.06	2.6		15.08–09.11	91.9	14.5
2015				25.07–14.11	247.7	16.0
2016				11.08–08.11	97.0	21.1
2017				07.08–16.11	122.5	21.5
2018				15.08–05.11	191.0	23.6
Среднее	12.04–04.07	1.9	28.0	14.08–04.11	188.8	25.4
Ошибка среднего		0.4	5.0		21.03	1.6
σ		1.2	14.0		91.7	7.0
cV		63.0	50.0		48.6	27.4

Примечания. Указаны среднее число птиц на 100 м сетей в течение сезона (птиц/100 м) и доля особей, задержавшихся в районе исследований более чем на один день (D); σ – среднеквадратическое отклонение; cV – коэффициент вариации.

(на 1.8 и 3.7 дней, соответственно, за 20 лет исследований). Медиана осенней миграции (0.5 квантиль), являющаяся традиционным показателем пролета, сместилась за этот период на 3.7 дня.

Средняя минимальная продолжительность остановки таежной овсянки в долине р. Литовка осенью за все годы $MSL_{cp} = 6.1$ дней ($\sigma = 1.35$, $cV = 22.12\%$). Многолетняя динамика MSL демонстрирует долговременное сокращение – 1.8 дней за 20 лет (рис. 4). Мы также оценили продолжительность остановки при помощи стохастической модели CJS, зависимой от времени. Сохраняемость птиц на миграционной остановке (ϕ) оценивается при этом в 0.345 ± 0.119 , а вероятность отлова (p) в 0.006 ± 0.005 . Средняя ожидаемая

продолжительность остановки за все годы $S_{a(cp)} = 10.3$ дней ($\sigma = 0.96$, $cV = 9.31\%$) при сокращении остановки на 0.95 дней за 20 лет (рис. 5).

Средний индекс энергетического состояния птиц за 16 лет $E_{CI} = 3.8$ ($\min = 1$, $\max = 6.5$), при этом CI объясняет 67% ($p = 0.0021$) вариативности дисперсии индекса, а жирность 33% ($p = 0.0003$). По годам E_{CI} значительно различается ($\Delta U = -294$, $p = 0.01$, $M_U = 1436$). Скорость изменения энергетического индекса имеет отрицательные тенденции – в многолетнем масштабе линейный тренд убывает на 0.01 ед. за год, а ее средняя $P_E = 0.16$ ед./сут ($\min = -0.26$, $\max = 0.41$, $cV = 90.27\%$) (рис. 6).

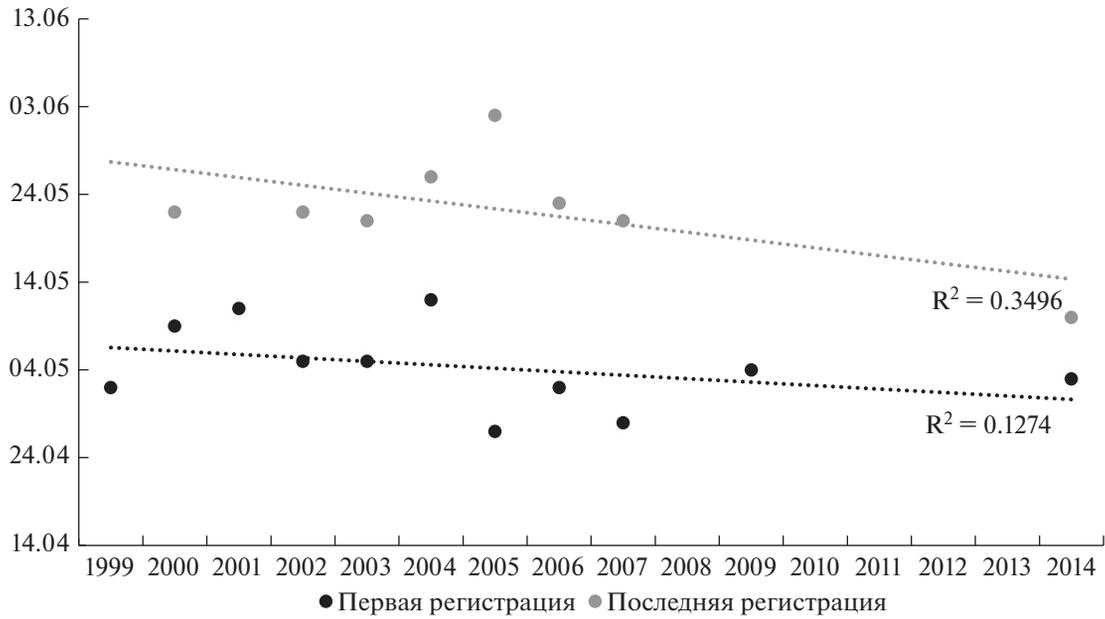


Рис. 2. Многолетняя динамика сроков весенней миграции таежной овсянки в долине р. Литовка в период 1999–2007 гг., 2009 и 2014 гг. Прерывистые линии – линейный тренд, R^2 – коэффициент аппроксимации.

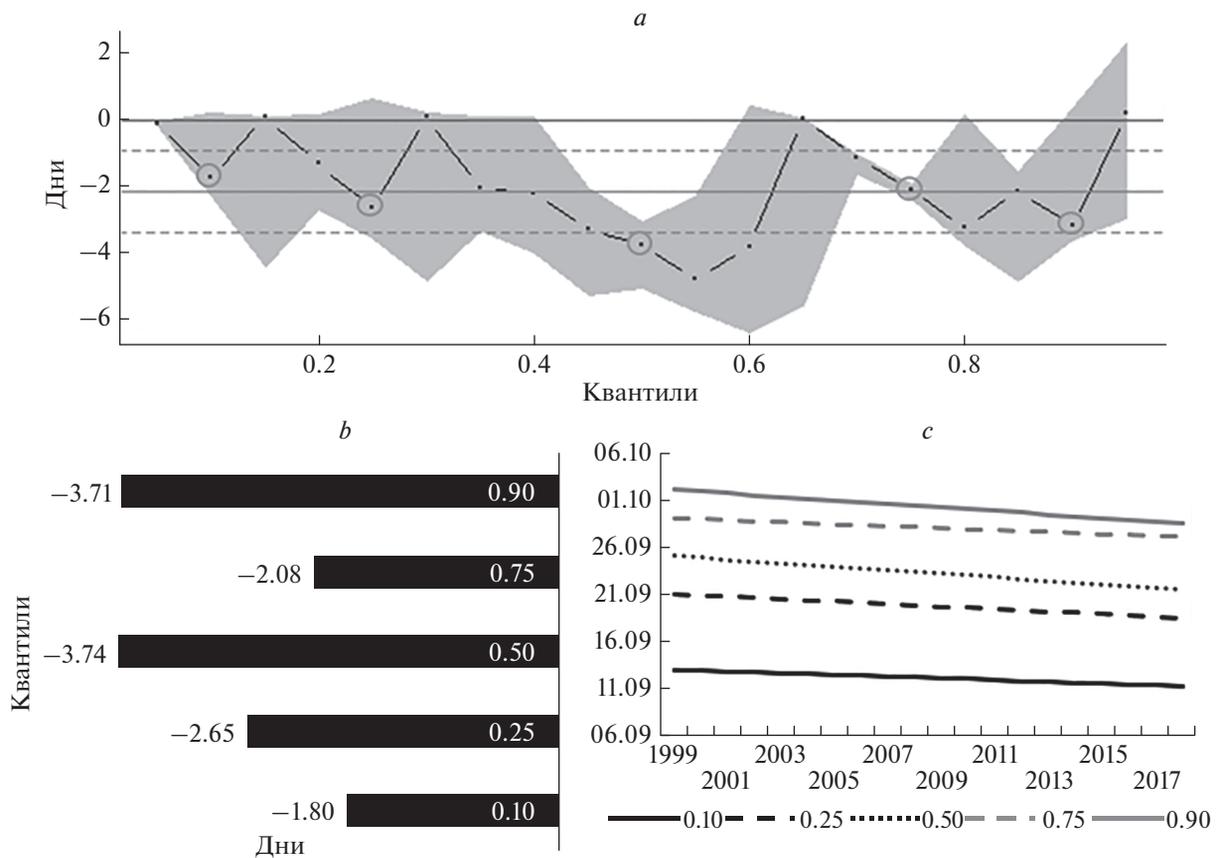


Рис. 3. Многолетнее изменение дат осенней миграции (в днях) по результатам квантильной регрессии: *a* – 95% доверительный интервал для квантилей 0.05...0.95 определяет наиболее значимые квантили, *b* – изменение дат миграции для заданного квантиля за 20 лет исследований, *c* – многолетняя динамика сроков осенней миграции по модели квантильной регрессии.

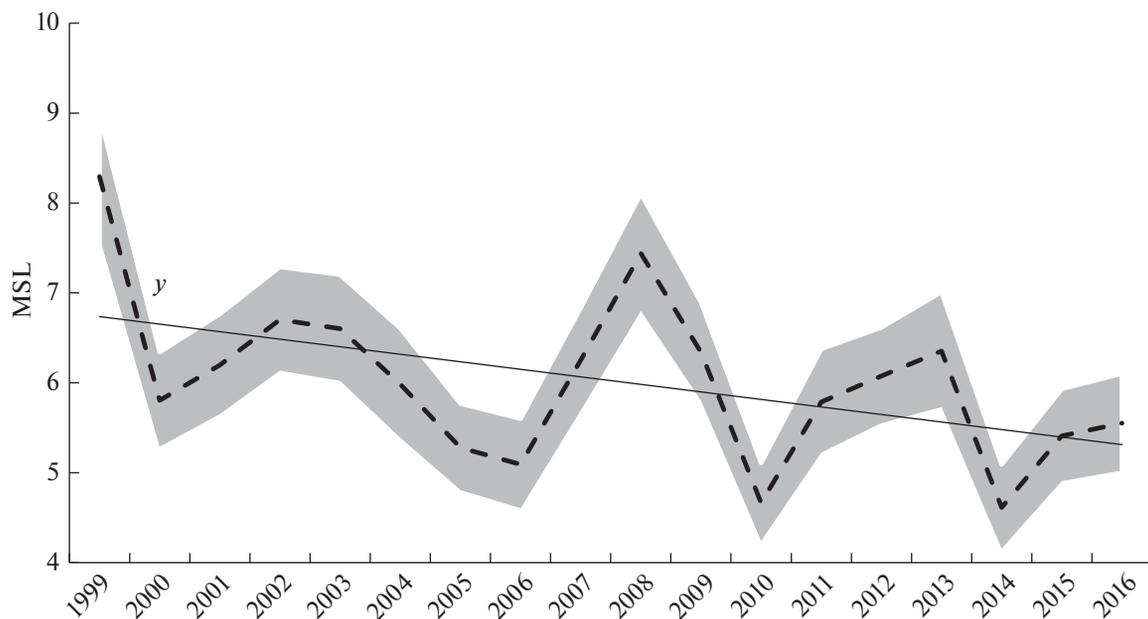


Рис. 4. Минимальная продолжительность остановки ($MSL \pm SE$) таежной овсянки во время осенней миграции в период 1999–2018 гг. Линейный тренд $y = -0.0956x + 6.8988$.

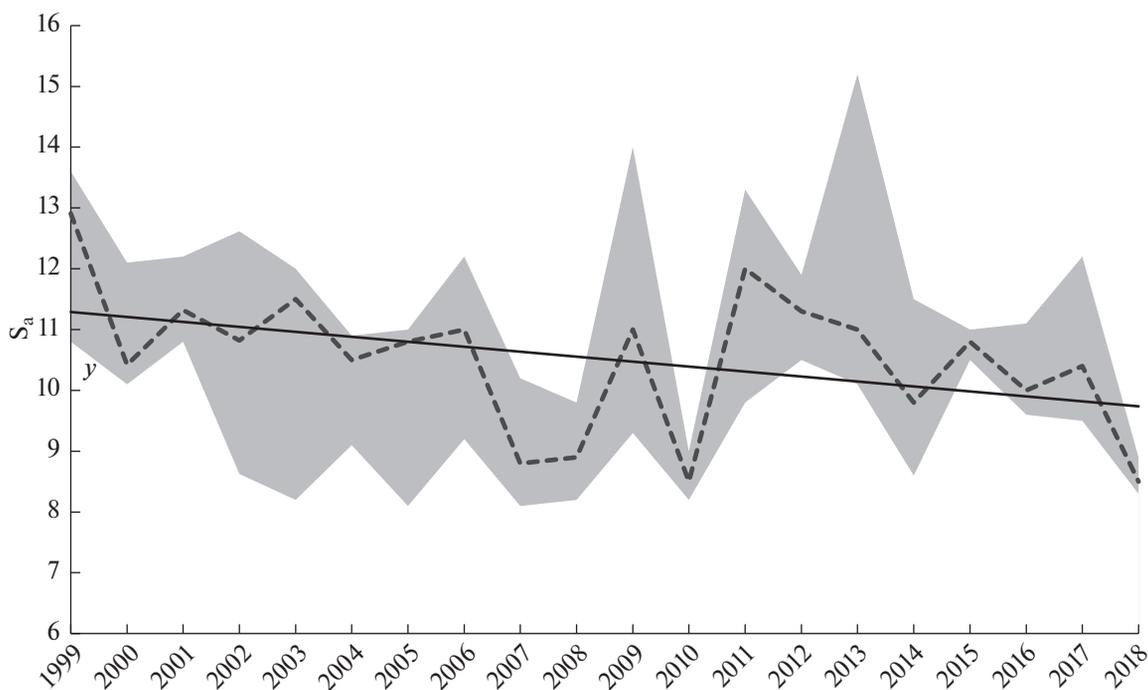


Рис. 5. Ежегодная ожидаемая средняя продолжительность остановки ($S_a \pm 10\%$) во время осенней миграции в период 1999–2018 гг. Линейный тренд $y = -0.0817x + 11.371$.

ОБСУЖДЕНИЕ

У нас есть все основания предполагать, что весенний пролет таежной овсянки на территории исследований практически отсутствует. При этом 76% повторных отловов весной приходится на

вторую декаду мая, что, вероятно, свидетельствует о принадлежности этих птиц к локальной и малочисленной гнездящейся популяции. За все годы исследований всего 4 особи (5.9%), окольцованные весной, были отловлены и во время

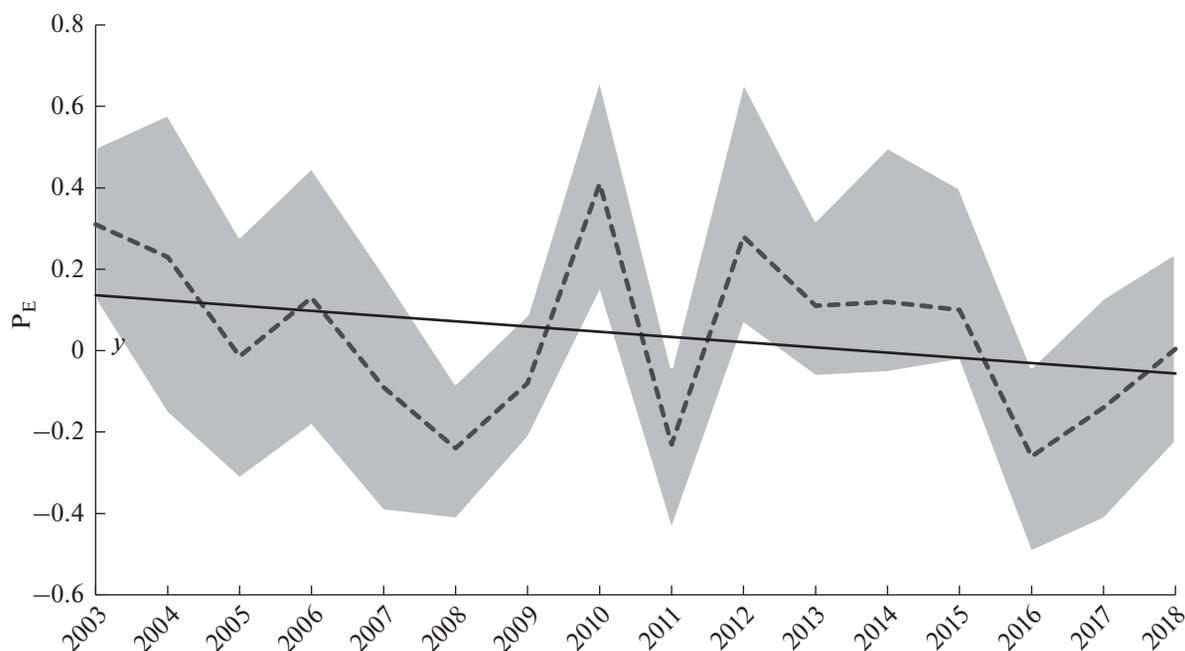


Рис. 6. Средняя скорость изменения энергетического индекса ($P_E \pm 10\%$) в сутки за сезон во время осенней миграции в период 2003–2018 гг. Линейный тренд $y = -0.0128x + 0.149$.

осенней миграции, что также подтверждает невысокую численность гнездящейся популяции и, соответственно, малую привлекательность для гнездования этого вида пойменных местообитаний среднего течения р. Литовка и ее притоков, в которых расположены пункты мечения.

Средняя дата первой весенней регистрации в долине р. Литовка за весь период исследований — 5 мая, она практически совпадает с датой первых регистраций вида в заповеднике «Кедровая Падь» (Юго-Западное Приморье) (Панов, 1973) и Лазовском заповеднике (Шохрин, 2014), в то время как средняя дата прибытия таежной овсянки на места размножения в Южном Приморье приходится на вторую декаду мая (Гамова, 2002). Для других районов Приморья первые и средние сроки прилета вида на места гнездования значительно варьируют, в литературе фигурируют как более ранние, так и поздние даты. Так, на севере, на местах гнездования в Сихотэ-Алиньском заповеднике в 1965–1966 гг. вид отмечался 20–26 мая (Кулешова, 1968). В окрестностях пос. Гайворон (Спасский р-н, западное Приморье), где гнездование таежной овсянки было установлено только в 2013 г. (Глущенко и др., 2016), транзитный пролет вида по данным отловов отмечался с 22 апреля (1999 г.) и с 5 мая (2000 г.). На морском побережье Лазовского заповедника (юго-восточное Приморье) в начале 2000-х годов таежных овсянок отмечали и отлавливали только во второй-третьей декаде мая (Шохрин, 2017). В районе Уссурийска первое появление птиц отмечалось 20 апреля

2002 г., а наиболее поздний прилет — 25 мая 2003 и 2004 гг., но чаще всего первые регистрации вида приходились здесь на первую декаду мая (Глущенко и др., 2006). В окрестностях Владивостока даты первых весенних встреч варьируют значительно от 31 марта до последней декады апреля—второй декады мая (Назаров, 2004). Такой разброс отдельных данных не позволяет оценить динамику и тренды сроков миграции вида для ареала в целом. Тем не менее линейный тренд данных отловов в долине р. Литовка говорит о смещении сроков прилета в районе исследований с первой декады мая на третью.

Смещение сроков весенней миграции воробьинообразных в Азии отмечено во многих исследованиях (MacKinnon et al., 2012; Yong et al., 2015; Sykes et al., 2019), но при этом подчеркивается, что ближние мигранты, к каковым относится и таежная овсянка, имеют гибкий фенологический ответ на изменение погодных и климатических условий, что объясняет нелинейность динамики как числа птиц в отловах, так и дат их прилета. Однако заметить это явление можно только для локальных районов, в которых, как для долины р. Литовка, имеются многолетние данные.

По нашим данным, сроки осеннего пролета вида из года в год варьируют так же, как и весенние. При этом отмечается синхронное смещение сроков пролета на более ранние календарные даты. Сроки начала миграции смешаются со второй декады сентября на первую декаду, а сроки завершения миграции — с первой декады октября на

третью декаду сентября. Схожая многолетняя динамика выявляется и при анализе литературных данных. В окрестностях г. Уссурийска и г. Владивостока в начале 2000-х годов осенняя миграция вида в среднем проходила с середины сентября до конца первой декады октября (Назаров, 2004; Глушенко и др., 2006). Однако по более ранним данным в Южном Приморье в 1959–1962 гг. осенние кочевки вида отмечались также с августа, осенний пролет длился с начала сентября по октябрь, а пик пролета был выражен не каждый год (Панов, 1973). Во время пролета таежные овсянки наблюдались в смешанных стаях с желтогорлой и седоголовой овсянками, и последние встречи вида датировались серединой октября (там же). Однако в эту картину динамики не вписываются данные из Лазовского заповедника. Здесь в 40-х и начале 50-х годов, по данным Белопольского (1947, 1950, цит. по: Шохрин, 2017), осенний пролет вида наблюдали с середины сентября до первой и даже до второй декады ноября. В начале 2000-х годов по данным массового кольцевания таежные овсянки летели в заповеднике, как правило, в сентябре, реже в октябре, а в ноябре их уже никогда не наблюдали (Шохрин, 2017). Это также говорит о нелинейности многолетней динамики миграций и вероятности существования долгосрочных фенологических циклов миграции таежной овсянки. Другими словами, можно с уверенностью говорить лишь о среднесрочном смещении дат осенней миграции на более ранние и при этом предполагать возможность долгосрочной цикличности, опираясь на данные прошлого столетия.

Средняя ожидаемая продолжительность остановки таежной овсянки осенью составляет 10 дней, что значительно больше, чем продолжительность остановки, характерная для ближних мигрантов Европы (Чернецов, 2010). Однако для североамериканских видов овсянок с похожим типом распространения отмечено, что в периоды осенней миграции птицы могут прерываться на миграционную остановку на 5–10 дней даже в неподходящих местообитаниях (Seewagen, Newhouse, 2018; Sykes et al., 2019). Скорость изменения энергетического индекса таежной овсянки в среднем равна 2.9% в сутки (от –4.7 до 7.5%) в течение миграции, что сопоставимо с малой скоростью жиронакопления воробьиных мигрантов на местах остановки в Европе (Чернецов, 2010), поскольку таким образом тощей птице весом 16 г и жирностью 1 балл понадобится 12 дней, чтобы достичь максимальной энергетической полноты (21 г, 5 баллов, $E_{CI} = 6.5$).

Исследованные параметры позволяют предположить, что сокращение длительности остановки в совокупности с многолетним сокращением скорости пополнения энергетических запасов и смещением сроков миграции на более

ранние даты связано с тенденцией снижения осенней численности таежной овсянки в районе исследований, отмеченном нами ранее (Вальчук и др., 2017). Однако влияние обсуждаемых параметров миграционной остановки на численность птиц не было подтверждено статистически. Регрессионная модель с учетом продолжительности миграции (от 0.1 до 0.9 квантилей), продолжительности миграционной остановки (MSL и Sa) и скорости изменения энергетического индекса (P_E) объясняла лишь 22.4% общей вариабельности относительной численности птиц ($R^2 = 0.07$, $F = 0.49$, $p = 0.61$) и 28.1% общей вариабельности птиц, совершивших остановку ($R^2 = 0.19$, $F = 1.56$, $p = 0.25$).

Предпринятая в настоящей работе попытка анализа причин снижения численности вида, в первую очередь, показала, что многолетняя динамика как осенней, так и весенней миграции таежной овсянки, имеет нелинейный характер, а это характерно для видов, мигрирующих на короткие расстояния (Yong et al., 2015; Choi et al., 2020). Таким образом, простые модели долговременной линейной регрессии слабо эффективны при описании динамики миграции этого вида. При этом также были отмечены существенные среднесрочные смещения в сроках весенней и осенней миграций вида на более ранние даты, что может свидетельствовать о существенном влиянии на миграцию птиц таких экзогенных факторов, как изменение климата, фрагментация и деградация местообитаний. Большая часть ареала вида находится на территории России и Китая. В обеих странах в последние годы отмечается значительное сокращение естественных лесных экосистем в результате интенсивных рубок. Китай входит в число стран с наибольшим количеством находящихся под угрозой исчезновения птиц и млекопитающих в мире (Yong et al., 2015). Кроме того, считается, что вся территория ВААПП претерпевает в настоящее время сильные климатические и антропогенные изменения, что обуславливает сокращение численности мигрирующих видов птиц, включая воробьиных (MacKinnon et al., 2012).

ВЫВОДЫ

1. Данные многолетнего мониторинга состояния популяции таежной овсянки в долине р. Литовка с помощью отловов и кольцевания показали, что весенний пролет вида здесь отсутствует. Практически все отловленные весной птицы принадлежат к локальной гнездящейся популяции, а линейный тренд данных отловов свидетельствует о смещении сроков прилета в районе исследований с первой декады мая на третью декаду.

2. Сроки осеннего пролета вида из года в год также варьируют, отмечается синхронное смещение сроков на более ранние календарные даты. Начало миграции смещается со второй декады сентября на первую, а завершение миграции — с первой декады октября на третью декаду сентября. Несовпадение и большой разброс сроков осенней миграции вида в разных районах Южного Приморья свидетельствуют о нелинейности их динамики и вероятности существования долговременных фенологических циклов миграции таежной овсянки.

3. Средняя ожидаемая продолжительность остановки таежной овсянки в районах транзитной миграции в Южном Приморье осенью 10 дней, а средняя минимальная продолжительность остановки 6.1 дней. Многолетняя динамика средней минимальной продолжительности остановки показала долговременное сокращение — 1.8 дней за 20 лет.

4. Скорость изменения энергетического индекса у птиц, совершивших остановку, в среднем равна +2.9% в сутки (от -4.7 до 7.5%), что сопоставимо с малой скоростью жиронакопления воробьиных мигрантов на местах остановки в Европе (Чернецов, 2010).

5. Отмеченная многолетняя динамика как осенней, так и весенней миграции таежной овсянки имеет нелинейный характер. Влияние обсуждаемых в работе характеристик миграционной остановки на численность птиц статистически не значимо, однако выявленные незначительное снижение численности вида на путях миграций и смещение сроков пролета могут быть началом более глубоких популяционных трендов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны коллегам-орнитологам “Амуро-Уссурийского центра биоразнообразия птиц”, всем студентам и волонтерам, принимавшим участие в отловах и кольцевании птиц. Особенно много времени посвятили проекту О.П. Каминский, Е.В. Лелюхина, К.С. Масловский, В.А. Крещановская, О.А. Чернышова, Т.Ю. Тихоньких.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ананин А.А., 2015. Овсянка-дубровник (*Ocyris aureolus* Pall.) в северо-восточном Прибайкалье — катастрофическое исчезновение вида // Байкальский зоологический журнал. № 1 (16). С. 82–86.
- Вальчук О.П., Масловский К.С., Лелюхина Е.В., Ириняков Д.С., Гордиенко И.Н., Прокопенко О.Д., Горбунова П.М., 2017. Многолетняя динамика и тренды численности некоторых воробьиных птиц в периоды миграций в южном Приморье // Динамика численности птиц в наземных ландшафтах. 30-летие программ мониторинга зимующих птиц России и сопредельных регионов: “Parus” и “Евроазиатский Рождественский учет”. М. С. 99–107.
- Виноградова Н.В., Дольник В.Р., Ефремов В.Д., Паевский В.А., 1976. Определение пола и возраста воробьиных птиц фауны СССР. М.: Наука. 189 с.
- Глуценко Ю.Н., Липатова Н.Н., Мартыненко А.Б., 2006. Птицы города Уссурийска: фауна и динамика населения. Владивосток: ТИПРО-центр. 264 с.
- Глуценко Ю.Н., Нечаев В.А., Редькин А.Я., 2016. Птицы Приморского края: краткий фаунистический обзор. М.: Товарищество научных изданий КМК. 523 с.
- Дурнев Ю.А., 2009. Овсянка-дубровник (*Emberiza aureola*): феномен катастрофического сокращения численности и современное состояние популяции // Современные проблемы орнитологии Сибири и Центральной Азии: Материалы IV Международ. орнитол. конф. Улан-Удэ: Изд-во БГУ. С. 316–319.
- Коблик Е.А., 2007. Таксономическая ревизия рода *Emberiza sensu lato* L. (Eberizidae, Aves), комментарии к списку птиц Российской Федерации // Орнитология. № 34 (2). С. 141–163.
- Кулешова Л.В., 1968. Черногорлая овсянка (*Emberiza tristrami* Swinhoe) в Среднем Сихотэ-Алине // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. № 12. С. 23–30.
- Назаров Ю.Н., 2004. Птицы города Владивостока и его окрестностей. Владивосток: Изд-во Дальневосточного ун-та. 276 с.
- Панов Е.Н., 1973. Птицы Южного Приморья. Новосибирск.: Наука, Сибирское отделение. 376 с.
- Титов Н.В., Чернецов Н.С., 1999. Стохастические модели как новый метод оценки продолжительности миграционных остановок птиц // Успехи современной биологии. № 119 (4). С. 396–403.
- Чернецов Н.С., 2010. Миграция воробьиных птиц: остановки и полет. М.: Товарищество научных изданий КМК. 173 с.
- Шохрин В.П., 2014. Характеристика осеннего пролета воробьинообразных в Лазовском заповеднике (юго-восток Приморского края) // Ареалы, миграции и другие перемещения диких животных. Материалы междунар. науч.-практ. конф. Владивосток: ООО “Рея”. С. 372–381.
- Шохрин В.П., 2017. Птицы Лазовского заповедника и сопредельных территорий. Лазо. 648 с.
- Bairlein F., 1995. Manual of Field Methods of the ESF European-African Songbird Migration Project // ESF. Wilhemshaven. Germany. 71 p.
- BirdLife International, 2021. *Emberiza tristrami* // IUCN Red List for birds. [Электронный ресурс]. Дата обновления: 25.06.2021. Режим доступа: <http://datazone.birdlife.org/species/factsheet/22720948>
- Burnham K.P., Anderson D.R., 2004. Multimodel interference: understanding AIC and BIC in model selection // Social Methods Research. № 33. P. 261–304.
- Choi C.Y., Nam H.Y., Kim H.K., Park S.Y., Park J.G., 2020. Changes in *Emberiza* bunting communities and populations spanning 100 years in Korea // PLoS ONE. № 15(5). 16 p.

- Dale S., Hansen K., 2013. Population decline in the Rustic Bunting *Emberiza rustica* in Norway // *Ornis Fennica*. № 90. P. 193–202.
- Edenius L., Choi C., Heim W., Jaakkonen T., De Jong A., Ozaki K., Roberge J., 2016. The next common and widespread bunting to go? Global population decline in the Rustic Bunting *Emberiza rustica* // *Bird Conservation International*. № 27. P. 35–44.
- Gamova T.V., 2002. Breeding biology of the Tristram's Bunting *Emberiza tristrami* in southern Primorye (Russian Far East) // *Avian Ecology and Behaviour*. № 9. P. 23–38.
- Kamp J., Oppel S., Ananin A.A., Durnev Y.A., Gashev S.N., Hölzel N., et al., 2015. Global population collapse in a superabundant migratory bird and illegal trapping in China // *Conservation Biology*. № 29 (6). P. 1684–1694.
- Labocha M.K., Hayes J.P., 2012. Morphometric indices of body condition in birds: a review // *Journal of Ornithology*. № 153. P. 1–22.
- MacKinnon J., Verkuil Y.I., Murray N., 2012. IUCN situation analysis on East and Southeast Asian intertidal habitats, with particular reference to the Yellow Sea (including the Bohai Sea) // *Occasional Paper of the IUCN Species Survival Commission*. № 47. 76 p.
- Miller-Rushing A.J., 2008. Bird migration times, climate change, and changing population sizes // *Global Change Biology*. № 14. P. 1959–1972.
- Newton I., 2008. *The migration ecology of birds*. London: Academic Press. 568 p.
- R Core Team, 2020. A language and environment for statistical computing // R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Seewagen C.L., Newhouse M., 2018. Mass changes and energetic condition of grassland and shrubland songbirds during autumn stopovers at a reclaimed landfill in the New Jersey meadowlands // *The Wilson Journal of Ornithology*. № 130 (2). P. 377–384.
- Sekercioglu C.H., Schneider S.H., Fay J.P., Loarie S.R., 2007. Climate Change, Elevational Range Shifts, and Bird Extinctions // *Conservation Biology*. № 22 (1). P. 140–150.
- StatSoft Inc., 2011. STATISTICA (data analysis software system), version 10 [Электронный ресурс]. Режим доступа: www.statsoft.com
- Sykes W.P., Freeman M.C., Sykes J.J., Seginak J.T., Oleyar M.D., Egan J.P., 2019. Annual survival, site fidelity, and longevity in the eastern coastal population of the Painted Bunting (*Passerina ciris*) // *The Wilson Journal of Ornithology*. № 131(1). P. 96–110.
- Woodrey M.S., Moore F.R., 1997. Age-related differences in the stopover of fall landbird migrants on the coast of Alabama // *The Auk*. № 114. P. 695–707.
- Yong D., Liu Y., Low B., Espanola C.P., Choi C., Kawakami K., 2015. Migratory songbirds in the East Asian-Australasian Flyway: a review from a conservation perspective // *Bird Conservation International*. № 25 (01). P. 1–37.

CHARACTERISTICS OF A MIGRATION STOPOVER OF TRISTRAM'S BUNTING (*OCYRIS TRISTRAMI*, EMBERIZIDAE, PASSERIFORMES), BASED ON LONG-TERM BANDING DATA, IN THE LITOVKA RIVER VALLEY, SOUTHERN PRIMORYE

D. S. Irinyakov^{1, *}, O. P. Valchuk^{1, **}

¹*Federal Scientific Center of East Asia Terrestrial Biodiversity, Prospekt 100-letiya Vladivostoka, 159, Vladivostok, 690022 Russia*

*e-mail: irinyakov2016@yandex.ru

**e-mail: olga_valchuk@mail.ru

Monitoring results of a migrating population of Tristram's bunting in southern Primorye are presented, based on ringing data (1999–2018). Dramatic declines in the numbers of the Yellow-breasted bunting and the Rustic bunting in recent decades make it necessary to forecast the condition of other species in the family Emberizidae. The phenology of migrations and the stopover length of birds in the study area were monitored. Spring migration of the study species is weakly expressed, vs. a massive autumn migration. Our studies show a trend for a long-term decrease in the numbers, the rate of fat load, and the stopover length of this species on the flight pathways.

Keywords: population ecology, fat load, phenology, population trends, banding

УДК 611.4+591.4

НЕКОТОРЫЕ РАЗЛИЧИЯ В МОРФОЛОГИИ ТИМУСА У НЕПОЛОВОЗРЕЛЫХ НАСЕКОМОЯДНЫХ: *SOREX ARANEUS*, *SOREX CAECUTIENS*, *NEOMYS FODIENS*, *ERINACEUS ROUMANICUS*

© 2022 г. В. Я. Юрчинский^{a, b, *}^aСмоленский государственный университет, Смоленск, 214000 Россия^bСмоленский государственный медицинский университет, Смоленск, 214019 Россия

*e-mail: zool72@mail.ru

Поступила в редакцию 01.06.2021 г.

После доработки 09.11.2021 г.

Принята к публикации 18.11.2021 г.

Проводили исследование тимуса четырех видов неполовозрелых насекомоядных млекопитающих, относящихся к семействам Soricidae и Erinaceidae. Представители этих семейств придерживаются противоположных стратегий выживания, различающихся интенсивностью метаболизма и активностью животного в среде обитания. Предположительно эти различия находят свое отражение в морфологических показателях тимуса. Поэтому цель работы заключалась в сравнительном изучении ключевых морфологических параметров тимуса у представителей семейств Soricidae и Erinaceidae. Применялись методы световой микроскопии. Срезы долей тимуса толщиной 5 мкм окрашивали гематоксилином и эозином, пикрофуксином по методу Ван Гизона, азур-эозином по Романовскому–Гимзе. В процессе обработки материала выявляли индекс массы и корково-мозговой индекс тимуса. Определяли площадь, занимаемую на срезе тимуса соединительной и лимфоидной тканью. На условной единице площади подсчитывали количество тимоцитов, а также количество и площадь сосудов микроциркуляторного русла как коркового, так и мозгового вещества тимуса. Рассчитывали долю митотически делящихся тимоцитов. Согласно результатам исследования, у представителей семейства землеройковые, в отличие от ежа южного, более высокими оказываются показатели индекса массы тимуса, что приводит к значительным изменениям синтопии его долей. В тимусе землеройковых, по сравнению с ежом южным, повышенными оказываются показатели корково-мозгового индекса, плотности компоновки тимоцитов на единице площади, а также количество и относительная площадь сосудов микроциркуляторного русла. Вместе с этим, у изученных видов в неполовозрелом состоянии одинаково высокими оказались показатели относительной площади лимфоидной ткани, что свидетельствует о сохранении активного функционального состояния тимуса на этой стадии жизненного цикла у всех насекомоядных. Показатели относительной площади соединительной ткани тимуса находятся в прямой зависимости от абсолютных размеров органа, что необходимо для выполнения каркасной функции. Высокие показатели митотического индекса мозгового вещества тимуса насекомоядных млекопитающих могут являться свидетельством необходимости увеличивать пул тимоцитов на самых поздних этапах дифференцировки. Выявленные закономерности свидетельствуют о зависимости морфологии тимуса от биологических характеристик представителей разных семейств насекомоядных млекопитающих, имеют определенную адаптивную ценность и заслуживают дальнейшего изучения.

Ключевые слова: сравнительная морфология, микроциркуляторное русло тимуса, корковое и мозговое вещество, плотность компоновки тимоцитов, митотический индекс тимоцитов

DOI: 10.31857/S0044513422060125

Насекомоядные млекопитающие являются одними из самых многочисленных представителей фауны позвоночных животных и обладают весьма высоким адаптивным и конкурентным потенциалом (Sundel et al., 2012; Eckrich et al., 2018). Различные представители отряда насекомоядных могут в значительной степени отличаться друг от друга по особенностям адаптивных стратегий, обеспечивающих поддержание посто-

яинства внутренней среды организма (Киселев, 2017; Рутовская и др., 2019; Haigh et al., 2012; Laza-ro et al., 2019; Schaeffer et al., 2020). Данные отличия вызывают неизбежные перестройки регуляторных процессов в нейроиммуноэндокринной системе и способствуют трансформациям морфологического и функционального состояния центральных органов лимфоидной системы с целью формирования адекватного по своей эффектив-

ности иммунного ответа (Кветной и др., 2005; Prendergast et al., 2002; Gennen, 2012; Andersson, Tracey, 2012; Francini, Ottaviani, 2017; Whiting et al., 2018). Детальное сравнительное морфологическое изучение тимуса различных представителей отряда насекомых млекопитающих дает возможность более глубоко понять изменчивость основных характеристик его морфо-функциональной организации в условиях биологической нормы. Несмотря на это, анализ доступной научной литературы показал, что сравнительно-морфологические исследования тимуса насекомых млекопитающих крайне редки, а имеющиеся данные не позволяют сформировать целостного представления по данному вопросу. По этой причине цель исследования заключалась в изучении особенностей строения тимуса у неполовозрелых представителей различных видов отряда насекомых, отличающихся специфическими характеристиками биологии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследовали представителей различных видов насекомых млекопитающих, различающихся показателями ключевых характеристик биологии: размеры тела, биотоп обитания, интенсивность метаболизма (Киселев, 2017; Рутовская и др., 2019; Haigh et al., 2012; Sundel et al., 2012; Eckrich et al., 2018; Schaeffer et al., 2020). Эти показатели могут оказывать влияние на организм в целом и лимфоидную систему в частности и, соответственно, могут найти отражение в их строении (Панов, Карпенко, 2004; Юрчинский, Ерофеева, 2020; Käkälä, Нувärinen, 1995). Исследовали морфологию тимуса у неполовозрелых представителей четырех видов насекомых млекопитающих: бурозубка обыкновенная (*Sorex araneus* Linnaeus 1758, $n = 24$), бурозубка средняя (*S. caecutiens* Laxmann 1788; $n = 16$), водяная кутора (*Neomys fodiens* Pennant 1771; $n = 12$), еж южный (*Erinaceus roumanicus* Barrett-Hamilton 1900; $n = 8$) Исследовали неполовозрелых животных следующих возрастов: бурозубка обыкновенная, бурозубка средняя и водяная кутора – 2–3 мес., еж южный – сеголетки 1.5–2 мес. Возраст животных определяли по общепринятым методикам (Клевезаль, 2007). Отлов животных производили на территории Смоленской обл., в естественных биотопах, отличающихся минимальной интенсивностью антропогенного пресса или его отсутствием. С целью исключить влияние на морфологию тимуса неблагоприятных стресс-факторов холодного периода года, сбор материала по всем исследованным видам проводили с начала июня до середины июля.

Эвтаназию животных осуществляли передозировкой эфирным наркозом (ЗАО “Вектон”) в соответствии с требованиями, утвержденными распоряжением Президиума АН СССР от 2 апреля

1980 N 12000-496 и приказом Минвуза СССР от 13 сентября 1984 N 22, а также “Европейской конвенции по защите позвоночных животных, используемых для экспериментов или в иных научных целях” (г. Страсбург, 1986). Тимус, изъятый сразу после эвтаназии, взвешивали и измеряли. Доли тимуса фиксировали 10% нейтральным формалином, обезвоживали и заливали в парафин по стандартной методике. Срезы тимуса (5 мкм) получали в сагиттальной и горизонтальной плоскостях на санном микротоме НМ 430 (Thermo Shandon Limited; сер. № 31 144), окрашивали гематоксилином и эозином, пикрофуксином по методу Ван Гизона, азур-эозином по Романовскому–Гимзе (Меркулов, 1969). Съемку препаратов проводили с использованием системы визуализации Sony TouрCam 5.1 (TouрTek, Китай), установленной на микроскопе “Микромед-3 Professional” (“Микромед”, Китай). Морфометрические исследования осуществляли на цифровых изображениях препаратов тимуса с помощью лицензионной прикладной компьютерной программы обработки изображений TouрView (TouрTek, Китай). Для суждения о морфофункциональном состоянии тимуса определяли индекс массы тимуса (ИМТ) как соотношение массы органа к массе тела животного. Общую площадь гистологического препарата тимуса измеряли при увеличении окуляра $\times 5$, объектива $\times 4$. Измеряли площадь коркового и мозгового вещества тимуса (в мкм²) и рассчитывали корково-мозговой индекс как отношение площади коркового вещества к мозговому. Осуществляли подсчет общего количества тимоцитов в корковом и мозговом веществе тимуса на условной единице площади в 10000 мкм² (ок. $\times 10$, об. $\times 90$ под масляной иммерсией) на цифровых фотографиях. Для каждого препарата оценивали 10 полей зрения. Количество митозов в субкапсулярной зоне коры и мозговом веществе (митотический индекс) определяли на 1000 зарегистрированных клеток (ок. $\times 15$, об. $\times 90$ под масляной иммерсией). В процессе тотального изучения всей площади препарата (при увеличении окуляра $\times 7$, объектива $\times 20$) измеряли и определяли общую площадь, занимаемую на срезе сосудистым руслом, волокнистой соединительной, жировой и лимфоидной тканями (в % по отношению к площади среза). С целью изучения отличий кровоснабжения мозгового и коркового вещества тимуса на условной единице площади (0.5 мм²) подсчитывали количество и площадь сосудов (мкм²) микроциркуляторного русла. Участки среза для подсчета сосудов выбирали в случайном порядке. На каждом препарате осуществляли подсчет на десяти таких участках. При идентификации звеньев микрососудистого русла за основу взяты общепринятые классификации (Куприянов, 1969). К микрососудам отнесены артериолы, прекапиллярные арте-

риолы, капилляры, посткапиллярные венулы (окуляр $\times 15$, объектив $\times 20$; $\times 40$).

Результаты обрабатывали статистически. Значимость различий между сравниваемыми группами оценивали методами непараметрической (U-критерий Манна–Уитни и тест Краскела–Уоллиса) и параметрической статистики (t -критерий Стьюдента). Анализ распределения признаков на нормальность проводили с использованием критериев Лиллиефорса и Шапиро–Уилка, а условие равенства дисперсий выборок проверяли по критерию Левена.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Согласно полученным результатам, насекомоядные млекопитающие, относящиеся к разным семействам, в значительной степени отличаются друг от друга по показателям формы, габаритов и синтопии долей тимуса. Так, у представителей семейства Soricidae (Fischer von Waldheim 1817), к которому относятся бурозубки и водяная кутора, доли тимуса увеличены в длину и ширину, и каждая доля имеет выраженную листовидную форму (рис. 1C). Напротив, у ежа южного (семейство Erinaceidae Fischer von Waldheim 1817) доли тимуса укорочены, утолщены и расширены в области средней трети, при этом сужаются краниально и каудально, что приводит к возникновению формы эллипса (рис. 1D). Эти различия обуславливают расхождения в показателях синтопии тимуса. У ежа южного доли тимуса располагаются исключительно в области верхнего средостения. Краниальные полюса долей доходят до уровня нижнего шейного позвонка, тогда как нижние полюса — до венечной борозды сердца и лишь незначительно затрагивают верхнюю часть его желудочков. При этом доли тимуса лежат строго в плоскости стеральной поверхности перикарда (рис. 1B). Напротив, у всех представителей семейства Soricidae, представленных в данном исследовании, доли тимуса полностью накрывают сердце, доходя своими каудальными полюсами до его верхушки, и входят в контакт с диафрагмой. Вместе с этим, благодаря существенному увеличению ширины, доли тимуса охватывают перикард в виде чехла, заходя в щелевидные пространства между медиастинальной поверхностью сердца и легких (рис. 1A). Тем самым доли тимуса у ежа южного располагаются только в верхнем средостении, тогда как у сорицид они занимают более широкую область, находясь как в верхнем, так и в нижнем средостении. В области нижнего средостения латеральные края сильно расширенных долей тимуса землероек загибаются сагиттально и, как результат, уходят в глубь средней части нижнего средостения, располагаясь между медиастинальной плеврой и перикардом. Кроме того, индекс массы тимуса у ежа южного более чем в три раза уступает соответствующим показателям тимуса землероек

(табл. 1). При этом абсолютная масса долей тимуса ежа южного достигает 0.45 ± 0.06 г, что существенно выше соответствующих показателей тимуса водяной куторы (0.11 ± 0.09 г), а также бурозубок средней (0.046 ± 0.06 г) и обыкновенной (0.047 ± 0.05 г). Различия в показателях массы тимуса водяной куторы и землероек бурозубок статистически значимы ($p < 0.05$, U-критерий Манна–Уитни и тест Краскела–Уоллиса). Несмотря на принадлежность к одному отряду, еж южный значительно отличается от землероек-бурозубок по некоторым показателям, характеризующим тканевую структуру органа. Например, величина корково-мозгового индекса ежа уступает таковой у бурозубок более чем в полтора раза (табл. 1, рис. 2C, 2D). При этом на условной единице площади коркового вещества тимуса в $10\,000$ мкм² у ежа южного всегда располагается на 200 тимоцитов меньше, чем у землероек бурозубок (табл. 1, рис. 2A, 2B). Однако между исследованными видами существенных различий в количестве тимоцитов мозгового вещества тимуса, а также митотического индекса тимоцитов коры и мозгового вещества не обнаружено (табл. 1). У всех исследованных неполовозрелых представителей насекомоядных млекопитающих процентное содержание лимфоидной ткани оказывается одинаково высоким (табл. 1).

Исследованные виды насекомоядных млекопитающих различаются по содержанию (%) волокнистой соединительной ткани тимуса. Так, в тимусе ежа южного доля площади этой ткани на срезе превышает соответствующие показатели тимуса землероек бурозубок в 3–4 раза. В тимусе водяной куторы статистически значимо превышено содержание волокнистой соединительной ткани только по сравнению с бурозубкой средней (табл. 1). Сопоставление относительной площади, занимаемой на срезе тимуса сосудами кровеносного русла, показало, что у представителей семейства землеройковые кровеносное русло тимуса развито одинаково хорошо и показатели его относительной площади в 3–3.5 раза превышают соответствующие значения в тимусе ежа южного (табл. 1).

Особое значение для функциональной активности тимуса имеет развитие микроциркуляторного русла, относительная площадь которого повышена у всех представителей семейства землеройковые и превосходит (в 1.3–1.8 раза) показатели тимуса ежа южного как в корковом, так и в мозговом веществе тимуса (табл. 1). Среди представителей землеройковых наиболее развитым микроциркуляторным руслом коркового и мозгового вещества тимуса обладает водяная кутора, показатели которой статистически значимо превышают соответствующие значения микроциркуляторного русла в тимусе средней и обыкновенной бурозубок (табл. 1). Также еж южный уступает представителям семейства землеройко-

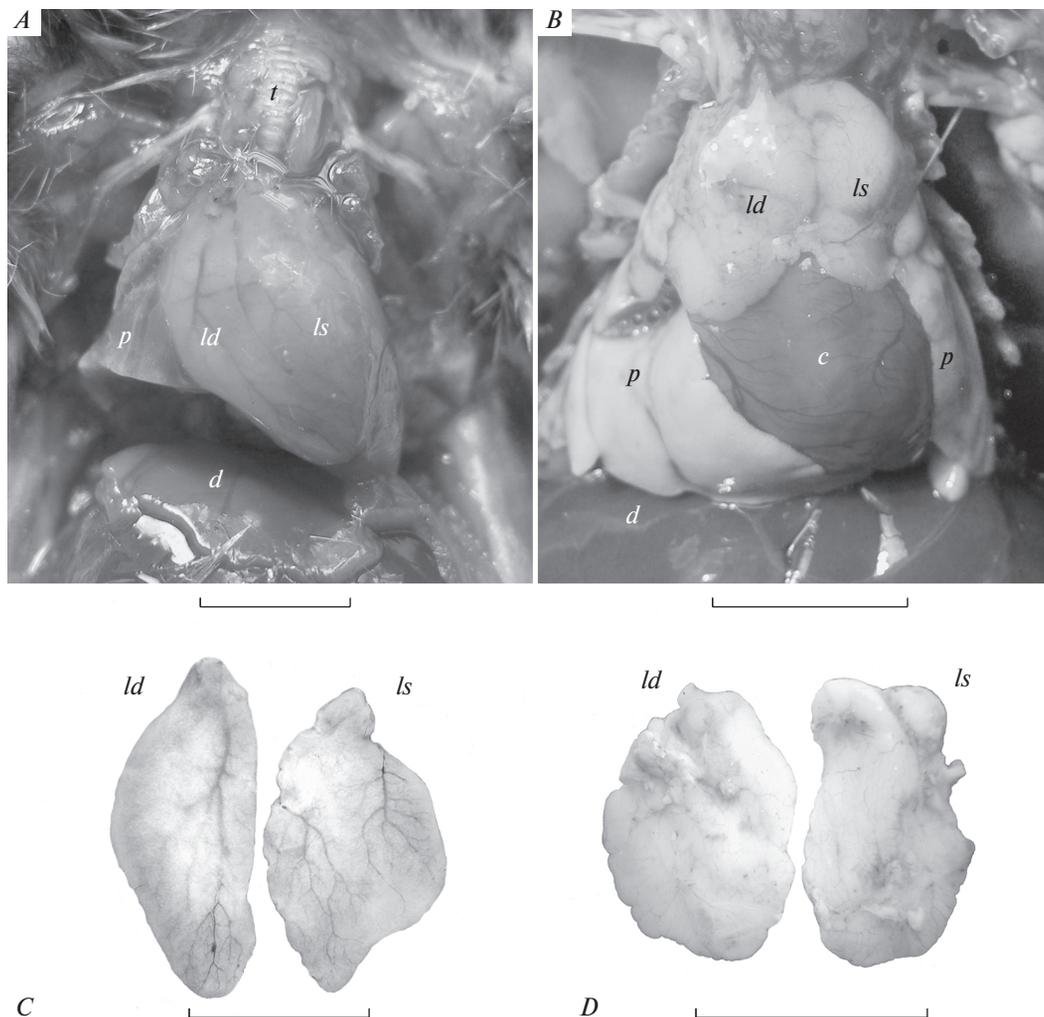


Рис. 1. Особенности макроморфологии тимуса насекомоядных млекопитающих:

A, C – доли тимуса бурозубки обыкновенной; *B, D* – доли тимуса ежа южного; *p* – легкое, *t* – трахея, *c* – сердце, *d* – диафрагма, *ld* – правая доля тимуса, *ls* – левая доля тимуса. Масштаб, см: *A, C* – 0.5; *B, D* – 1.

вые по показателям количества сосудов микроциркуляторного русла как коры, так и мозгового вещества тимуса, что статистически значимо при сравнении этого вида с водяной кутурой и бурозубкой обыкновенной. В свою очередь максимальные значения этих показателей выявлены у водяной кутуры. Например, водяная кутура по количеству микроциркуляторных сосудов коркового и мозгового вещества тимуса превосходит бурозубку среднюю и ежа южного в 1.5–2 раза (табл. 1).

ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ процентного соотношения различных тканей в структуре тимуса изученных нами неполовозрелых насекомоядных млекопитающих показал, что лимфоидная ткань занимает максимальную площадь на среде органа. Это свидетель-

ствует о сохранении высокой активности тимуса у всех животных в рамках данного возрастного периода, независимо от систематической принадлежности и особенностей биологии (Сапин, Этинген, 1996; Pearse, 2006). Относительная площадь соединительной ткани в тимусе ежа южного значительно выше, чем в тимусе землерока. Масса тимуса ежа в несколько раз превышает массу тимуса землерока, что требует усиленного развития соединительнотканного каркаса. Корреляционная зависимость между массой тимуса и количеством соединительной ткани в нем показана на примере различных представителей типа хордовые (Юрчинский, Ерофеева, 2020). По этой же причине количество волокнистой соединительной ткани в тимусе у водяной кутуры выше, чем у наземных видов бурозубок.

Необходимым условием для выживания любого организма является иммунный гомеостаз, под-

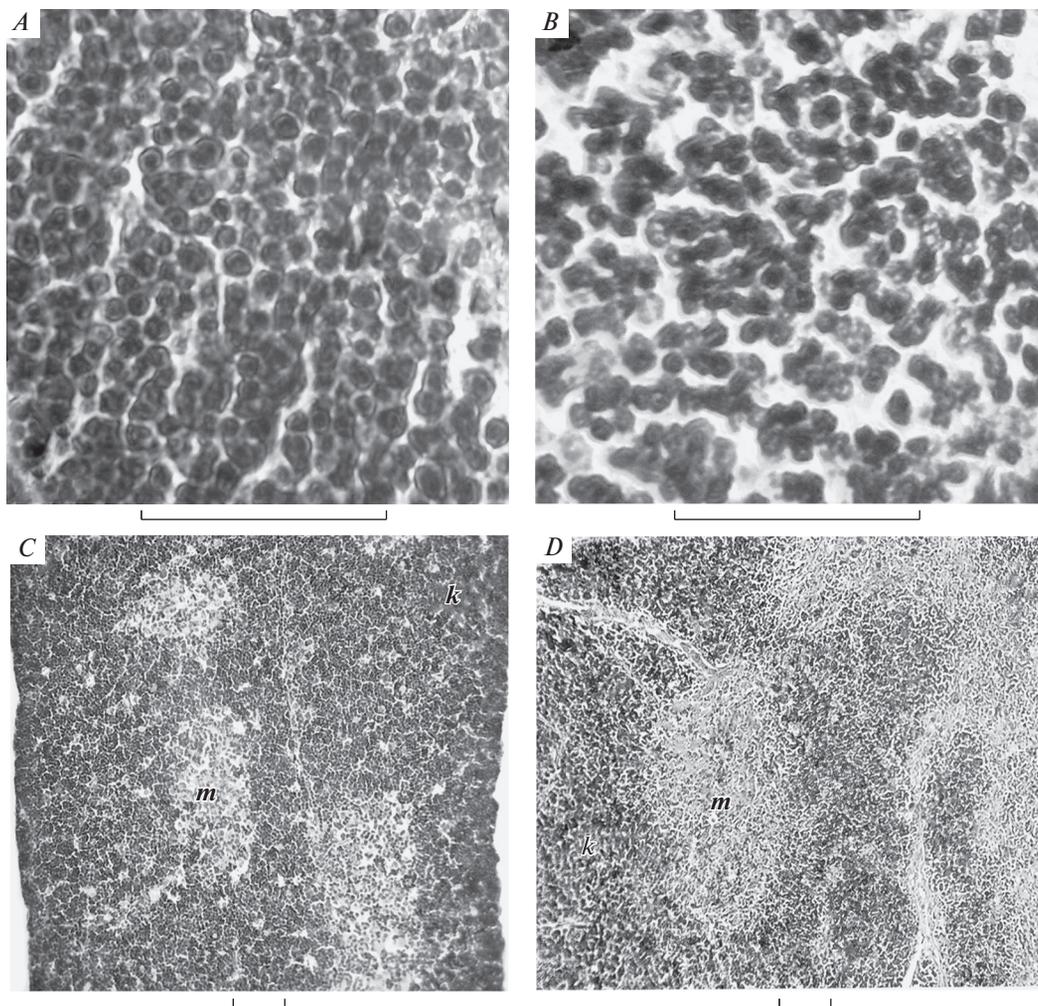


Рис. 2. Особенности микроморфологии тимуса насекомоядных млекопитающих. Плотность расположения тимоцитов в коре тимуса бурозубки обыкновенной (A) и ежа южного (B). Кортиковое и мозговое вещество на срезе тимуса бурозубки обыкновенной (C) и ежа южного (D), *m* – мозговое вещество, *k* – корковое вещество. Масштаб 50 мкм.

ro et al., 2019; Schaeffer et al., 2020). Напротив, представители семейства Eginaceidae пошли по пути экономии расходов энергии, в основе которой лежат формирование защитных образований и снижение подвижности (Чернова, 2005). Данные различия могут оказывать влияние на процессы лимфопоэза в красном костном мозге и темпы поступления костномозговых предшественников в корковую зону тимуса, которые обладают повышенной чувствительностью к различного рода факторам внешней и внутренней среды (Bhandoola et al., 2007; Mori et al., 2007; Dudakov et al., 2010). Эти факты подтверждаются экспериментальными данными других авторов, доказывающими, что формирование иммунокомпетентности является энергетически дорогостоящим процессом, и необходимые для его обеспечения энергоресурсы появляются вследствие их адаптивного перераспределения по принципу

trade off в ущерб другим жизненным функциям (Long, Nanthakumar, 2004; Abrams, Miller, 2011; Wang et al., 2019). По этим причинам энергетически более экономная, по сравнению с бурозубками, адаптивная стратегия ежа южного позволяет поддерживать иммунные барьеры в оптимальном состоянии в условиях существенного снижения притока предшественников Т-лимфоцитов в корковую зону тимуса, что является следствием замедления темпов образования клеток лимфоидного ряда в красном костном мозге. В дальнейшем это вызывает появление каскада морфологических отличий в тимусе ежа в сравнении с бурозубками. В тимусе ежа южного снижен показатель индекса массы органа, уменьшены плотность компоновки лимфоцитов в коре и показатель ее относительной площади, о чем свидетельствует снижение величины корково-мозгового индекса. Все это указывает на способность его организма

поддерживать иммунный статус в условиях сниженного количества лимфоидных клеток, поступающих в тимус и сосредоточенных в нем.

Не вызывает сомнений факт тесной взаимозависимости морфологических параметров кровеносной системы и характеристик биологических процессов в тканях и органах (Galagudza et al., 2016; Meyer, 2018). В частности, выявлена прямая зависимость между развитием микроциркуляторного русла и интенсивностью пролиферации клеток в тканях лимфоидных органов (Balu, 1977). Обнаруженное нами увеличение показателей различных параметров кровеносного русла в тимусе землероек по сравнению с ежом южным свидетельствует о более высокой функциональной активности этого органа. Можно предположить, что повышенная двигательная активность представителей семейства Soricidae обуславливает увеличение вероятности встречи с патогенами, что требует адаптивного усиления иммунных барьеров. Вместе с тем более высокий уровень обмена этих животных предопределяет способность осуществлять более значительные инвестиции в иммунную систему по сравнению с аналогичными возможностями организма ежа южного, следствием чего является функциональная активизация лимфоидной системы в целом и тимуса в частности.

Ряд исследований свидетельствует о существовании биологических различий между представителями рода *Sorex* и рода *Neomys*, связанных с адаптацией к условиям либо наземного, либо околоводного образа жизни. В частности, выявлено, что в сравнении с буроzubками наземной фауны, водяная кутора, обитая в зоне опушечного эффекта, имеет контакт с более широким спектром видов паразитофауны, которая неизбежно оказывает дополнительное давление на иммунную систему (Панов, Карпенко, 2004). Согласно экспериментальным данным, различия в спектре кормов вызывают различия в обмене веществ наземных и околоводных буроzubок (Käkelä, Nuväginen, 1995). У водяной куторы, в сравнении с наземными буроzubками, выработаны физиологические механизмы, обеспечивающие появление нейротоксинов в слюне (Kowalski et al., 2017). Как показывают результаты нашего исследования, значительные отличия биологии, возникающие в условиях околоводной среды, также находят свое отражение в морфологии тимуса. Околоводный образ жизни, в первую очередь, оказывает влияние на параметры сосудов микроциркуляторного русла тимуса водяной куторы, увеличивая их количество и относительную площадь, как в корковом, так и в мозговом веществе тимуса.

В корковом веществе тимуса наблюдаются весьма высокие темпы процессов созревания и пролиферации предшественников тимоцитов (Le Campion et al., 2000). На самых поздних этапах

дифференцировки в мозговом веществе тимуса сконцентрированы single positive тимоциты, прошедшие процессы отрицательной селекции (Chen, 2004; Luc et al., 2007). Повышенные показатели митотического индекса тимоцитов мозгового вещества тимуса насекомоядных млекопитающих свидетельствуют об активных процессах отрицательной селекции в мозговом веществе тимуса и увеличении пула толерантных наивных тимоцитов путем их митотического деления (Le Campion et al., 2000; Chen, 2004; Klein et al., 2009).

Таким образом, на примере насекомоядных млекопитающих показано влияние биологических особенностей видов на некоторые процессы, протекающие в рамках лимфоидной системы, что отражается на морфологии тимуса. В частности выявлено, что ускорение метаболизма, возникающее вследствие активизации жизнедеятельности у землеройковых, сопряжено с усилением процессов образования, транспорта и пролиферации предшественников тимоцитов. По этой причине увеличиваются показатели ряда ключевых морфологических характеристик тимуса, таких как индекс массы, корково-мозговой и митотический индексы. Возрастает плотность компоновки тимоцитов в корковом веществе органа, а также становятся выше показатели микроциркуляторного русла. Иная стратегия, имеющая место у ежа южного, напротив, связана с более экономным расходом энергии и сопровождается диаметрально противоположными изменениями вышеперечисленных морфологических характеристик тимуса. Иными словами, изменчивость морфологических характеристик тимуса указывает на то, что данный орган активно задействован в процессах поддержания иммунного гомеостаза посредством адаптивного изменения количества иммунокомпетентных Т-лимфоцитов, поступающих в кровеносное русло (Kondo et al., 2019).

Исследованные виды насекомоядных млекопитающих не различались по относительному количеству лимфоидной ткани в тимусе, однако для всех этих видов была характерна зависимость количественных характеристик волокнистой соединительной ткани от размеров тимуса.

Выявленные закономерности имеют определенную адаптивную ценность и заслуживают дальнейшего изучения.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность Российскому фонду фундаментальных исследований. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (11-04-97530 р-центр-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кветной И.М., Ярилин А.А., Полякова В.О., Князькин И.В., 2005. Нейроиммуноэндокринология тимуса. СПб.: ДЕАН. 160 с.
- Киселев С.В., 2017. Физиологический ответ равнозубой бурозубки (*Sorex isodon*) на голодание и возобновление питания // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. Т. 53. № 4. С. 288–294.
- Клевезаль Г.А., 2007. Принципы и методы определения возраста млекопитающих. М.: Товарищество научных изданий КМК. 282 с.
- Куприянов В.В., 1969. Пути микроциркуляции. Кишинев: Картя Молдовенскэ. 260 с.
- Меркулов Г.А., 1969. Курс патологической техники. М.: Медицина. 424 с.
- Панов В.В., Карпенко С.В., 2004. Динамика популяции куторы обыкновенной – *Neomys fodiens* (Mammalia: Soricidae) и ее гельминтофауны в Северной Барбаре // Паразитология. Т. 38. № 5. С. 448–456.
- Рутовская М.В., Диатроптов М.Е., Кузнецова Е.В., Ануфриев А.И., Феоктисова Н.Ю., Сувор А.В., 2019. Динамика температуры тела белогрудого ежа (*Eriopiascus roumanicus*) во время зимней спячки // Зоологический журнал. Т. 98. № 5. С. 556–566.
- Сапин М.Р., Эттинген Л.Е., 1996. Иммунная система человека. М.: Медицина. 304 с.
- Чернова О.Ф., 2005. Происхождение и эволюция волосяного покрова // Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. Отв. ред. Воробьева Э.И., Стриганова Б.Р. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 135–149.
- Юрчинский В.Я., Ерофеева Л.М., 2020. Сравнительная характеристика возрастных изменений лимфоидного и волокнистого соединительнотканного компонента тимуса позвоночных животных (Chordata: Vertebrata) // Журнал общей биологии. Т. 81. № 1. С. 20–30.
- Abrams E.T., Miller E.M., 2011. The roles of the immune system in women's reproduction: evolutionary constraints and life history trade-offs // American Journal of Physical Anthropology. V. 146 Suppl 53. P. 134–154. PMID: <https://doi.org/10.1002/ajpa.21621> 2122101690
- Andersson U., Tracey K.J., 2012. Reflex Principles of Immunological Homeostasis // Annual Review of Immunology. V. 30. № 1. P. 313–335.
- Bhandoola A, von Boehmer H., Petrie H.T., Zúñiga-Pflücker J.C., 2007. Commitment and developmental potential of extrathymic and intrathymic T cell precursors: plenty to choose from // Immunity. V. 26. № 6. P. 678–689.
- Balu J.N., 1977. A comparative study of the microcirculation in the guinea-pig thymus, lymph nodes and Peyer's patches // Clinical and Experimental Immunology. V. 27. № 2. P. 340–347. PMID: 849659; PMCID: PMC1540799.
- Chen W., 2004. The late stage of T cell development within mouse thymus // Cellular and Molecular Immunology. V. 1. № 1. P. 3–11.
- Dudakov J.A., Khong D.M., Boyd R.L., Chidgey A.P., 2010. Feeding the fire: the role of defective bone marrow function in exacerbating thymic involution // Trends in Immunology. V. 31. № 5. P. 191–198.
- Eckrich C.A., Flaherty E.A., Ben-David M., 2018. Functional and numerical responses of shrews to competition vary with mouse density // PLOS One. V. 13. № 1. P. 1–21.
- Francini A., Ottaviani E., 2017. Thymus: Conservation in evolution // General and Comparative Endocrinology. V. 246. № 15. P. 46–50.
- Galagudza M.M., Sonin D.L., Vlasov T.D., Kurapeev D.I., Shlyakhto E.V., 2016. Remote vs. local ischaemic preconditioning in the rat heart: infarct limitation, suppression of ischaemic arrhythmia and the role of reactive oxygen species // International Journal of Clinical and Experimental Pathology. V. 97. № 1. P. 66–74.
- Gennen V., 2012. The appearance of the thymus and the integrated evolution of adaptive immune and neuroendocrine systems // Acta Clinica Belgica. V. 67. № 3. P. 209–213.
- Haigh A., O'Riordan R., Butler F., 2012. Nesting behavior and seasonal body mass changes in a rural Irish population of the Western hedgehog (*Erinaceus europaeus*) // Acta Theriologica. V. 57. № 4. P. 321–331.
- Käkelä R., Hyvärinen H., 1995. Fatty acids in the triglycerides and phospholipids of the common shrew (*Sorex araneus*) and the water shrew (*Neomys fodiens*) // Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology. V. 112. № 1. P. 71–81.
- Klein L., Hinterberger M., Wirnsberger G., Kyewski B., 2009. Antigen presentation in the thymus for positive selection and central tolerance induction // Nature Reviews Immunology. V. 9. № 12. P. 33–44. PMID: 19935803. <https://doi.org/10.1038/nri2669>
- Kondo K., Ohigashi I., Takahama Y., 2019. Thymus machinery for T-cell selection. Int Immunol. V. 31. № 3. P. 119–125. PMID: 30476234; PMCID: PMC6400048. <https://doi.org/10.1093/intimm/dxy081>
- Kowalski K., Marciniak P., Rosiński G, Rychlik L., 2017. Evaluation of the physiological activity of venom from the Eurasian water shrew *Neomys fodiens* // Frontiers in Zoology. V. 14. P. 46. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC5622582> Дата обновления: 30.09.2017. <https://doi.org/10.1186/s12983-017-0230-0>
- Lazaro J., Hertel M., Muturi M., Dechmann D.K., 2019. Seasonal reversible size changes in the braincase and mass of common shrews are flexibly modified by environmental conditions // Scientific Reports. 9. Article number: 2489. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://www.nature.com/articles/s41598-019-38884-1> Дата обновления: 21.03.2019. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-38884-1>
- Long K.Z., Nanthakumar N., 2004. Energetic and nutritional regulation of the adaptive immune response and trade-offs in ecological immunology // American Journal of Human Biology. V. 16. P. 499–507.
- Le Campion A., Vasseur F., Pénit C., 2000. Regulation and kinetics of pre-migrant thymocyte expansion // European Journal of Immunology. V. 30. № 3. P. 738–746. PMID: 10741388. [https://doi.org/10.1002/1521-4141\(200003\)30:3<738::AID-IMMU738>3.0.CO;2-Y](https://doi.org/10.1002/1521-4141(200003)30:3<738::AID-IMMU738>3.0.CO;2-Y)
- Luc S., Buza-Vidas N., Jacobsen S.E.W., 2007. Biological and molecular evidence for existence of lymphoid-primed multipotent progenitors // Ann. N. Y. Acad. Sci. V. 1106. P. 89–94.
- McDade T.W., 2003. Life History Theory and the Immune System: Steps Toward a Human Ecological Immunology // American Journal of Physical Anthropology. Suppl 37. P. 100–125.
- Meyer P.A.R., 2018. Re-orchestration of blood flow by micro-circulations // Eye (Lond). V. 32. № 2. P. 222–229. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://doi.org/10.1038/s41433-018-0230-0>

- www.nature.com/articles/eye2017315 Дата обновления: 19.01.2018.
<https://doi.org/10.1038/eye.2017.315>
- Mori K., Itoi M., Tsukamoto N., Kubo H., Amagai T., 2007. The perivascular space as a path of hematopoietic progenitor cells and mature T cells between the blood circulation and thymic parenchyma // *International Immunology*. V. 19. № 6. P. 745–753.
- Pearse G., 2006. Normal Structure, Function and Histology of the Thymus // *Toxicologic Pathology*. V. 34. № 5. P. 504–514.
- Prendergast B.J., Freeman D.A., Zucker I., Nelson R.J., 2002. Periodic arousal from hibernation is necessary for initiation of immune responses in ground squirrels // *The American Journal of Physiology – Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*. V. 282. P. 1054–1062.
- Sundel J., Church C., Ovaskainen O., 2012. Spatio-temporal patterns of habitat use in voles and shrews modified by density, season and predators // *Journal of Animal Ecology*. V. 81. № 4. P. 747–755.
- Schaeffer P.J., O'Mara M.T., Breiholz J., Keicher L., Lázaro J., et al., 2020. Metabolic rate in common shrews is unaffected by temperature, leading to lower energetic costs through seasonal size reduction // *Royal Society Open Science*. V. 7. № 4: 191989. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://royalsocietypublishing.org/doi/pdf/10.1098/rsos.191989> Дата обновления: 08.05.2020.
<https://doi.org/10.1098/rsos.191989>
- Wang A.Z., Husak J.F., Lovern M., 2019. Leptin ameliorates the immunity, but not reproduction, trade-off with endurance in lizards // *Journal of Comparative Physiology B*. V. 189. № 2. P. 261–269. Epub 2019 Jan 21. PMID: 30666396.
<https://doi.org/10.1007/s00360-019-01202-2>
- Whiting J.R., Magalhaes I.S., R Singkam A.R., Robertson S., D'Agostino D., et al., 2018. A genetics-based approach confirms immune associations with life history across multiple populations of an aquatic vertebrate (*Gasterosteus aculeatus*) // *Molecular Ecology*. V. 27. № 15. P. 3174–3191.
<https://doi.org/10.1111/mec.14772>

SOME DIFFERENCES IN THYMUS MORPHOLOGY IN IMMATURE INSECTIVOROUS MAMMALS: *SOEX ARANEUS*, *SOEX CAECUTIENS*, *NEOMYS FODIENS*, *ERINACEUS ROUMANICUS*

V. Ya. Yurchinsky^{1, 2, *}

¹Smolensk State University, Smolensk, 214000 Russia

²Smolensk State Medical University, Smolensk, 214019 Russia

*e-mail: zool72@mail.ru

A study of the thymus of four species of immature insectivorous mammals belonging to the families Soricidae and Erinaceidae was carried out. Representatives of the study families adhere to opposite survival strategies which differ to a large extent in the intensity of metabolism and the activity of the animal in the environment. As these differences are presumably reflected in the morphological parameters of the thymus, this work aimed at a comparative study of the key morphological parameters of the thymus in representatives of the above two families. Light microscopy was used. Sections of thymus lobes 5 μm thick were stained with hematoxylin and eosin, as well as picrofuchsin, according to the Van Gieson method, and with azure-eosin, according to Romanovsky–Giemsa. During the processing of the material, the mass index and the cortical-cerebral index of the thymus were determined. The area occupied by the connective and lymphoid tissue on the thymus section was identified. Within a conventional area unit, the number of thymocytes, as well as the number and area of the vessels of the microvasculature of both thymus cortex and medulla were counted. The percentage of mitotically dividing thymocytes was calculated. The results of the study showed that, in the representatives of the shrew family, in contrast to the White-breasted Hedgehog, the thymus mass index was higher, this leading to significant changes in the syntopy of its shares. Due to an increase in size, the lobes of the thymus of shrews penetrate into the region of the lower and middle mediastinum. In the thymus of shrews, compared to that of the White-breasted Hedgehog, the cortical-cerebral index, the density of the arrangement of thymocytes per unit area, as well as the number and relative area of the vessels of the microvasculature were increased. At the same time, in all study species of insectivorous mammals in an immature state, the relative areas of lymphoid tissue were equally high, this indicating the preservation of an active functional state of the thymus at this stage in the life cycle in all insectivores. The relative area of the connective tissue of the thymus was found to be in direct proportion to the absolute dimensions of the organ, this being necessary for the implementation of the frame function. For this reason, this index is better developed in species distinguished by larger body sizes: the White-breasted Hedgehog and the Water Cutter. The values of the mitotic index of the thymus medulla in insectivorous mammals, found to be higher than expected, may indicate the need for increasing the pool of SP thymocytes at the very late stages of differentiation, already after the reduction of their number due to large-scale negative selection. The patterns revealed indicate that the morphology of the thymus depends on the biological characteristics of representatives of different families of insectivorous mammals, has a certain adaptive value, and deserves further study.

Keywords: comparative morphology, thymus microvasculature, cortex and medulla, thymocyte density, thymocyte mitotic index

УДК 599.426(470.324):591.9+574.22

ОПЫТ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ УЛЬТРАЗВУКОВОГО МОДУЛЯ ECHO METER TOUCH В ИССЛЕДОВАНИЯХ ВИДОВОГО СОСТАВА, ВСТРЕЧАЕМОСТИ И БИОТОПИЧЕСКИХ ПРЕДПОЧТЕНИЙ РУКОКРЫЛЫХ (CHIROPTERA, VESPERTILIONIDAE) В ВОРОНЕЖСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2022 г. Д. Г. Смирнов^{a, *}, А. С. Климов^b, А. Д. Нумеров^b, Е. И. Труфанова^b^a Пензенский государственный университет, Пенза, 440026 Россия^b Воронежский государственный университет, Воронеж, 394018 Россия

*e-mail: eptesicus@mail.ru

Поступила в редакцию 20.08.2021 г.

После доработки 22.03.2022 г.

Принята к публикации 23.03.2022 г.

Приведены результаты учетов эхолокационных сигналов летучих мышей, выполненных при помощи ультразвукового детектора Echo Meter Touch 2 PRO. Сигналы записаны в режиме time-expansion и идентифицированы вручную в программе BatSound. Работы проводили в июне–августе 2019–2020 гг. на северо-западе Воронежской области в пределах государственного природного заказника федерального значения “Воронежский”. В качестве модельных территорий для выявления видового состава, встречаемости и биотопической приуроченности использованы четыре типа биотопа: берег реки, лесное озеро, пространство бывшей гари и поселок. Всего сделано 2332 аудиозаписи ультразвуковых сигналов. После ручной проверки с высокой вероятностью идентифицировано 1615 записей (69.3%), принадлежащих 13 видам рукокрылых (расположены в порядке убывания по числу встреч): *N. noctula* > *N. leisleri* > *P. pygmaeus* > *V. murinus* > *P. nathusii* > *M. dasycneme* > *M. daubentonii* > *N. lasiopterus* > *P. auritus* > *P. pipistrellus* > *M. brandtii* > *E. nilssonii*. На исследованной территории впервые установлено обитание *E. nilssonii*. В биотопическом отношении самыми привлекательными для рукокрылых оказались околородные пространства, где отмечено наибольшее разнообразие. Однако распределение видов здесь было неодинаковым. *M. brandtii*, *P. pygmaeus*, *E. nilssonii* и *M. dasycneme* предпочитали преимущественно речные биотопы и практически отсутствовали над лесным озером либо были индифферентны к этому пространству. Наибольшее предпочтение к территории озера отдавали *M. daubentonii*, *V. murinus*, *P. nathusii* и *E. serotinus*. Гари были малопривлекательны для большинства видов, за исключением *N. noctula* и *E. serotinus*. К территории поселка отмечено индифферентное отношение всех видов либо его избегание. Альфа-разнообразие возрастало в ряду биотопов: гарь–поселок–берег реки–лесное озеро, над которым было отмечено наибольшее количество видов при их большей выравненности по показателю относительной встречаемости. Выявленные различия в биотопической приуроченности обсуждаются в связи с пространственным расположением биотопов.

Ключевые слова: рукокрылые, акустический мониторинг, Echo Meter Touch, встречаемость, биотопическая приуроченность, Воронежский заказник

DOI: 10.31857/S0044513422080104

Рукокрылые – важный компонент биоразнообразия млекопитающих (Simmons, 2005). Одна из причин, по которой к этой группе проявляют пристальный интерес, связана с ролью этих животных в экосистемах (Kunz et al., 2011; Kasso, Balakrishnan, 2013) и уязвимостью со стороны антропогенного фактора (www.eurobats.org). Рукокрылые чутко реагируют на деградацию окружающей среды, связанную с изменением климата, ухудшением качества воды, интенсификацией сельского хозяйства, применением пестицидов, утратой и фрагментацией мест обитания и т.д., по-

этому их часто рассматривают в качестве универсальных объектов биоиндикации (Jones et al., 2009; Frick et al., 2020). В этом отношении, как в локальном, так и в региональном масштабе, крайне важны специальные исследования, направленные на изучение видового состава и численности.

Для оценки разнообразия рукокрылых существуют общепринятые методы, связанные с отловом животных паутиными сетями, подсчетом в местах зимовок и т.д. В последнее время в качестве потенциально полезного инструмента в программах слежения за хироптерофауной большую

популярность приобретает акустический мониторинг (Ahlén, Ваагøе, 1999; Parsons, Jones, 2000; Fukui et al., 2004; Jones et al., 2013), ставший возможным благодаря широкому распространению пассивных акустических датчиков (ультразвуковые детекторы, микрофоны). При этом мониторинг эхолокационных сигналов применим не только для изучения разнообразия, но и для исследования особенностей экологии и проблем сохранения рукокрылых (Fenton, 1997; Adams et al., 2012; Russo, Voigt, 2016).

Наибольшую эффективность в этом направлении показали приборы, работающие с функцией растяжения во времени. Такие приборы способны записывать звуки и точно воспроизводить структуру эхосигналов с последующей возможностью их подробного анализа. Для упрощения процедуры идентификации видов в исследованиях часто применяют программные автоматические классификаторы (Walters et al., 2012; Rydell et al., 2017; Obrist, Voesch, 2018; Perea, Tena, 2020). На первый взгляд, их система дает возможность быстро получить полную информацию о составе фауны без специальных отловов животных, длительных полевых наблюдений и трудоемких камеральных просмотров записей. Однако при всей доступности и кажущейся легкости работы с такими детекторами и классификаторами идентификация видов по эхолокационным сигналам часто остается неоднозначной или даже невозможной из-за внутривидовых вариаций звука и межвидового перекрытия диапазона частот (Barataud, 2015; Lemen et al., 2015; Russo, Voigt, 2016; Rydell et al., 2017; Russo et al., 2017). Желание быстро и малыми силами получить обширные и интересные данные приводит к появлению крайне сомнительных публикаций (например, см. Зайцева и др., 2012; Горбачев, 2013; Тяпкина, Вышегородских, 2015; Вышегородских, 2015, 2016; Христенко, 2015). Такие данные не просто отличаются от результатов, полученных традиционными методами, включая отловы, а практически противоположны этим результатам. Именно по этим причинам международная программа глобального мониторинга IBats с использованием параметров, сгенерированных SonoBat, не оправдала себя как надежно анализирующая система.

Важно учитывать, что летучие мыши используют эхолокационные импульсы для ориентации, которые меняются в определенных пределах в зависимости от ситуации. Каждый вид и каждая особь в разных условиях ведет себя по-разному. Известно, что характеристики сигналов варьируют в зависимости от пола (Russo et al., 2001; Puechmaille et al., 2014), возраста (Jones, Ransome, 1993) и размерного класса животного (Jones et al., 1992; Puechmaille et al., 2014), географического положения (Russo et al., 2007), наличия поблизости других рукокрылых (Obrist, 1995), среды оби-

тания (Neuweiler, 1989; Barataud, 2015; Russo et al., 2017), а также от типа кормодобывающей деятельности (Parsons et al., 1997; Barataud, 2015; Russo et al., 2017). Внешний вид структуры сигналов может также различаться в зависимости от типа обитания, используемого при их записи (Adams et al., 2012). Поэтому для идентификации рукокрылых по эхолокационным сигналам необходимы большой опыт и априорные знания о местной фауне, особенностях биологии и вокализации рукокрылых, всех возможных вариаций эхолокационных сигналов, а также критическое отношение к полученным результатам. При автоматической классификации очень важно осуществлять проверку результатов и ограничений использования классификаторов конкретными ситуациями, в которых идентификация во время валидации может быть произведена с высокой степенью уверенности. Всегда рекомендуется проверка в ручном режиме (Barataud, 2015; Russo, Voigt, 2016; Rydell et al., 2017), которая в большинстве случаев позволяет провести более тщательную классификацию, при хорошем опыте работ эффективно отсеять неопределяемые серии сигналов и повысить вероятность правильного определения проблемных таксонов.

Фауна рукокрылых Воронежской обл. имеет давнюю историю изучения и к настоящему времени относительно хорошо определена по видовому составу. Первые сведения о представителях этой группы появились в конце XIX века в работе Силантьева (1898), где сказано об обитании только трех видов. Интенсивные исследования начинают проводиться в первой половине прошлого века и охватывают различные районы: центральную часть Воронежской обл. (Огнев, Воробьев, 1923), Воронежский заповедник (Барабаш-Никифоров, Павловский, 1948; Лавров, 1953), Хопёрский заповедник (Измайлов, 1954), Борисоглебский лесной массив (Образцов, 1951). По результатам этих работ для территории было отмечено 11 видов рукокрылых: *Myotis nattereri* (Kuhl 1817), *M. mystacinus* (Kuhl 1817), *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. nathusii* (Keyserling, Blasius 1839) и *Vespertilio murinus* Linnaeus 1758. Позже в обобщающей сводке Барабаш-Никифорова (1957) по млекопитающим Воронежской обл. к списку добавляется еще один вид — *Eptesicus serotinus* Schreber 1774. В это время появляются первые сведения о зимовках рукокрылых в известных меловых пещерах области: Галиевской, Белгородской, Костомаровской, Калачевской, Больших Див и Шатришенской (Стрелков, 1958).

Во второй половине 20-го и с начала этого столетия идет накопление сведений о новых местах

находок (Сухорученко, 1997; Ильин и др., 2002; Соколов, 2004; Красная книга Воронежской обл., 2011, 2018; Марченко, 2012; Vlaschenko et al., 2016), об особенностях экологии видов и их миграции (Панютин, 1963, 1968, 1969, 1970, 1980), о паразитофауне (Хицова, Шерстяных, 2014) и уточнение видового состава в связи с таксономическими ревизиями. Выяснено, что находки *M. mystacinus*, сделанные до 90-х годов прошлого века, на самом деле принадлежат *M. brandtii* (Eversman 1845). Исследование мелких нетопырей группы “*pipistrellus*” показало, что в фауне Воронежской обл. они представлены двумя видами. Наибольшее распространение среди них, вероятно, имеет *P. pygmaeus* Leach 1825 (Колл. ЗМ МГУ S-176089, колл. ПГУ № 1132; Марченко, 2012; Vlaschenko et al., 2016), тогда как встречи собственно *P. pipistrellus* известны только по коллекционным данным (Колл. ЗМ МГУ: S-171549, S-176091, S-176092, S-176095). Наконец, особый интерес представляют виды, обогатившие фауну региона в недавнее время. В 2005 г. впервые на территории Воронежской обл. зарегистрирован *P. kuhlii* (Kuhl 1817) (Смирнов, Вехник, 2011), а в 2018 г. отмечена находка *E. nilssonii* (Keyserling et Blasius 1839) (Педрович, 2018).

Таким образом, современная фауна рукокрылых Воронежской обл. представлена 15 видами. В ходе своих исследований мы попытались провести ультразвуковой акустический мониторинг рукокрылых с целью выявления видового состава, встречаемости и биотопической приуроченности, а также оценить и сравнить разнообразие сообществ рукокрылых в ключевых охотничьих станциях в пределах государственного природного заказника федерального значения “Воронежский”. Эта территория с севера непосредственно граничит с Воронежским государственным заповедником, который хорошо исследован традиционными методами в прошлом веке (Панютин, 1970) и в настоящем (Vlaschenko et al., 2016), поэтому сравнение этих данных с результатами акустического мониторинга будет показателем эффективности исследований с применением указанного метода. В рамках данной работы мы также попытались ответить на вопрос о зависимости разнообразия видов летучих мышей от типа биотопов и пространственного их распределения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работы проводили с 4 июня по 22 июля 2019 г. и 15 августа 2020 г. в окрестностях Биологического учебно-научного центра Воронежского государственного университета “Веневиново”, расположенного на юго-западной окраине Усманского бора в пределах Воронежского заказника (51.816676–51.810425 N, 39.383377–39.397839 E). В качестве модельных биотопов для фиксации

эхолокационных сигналов были выбраны наиболее типичные места охоты рукокрылых: берег реки, лесное озеро, пространство бывшей гари и территория жилого поселка. Учеты начинали с наступлением темноты примерно через один час после захода солнца. Чтобы свести к минимуму влияние неравномерного распределения активности рукокрылых в течение ночи, продолжительность учетов была фиксирована от одного до двух часов.

Для записи ультразвуковых сигналов использовали высокочувствительный микрофон Echo Meter Touch 2 PRO (Wildlife Acoustic Inc., USA), подключенный к смартфону через порт Lightning. Функциональные возможности прибора позволяют обнаруживать, записывать на внутреннюю память и распознавать ультразвуковые сигналы полного спектра. При помощи встроенной программы Kaleidoscope Pro (Wildlife Acoustic Inc., USA) прибор автоматически определяет наиболее вероятные виды. Запись сигналов начиналась автоматически при превышении установленного порогового уровня чувствительности. Чувствительность в соответствующей панели меню устройства была установлена на средние значения, что позволило избежать срабатывания на излишнее количество посторонних шумов и, наоборот, реагировать на сигналы не только высокой, но и меньшей интенсивности. Запись проходила в режиме time-expansion (растяжение временного масштаба) с фактором 10, частотой дискретизации 256 кГц, разрядностью 16 бит и продолжалась до прекращения детекции импульсов. Записи продолжительностью от 10 до 60 с, оцифрованные в формате “wav”, были собраны в аудиофайлы для последующей обработки и идентификации в программе BatSound 3.31 (Pettersson Elektronik AB, Sweden).

Полученные записи анализировали в ручном режиме, тогда как данные автоматической идентификации из-за низкой разрешающей способности классификатора не использовали. Для анализа отбирали только четкие импульсы из серий поисковых — с наилучшим соотношением сигнал/шум и самой широкой полосой пропускания в последовательности, не включающие фазы приближения и кормовые трели, а также с пиковой интенсивностью не менее –30 дБ. Вероятность верного определения анализируемых импульсов оценивали по трем параметрам: низкая, средняя и высокая. Критерием для высокой оценки было почти полное совпадение основных параметров исследуемых сигналов с известными характеристиками вида. Записи, которые имели среднюю и невысокую вероятность верного определения или по которым невозможно было определить видовую принадлежность, например, из-за чрезмерной доли шума, недостаточно высокой интенсивности импульсов, необходимой для проведения

Таблица 1. Распределение учетов летучих мышей по обследованным биотопам в окрестностях Биоцентра ВГУ “Веневиново”

Показатель	Биотопы				Всего
	Река	Поселок	Гарь	Озеро	
Колич. учетов	6	10	5	3	24
Время учета, мин	439	1205	281	194	2119
Колич. аудиофайлов:	520	1189	321	302	2332
из них идентифицированных	450	684	238	243	1615
не идентифицированных (%)	70 (13.5)	505 (42.5)	83 (25.9)	59 (19.5)	717 (30.7)

точного измерения, отклонения от ожидаемой их структуры из-за нетипичного поведения или сильного межвидового перекрытия параметров, исключали из обработки.

Большинство записанных файлов содержало сигналы более чем одного вида. Эта одна из причин, по которой автоматический классификатор не присваивает файлу видовую метку, а обозначает его как “NoID”. При ручной их обработке мы анализировали все виды, если их сигналы были достаточно качественными для надежной идентификации.

Основные измерения в BatSound проводили на осциллограммах и спектрограммах в окне Хэннинга с длиной быстрого преобразования Фурье (БПФ) 1024 точки. Разрешение по времени было улучшено перекрытием БПФ 97%. Измеряли длину импульса (DUR), расстояние между импульсами (IPI), максимальную (F_{max}), минимальную (F_{min}) и пиковую (F_{peak}) частоты. Для классификации записей использовали известные видовые характеристики сигналов (Russo, Jones, 2002; Walters et al., 2012; Barataud, 2015; Russ, 2021), а также проводили их сравнение с оригинальной библиотекой записей эхолокационных сигналов рукокрылых. Оригинальная библиотека включает несколько сотен ваучерных файлов, записанных с мая по сентябрь в различных восточных регионах европейской части России и российской части Восточного Кавказа от 26 европейских видов рукокрылых с соблюдением надлежащих условий для точной их идентификации (Russo, Jones, 2002; Waters, Gannon, 2004).

Всего было проведено 24 учета и собрано около 35 ч (2119 мин) записей, которые состояли из 2332 аудиофайлов ультразвуковых сигналов. После ручной проверки с высокой вероятностью до вида идентифицированы сигналы в 1615 файлах (табл. 1). Общее количество анализированных эхолокационных импульсов составило 52 279.

Все записи, в которых вид был точно идентифицирован, использовали для расчета его относительной активности в биотопах. Для этого по каждому биотопу суммировали время записей и приводили к общей единице измерения. За вре-

менную единицу активности был принят 1 ч. Поскольку активность рукокрылых в целом подвержена влиянию внешних факторов, то учеты проводили при одинаковых погодных условиях. При сильном ветре и дожде работы не осуществляли.

Для оценки степени избирательности видами разных биотопов вычисляли индекс верности биотопу (индекс приуроченности к биотопу) по формуле (Ердаков и др., 1978):

$$X = (M1 - M2)/\delta,$$

где $M1$ — относительная активность вида в данном биотопе, $M2$ — средняя относительная активность вида для всех биотопов, δ — среднее квадратичное отклонение относительной активности вида во всех биотопах. Индекс может варьировать от положительных до отрицательных величин. Удобство такой оценки состоит в том, что результат не зависит от численности вида, а сама процедура расчета освобождает характеристику от влияния “шума”, связанного с доминированием вида в сообществе (Ердаков и др., 1978). Характерные для биотопа виды будут иметь максимально положительные значения индекса, чуждые — отрицательные, а индифферентные — близкие к нулю. Сумма индексов одного и того же вида во всех биотопах равна нулю. Это значит, что если у вида к одному биотопу увеличивается приуроченность, то пропорционально она уменьшается в других.

Статистическую оценку индексов приуроченности проводили на основе построения их доверительных интервалов с доверительной вероятностью 90%. Для решения этой задачи применяли процедуру ресамплинга на основе методики бутстрепа. В процессе бутстрепизации из эмпирического распределения индексов, полученных по всем дням учетов, многократно (9999 итераций) извлекали псевдовыборки на основе генератора псевдослучайных чисел. Благодаря этому достигалась замена теоретического распределения генеральной совокупности многовыборочным распределением. Для смоделированных композиций индексов находили бутстреп-оценки смещения среднего, стандартного отклонения ин-

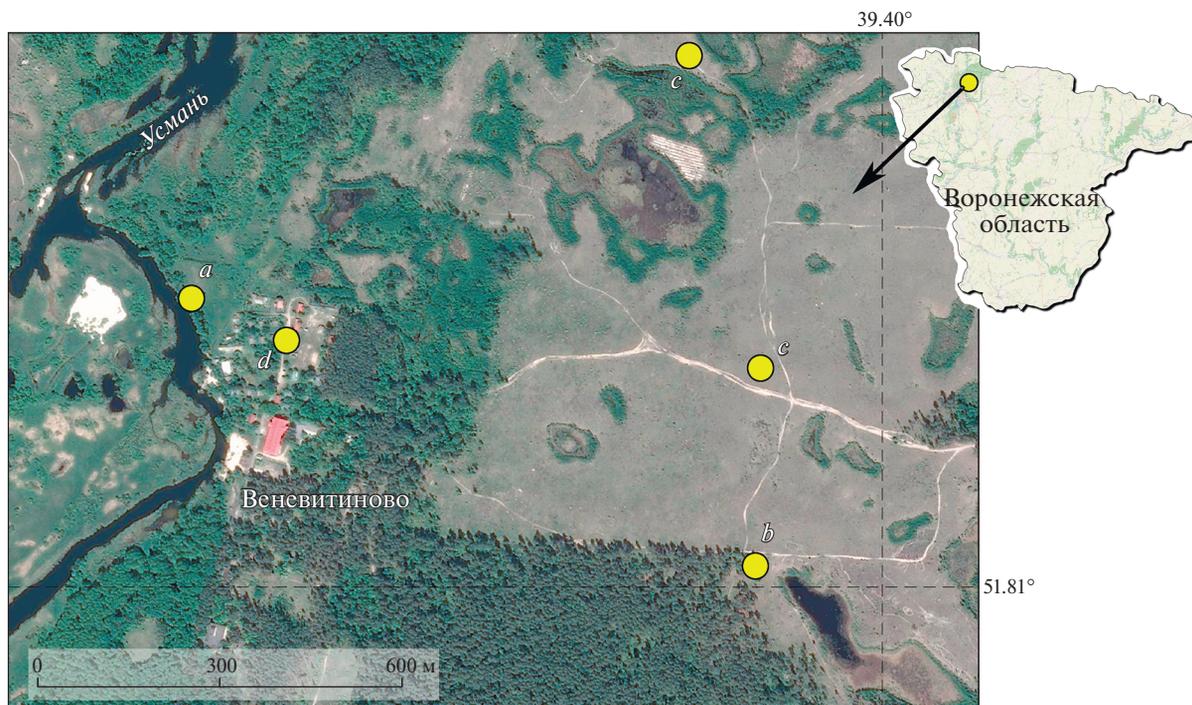


Рис. 1. Места ультразвуковой регистрации рукокрылых в окрестностях Биоцентра ВГУ «Веневитиново» в 2019–2020 гг. Биотопы: *a* – река, *b* – озеро, *c* – гарь, *d* – поселок.

декса и доверительные интервалы. Если интервальные границы имели разные знаки, т.е. включали ноль, то значение индекса расценивали как неотличимое от нуля. Оценку статистической значимости индексов проводили на основе *t*-критерия (Sokal, Rohlf, 1981), определяющего относительное отклонение общего эмпирического индекса от бутстреп смещенного среднего индекса. Значение эмпирического индекса считали статистически значимым, т.е. соответствующим бутстреп смещенному среднему, если величина *t*-критерия была меньше пороговой в значении уровня $p = 0.05$.

Для оценки альфа-разнообразия комплекса видов рукокрылых, отмеченных в пространствах исследованных биотопов, использовали информационный индекс Шеннона (*H*) (Мэгарран, 1992).

Также оценивали разнообразие из разных точек пространства матричной регрессии Мантела, позволяющей выявить, насколько дистанции между относительно близко расположенными биотопическими выделами коррелируют с их попарными уровнями бета-разнообразия. Это, в свою очередь, даст ответ на вопрос – зависит ли разнообразие от биотопических предпочтений видов и расстояния между биотопами. В качестве показателя бета-разнообразия, характеризующего изменения при переходе от одного типа биотопа к другому, применяли меру сходства Жаккара (*J*) (Jaccard, 1901). Были сформированы две матрицы на осно-

ве попарной меры сходства (*J*) с трансформацией $J/(1 - J)$ и попарных географических расстояний. В расчетах достоверность теста Мантела и статистическая значимость корреляции была достигнута с помощью 9999 пермутаций.

При обработке материала использовали программы Excel 10, Statistica 6.0, Past и GenAlEx6.

Характеристика биотопов. Все выбранные для проведения работ стационарные выделы различаются по экологическим условиям (рис. 1).

Река Усмань (приток р. Воронеж) – сравнительно небольшая река с умеренным течением. В пойме присутствуют многочисленные озера и старицы с затонами и заболоченными участками. Русло сильно меандрирует, часто то сильно сужается, то образует широкие плесы. Среди заболоченных участков, озер и стариц обычны пойменные луга, местами зарастающие тальниками. Берега на значительной площади покрыты сосново-лиственными лесами. Летучих мышей учитывали на возвышенном берегу.

Озеро Чистое расположено примерно в 1 км восточнее от р. Усмань. Площадь водоема небольшая: в длину 400 м, в ширину не более 100 м. Берега интенсивно зарастают прибрежной растительностью. Открытая водная поверхность составляет примерно треть от всей акватории и находится только в северной части озера. Южная часть водоема практически превратилась в болото

Таблица 2. Видовой состав, относительная активность и встречаемость (%) видов рукокрылых в обследованных биотопах в окрестностях Биоцентра ВГУ “Веневитиново” в 2019–2020 гг.

Вид	Колич. идентифицированных записей/относительная активность				Всего	%
	Река	Поселок	Гарь	Озеро		
<i>Nyctalus noctula</i>	191/26.1	403/20.1	140/29.9	79/24.4	813	50.3
<i>Eptesicus serotinus</i>	49/6.7	71/3.5	48/10.2	40/12.4	208	12.9
<i>Nyctalus leisleri</i>	17/2.3	78/3.9	14/3.0	19/5.9	128	7.9
<i>Pipistrellus pygmaeus</i>	72/9.8	25/1.2	11/2.3	13/4.0	121	7.5
<i>Vespertilio murinus</i>	27/3.7	41/2.0	13/2.8	31/9.6	112	6.9
<i>Pipistrellus nathusii</i>	10/1.4	29/1.4	10/2.1	18/5.6	67	4.1
<i>Myotis dasycneme</i>	47/6.4	1/–	–	8/2.5	56	3.5
<i>Myotis daubentonii</i>	13/1.8	3/0.1	–	29/9.0	45	2.8
<i>Nyctalus lasiopterus</i>	7/1.0	13/0.6	1/0.2	1/0.3	22	1.4
<i>Plecotus auritus</i>	6/0.8	10/0.5	1/0.2	4/1.2	21	1.3
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	4/0.5	9/0.4	–	1/0.3	14	0.9
<i>Myotis brandtii</i>	5/1.2	1/–	–	–	6	0.4
<i>Eptesicus nilssonii</i>	2/0.9	–	–	–	2	0.1

с густыми высокими зарослями тростника, рогоза, осок и камыша. Берег здесь сильно зарос осинами, березой и ольхой, а дальше постепенно переходит в сосновый бор. Северная часть практически лишена древесной растительности. С запада к озеру подходит сосновый бор. Место учета располагалось на границе старовозрастного бора и обширного оголенного участка.

Гарь. Обширный оголенный участок среди леса, практически лишенный древесной растительности. В 2013–2014 гг. эта территория была очищена от горельника и в настоящее время начинает зарастать единичными молодыми кустарниками и деревьями. Площадь участка около 1 км². В северо-западной части расположены обширные заболоченные низины. Эти низины заросли по берегам молодыми березняком и осинником, восстановившимися после пожара. На северо-востоке к участку примыкает лиственный лес, переходящий в топкий ольшаник. Южный край гари ограничен бором и оз. Чистым. Учет летучих мышей проводили в двух точках: в центре гари (900 м от реки) и в северо-западной ее части (700 м от реки). Обе точки учетов находятся практически в сходных экологических условиях. Северная отличается лишь присутствием тростниковой растительности на сухих низинах. Состав видов рукокрылых и их соотношение по относительной активности в этих местах были идентичны, поэтому принято решение объединить данные и рассматривать их в рамках одного биотопа.

Жилой поселок Биоцентра и спортивно-оздоровительного комплекса ВГУ представляет собой небольшой по площади участок (270 × 190 м), расположенный на берегу р. Усмань. Большин-

ство строений поселка – небольшие деревянные и одноэтажные домики. Кирпичных построек мало. Поселок хорошо озеленен древесной растительностью. Большая часть домиков располагается под высокими деревьями, являющимися продолжением лесного массива, примыкающего к поселку с юга и востока. В поселке в ночное время уличными фонарями освещена только небольшая часть территории, которая отнесена к местам общего пользования. Учет проводили примерно в центре населенного пункта, где прямое искусственное освещение отсутствовало, но совсем небольшое количество уличного света все же проникало.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Всего за время наблюдений на четырех участках было зарегистрировано 13 видов рукокрылых (табл. 2).

Из числа отмеченных видов особый интерес представляли *Nyctalus lasiopterus* и *E. nilssonii*. Это крайне редкие для региона виды, находки которых требуют подтверждения регистрации. Эхолокационные сигналы *N. lasiopterus* и *N. noctula* могут перекрываться, поэтому мы принимали за сигналы *N. lasiopterus* только те серии, в которых значительная часть импульсов имела пиковую частоту ниже 17 кГц (Estók, Siemers, 2009). Нами сделано 22 записи таких сигналов, содержащих 616 импульсов, из которых проанализировано 336 (рис. 2, табл. 3). В открытых пространствах эхолокационные сигналы были квазипостоянные (qCF), а в частично ограниченных, с присутствием фо-

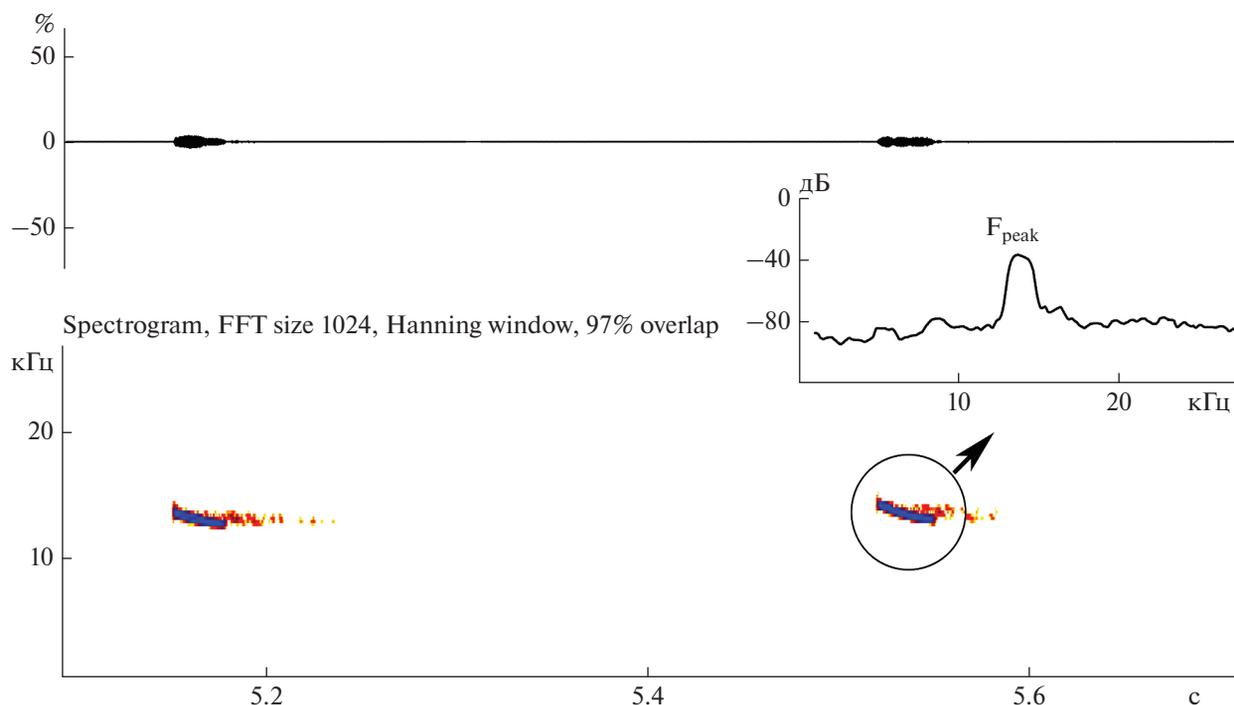


Рис. 2. Осциллограмма и сонограмма фрагмента записи *Nyctalus lasiopterus*, сделанной 15.06.2019 г. в Усманском бору (открытое пространство).

новых элементов ландшафта — частотомодулированные с квазипостоянной частотой (FM-qCF).

Две выполненные нами записи эхолокационных сигналов содержали 58 импульсов, которые по основным параметрам соответствовали *E. nilssonii* (рис. 3). Записи произведены с интервалом в 2 мин и, скорее всего, принадлежали одному зверьку. В пространствах с присутствием фоновых элементов ландшафта сигналы были частотомодулированные с небольшой составляющей квазипостоянной частоты. Для проверки соответствия этих эхолокационных сигналов таковым

E. nilssonii нами проведен дискриминантный анализ с обучением (рис. 4, табл. 4). В качестве обучающих выборок взяты параметры сигналов *E. nilssonii*, *E. serotinus*, *N. leisleri* и *N. noctula* из ваучерных файлов, записанных на Самарской Луке (Самарская обл.). Для анализа в выборках использованы только FM-qCF сигналы. Базовое разделение выборок происходит по первой функции; ее значение лямбда Уилкса (λ) лежит около нуля, что свидетельствует о наилучшей дискриминации и адекватности модели. Наибольшую отрицательную корреляцию с DF1 имеют признаки F_{\min} и F_{peak} . По этой переменной происходит

Таблица 3. Характеристики проанализированных поисковых сигналов *Nyctalus lasiopterus*, *Eptesicus nilssonii* и *Eptesicus serotinus*

Вид	Тип	DUR, мс Mean \pm SD (min–max)	F_{\max} , кГц Mean \pm SD (min–max)	F_{\min} , кГц Mean \pm SD (min–max)	F_{peak} , кГц Mean \pm SD (min–max)	IPI, мс Mean \pm SD (min–max)
<i>N. lasiopterus</i>	qCF	31.7 \pm 1.1 (25.0–37.3)	14.4 \pm 0.2 (13.6–15.9)	12.6 \pm 0.2 (11.5–13.6)	13.3 \pm 0.2 (12.5–14.3)	1154 \pm 120 (370–1825)
	FM-qCF	22.0 \pm 1.6 (16.6–33.0)	19.5 \pm 0.7 (16.9–24.0)	15.8 \pm 0.1 (15.3–16.2)	16.5 \pm 0.1 (15.9–16.9)	939 \pm 65 (660–1275)
<i>E. nilssonii</i>	FM-qCF	12.7 \pm 0.4 (8.2–15.8)	47.9 \pm 0.8 (41.3–57.6)	26.6 \pm 0.1 (25.6–27.7)	29.6 \pm 0.4 (27.1–34.3)	300 \pm 11 (240–410)
<i>E. serotinus</i>	FM-qCF	13.2 \pm 0.2 (11.9–14.9)	48.7 \pm 1.1 (39.7–58.5)	23.2 \pm 0.2 (21.2–24.2)	26.5 \pm 0.1 (25.8–27.2)	155 \pm 9.1 (118–280)

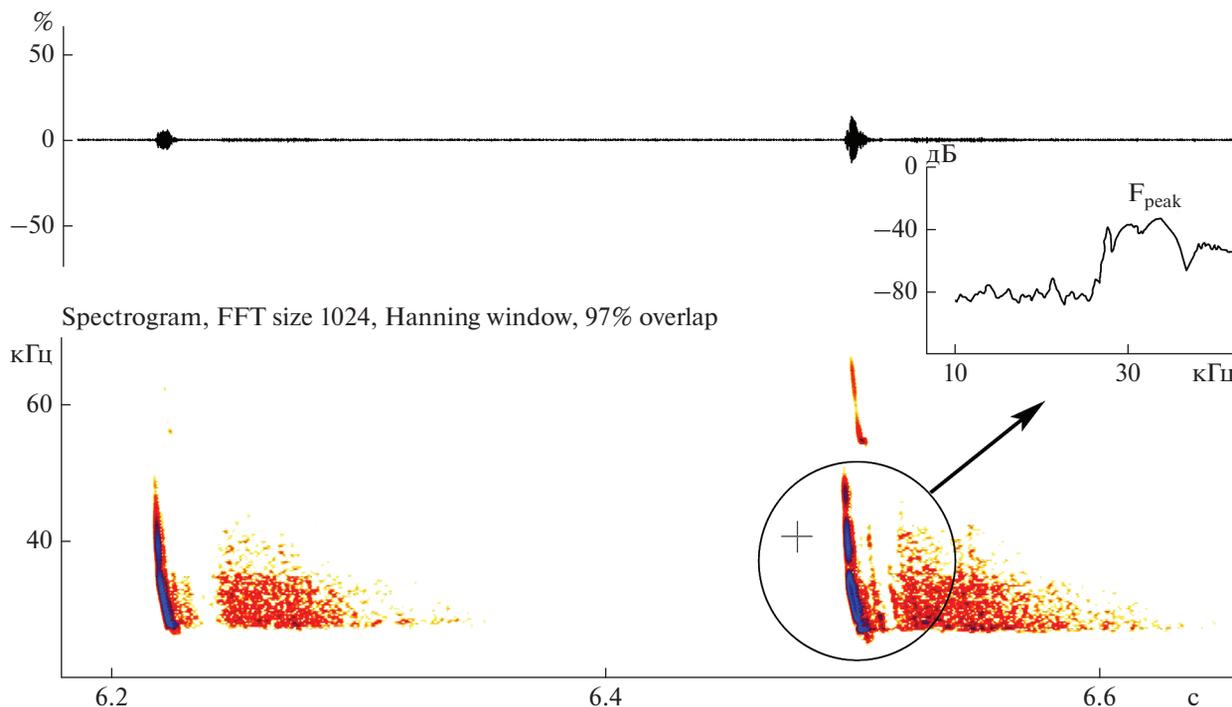


Рис. 3. Осциллограмма и сонограмма фрагмента записи *Eptesicus nilssonii*, сделанной 14.07.2019 г. в Усманском бору (около фоновых структур).

основное разделение ваучерных записей *E. nilssonii* от остальных видов. Вторая дискриминантная функция обладает существенно меньшей мощностью, а наибольший вклад вносят с положительной корреляцией F_{\max} и отрицательной — IPI. В пространстве двух дискриминантных функций облако рассеивания обучаемой выборки предполагаемого *E. nilssonii* полностью перекрывается с обучающей выборкой этого вида. Таким образом, процедура классификации подтверждает правильность идентификации *E. nilssonii*, сиг-

налы которого были записаны в районе исследования.

Сигналы *E. nilssonii* часто неправильно идентифицируются как сигналы *E. serotinus* или *N. leisleri* (Rydell et al., 2017). Однако при достаточном массиве выборочных данных эхолокационные сигналы этого вида по ряду параметров статистически от них отличаются. Так, в отличие от сигналов сходных по эхолокации видов, сигналы *E. nilssonii* имеют меньшую частоту следования ($p < 0.001$), более высокие значения минимальной ($p < 0.001$) и пиковой частот ($p < 0.001$) (табл. 3), а в отличие от сигналов *N. leisleri*, — еще и немного большую длину импульса (Barataud, 2015; Russ, 2021).

Все выявленные эмпирические значения индекса верности биотопу оказались статистически значимыми и попадают в свои, рассчитанные бутстреп-методом, доверительные интервалы (табл. 5). Для большинства видов интервальные границы не включают нулевые значения индекса, за исключением *V. murinus* для биотопа “Река”, *N. leisleri* — “Поселок”, *P. nathusii* — “Гарь” и *P. pipistrellus* — “Озеро”, у которых значения индексов не отличаются от нуля.

По результатам общего анализа эхолокационных сигналов самым многочисленным оказался *N. noctula*. Его относительная активность в биотопах составила более 20 записей в течение одного часа (зап./ч). Далее в порядке убывания встречаемости следует *E. serotinus*, которого можно рас-

Таблица 4. Коэффициенты объединенной внутригрупповой корреляции, имеющие наибольшее значение в межгрупповых различиях признаков с двумя дискриминантными функциями, и результаты их значимости

Параметр	DF1	DF2
DUR	0.38	0.43
F_{\max}	-0.42	0.46
F_{\min}	-0.89	-0.26
F_{peak}	-0.82	0.05
IPI	0.23	-0.46
Лямбда Уилкса (λ)	0.03	0.32
χ^2 -тест	357.6	115.2
Объясненная дисперсия	0.842	0.144
p -уровень	<0.0001	<0.0001

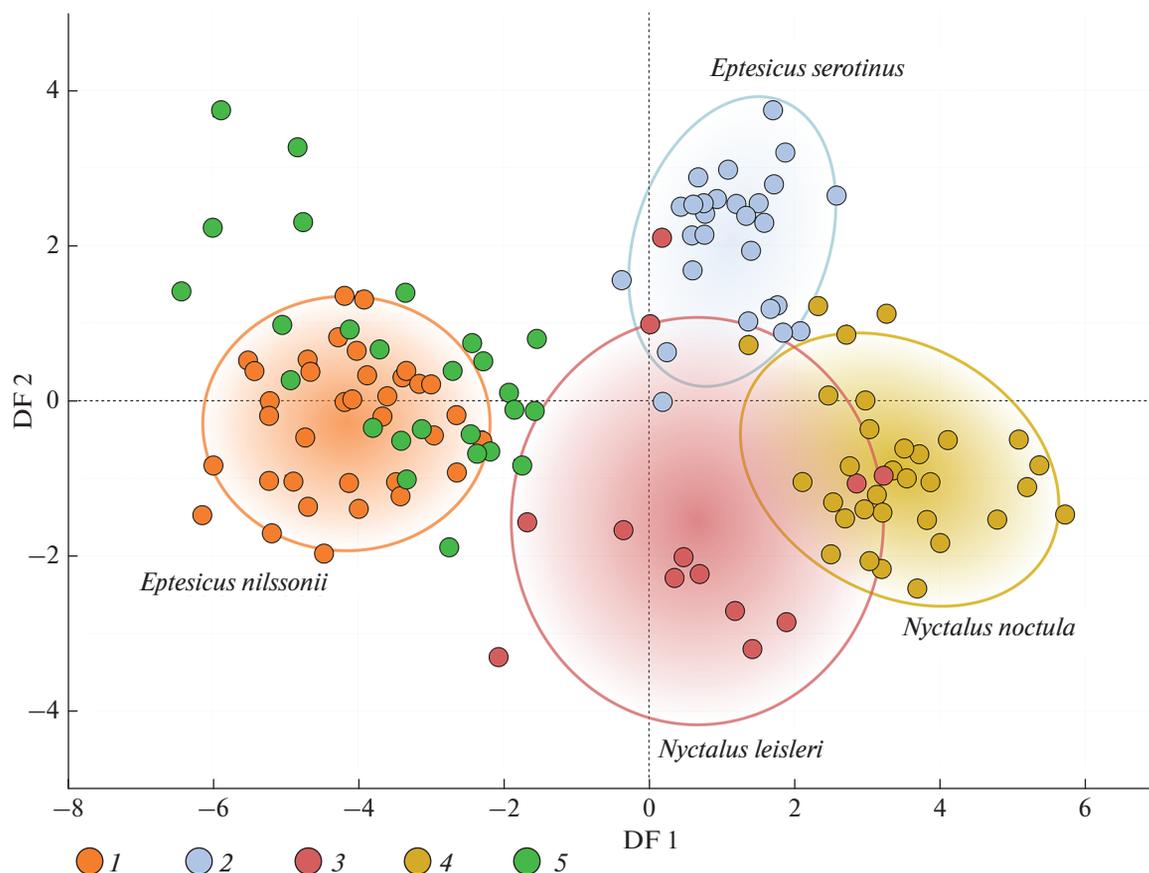


Рис. 4. Распределение ваучерных выборок *Eptesicus nilssonii* (1), *E. serotinus* (2), *Nyctalus leisleri* (3) и *N. noctula* (4), а также положение обучаемой выборки *E. nilssonii* (5) в пространстве двух дискриминантных функций.

смаивать как обычный, а местами даже многочисленный вид. Относительная активность его в разных биотопах колеблется от 3.5 до 12.4 зап./ч. Обычными видами, отмеченными во всех биотопах, являются *N. leisleri*, *P. pygmaeus* и *V. murinus*. К числу обычных, но с меньшей встречаемостью, чем предыдущие три вида, так же могут быть отнесены – *P. nathusii*, *M. dasycneme* и *M. daubentonii*. Следующие три вида – *N. lasiopterus*, *Pl. auritus* и *P. pipistrellus*, хотя и отмечены почти на всех учетных площадках, встречаются сравнительно редко. Единичные случаи регистрации ультразвуковых сигналов отмечены также для *M. brandtii* и *E. nilssonii*.

По биотопам максимальное количество видов зарегистрировано на берегу реки. Общая активность здесь всех рукокрылых 71.1 зап./ч, а альфа-разнообразие 1.85. Самая высокая частота регистрации отмечена у *N. noctula*, *P. pygmaeus*, *E. serotinus*, *M. dasycneme* и *V. murinus* (табл. 2). Меньшее количество записей сделано для видов *N. leisleri*, *M. daubentonii*, *P. nathusii* и *N. lasiopterus*. Остальные виды были редкими.

Биотоп “Река” наиболее предпочитаем *M. brandtii*, *E. nilssonii*, *P. pygmaeus*, *M. dasycneme* и *N. lasiopterus* (рис. 5). Реже его использовали *P. pipistrellus*, *Pl. auritus*, *N. noctula*, а также *M. daubentonii* и *V. murinus*. Остальные виды, хотя и встречались на реке, но особого предпочтения данному типу биотопа не отдавали.

На биотопе “Озеро” общая активность рукокрылых была максимальной – 93.4 зап./ч. Также самым высоким был и индекс разнообразия – $H = 1.95$. Всего здесь зарегистрировано 11 видов, а самыми многочисленными были *N. noctula*, *E. serotinus*, *V. murinus* и *M. daubentonii*. Редкие сигналы отмечены для *Pl. auritus*, *P. pipistrellus* и *N. lasiopterus*.

Индекс верности данному биотопу был наибольшим у *M. daubentonii*, *P. nathusii*, *V. murinus* и *N. leisleri* (рис. 5). Также охотно использовали этот биотоп – *Pl. auritus* и *E. serotinus*. Остальные виды к нему в большой степени индифферентны.

На территории “Поселок” чаще всего регистрировали сигналы *N. noctula*, *N. leisleri* и *E. serotinus*, тогда как остальных видов было существенно меньше. Важно отметить, что в поселке

Таблица 5. Интервальные оценки индекса биотопической приуроченности с доверительным уровнем 90%, полученные методом генерации повторных выборок (бутстреп) для 13 видов рукокрылых в четырех биотопах окрестностей Биоцентра ВГУ “Веневитиново” в 2019–2020 гг.

Вид	Биотопы			
	Река	Поселок	Гарь	Озеро
<i>Nyctalus noctula</i>	0.17...0.23	–1.26...–1.11	1.10...1.32	–0.21...–0.18
<i>Eptesicus serotinus</i>	0.32...0.48	–1.27...–1.14	0.32...0.68	1.04...1.22
<i>Nyctalus leisleri</i>	–0.98...–0.82	–0.01...0.16	0.58...0.42	1.37...1.40
<i>Pipistrellus pygmaeus</i>	1.25...1.53	–0.86...–0.73	0.54...0.46	–0.16...–0.03
<i>Vespertilio murinus</i>	–0.30...0.02	–0.76...–0.66	0.62...0.38	1.47...1.52
<i>Pipistrellus nathusii</i>	–0.67...–0.53	–0.65...–0.59	–0.32...0.00	1.46...1.51
<i>Myotis dasycneme</i>	1.32...1.48	–0.77...–0.65	–0.80...–0.58	0.06...0.16
<i>Myotis daubentonii</i>	–0.33...–0.07	–0.66...–0.58	–0.68...–0.52	1.42...1.53
<i>Nyctalus lasiopterus</i>	1.22...1.38	0.21...0.39	–0.98...–0.82	–0.75...–0.62
<i>Plecotus auritus</i>	0.22...0.37	–0.44...–0.34	–1.18...–1.02	1.20...1.25
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	0.82...0.98	0.45...0.55	–1.48...–1.32	–0.16...0.04
<i>Myotis brandtii</i>	1.42...1.58	–0.46...–0.34	–0.54...–0.56	–0.54...–0.48
<i>Eptesicus nilssonii</i>	1.35...1.67	–0.59...–0.44	–0.66...–0.32	–0.57...–0.48

Примечание. Жирным шрифтом указаны доверительные интервалы, включающие ноль.

сделано наибольшее количество записей *N. lasiopterus* и *P. pipistrellus* (табл. 2). Всего в этом биотопе отмечены сигналы 12 видов, но ни один из этих видов не проявлял заметного к нему предпочтения (рис. 5). Здесь был зарегистрирован самый

низкий уровень общей активности рукокрылых – 59.2 зап./ч, а индекс разнообразия составил 1.42.

На открытом пространстве “Гарь” было сделано максимальное количество записей *N. noctula* и *E. serotinus*, которые с наибольшим предпочте-

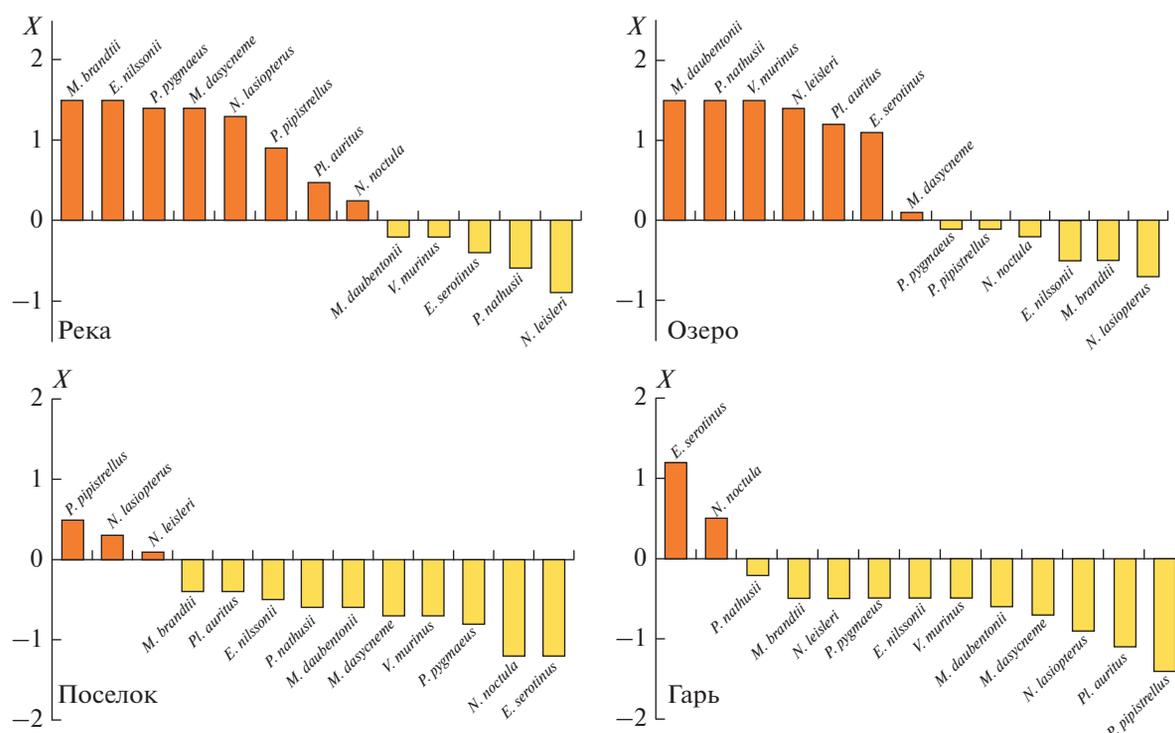


Рис. 5. Степень приуроченности (X) 13 видов рукокрылых к разным биотопам. Оранжевые столбцы – положительная приуроченность, желтые – отрицательная.

нием использовали данный биотоп в качестве кормовой территории. Остальные виды оказались к этому пространству относительно индифферентны либо избегали его (рис. 5). Индекс альфа-разнообразия здесь оказался минимальным ($H = 1.28$).

Проверка бета-разнообразия исследуемых выборок расстоянием не выявила корреляцию между попарным сходством видового состава и географической удаленностью биотопических выделов (рис. 6).

ОБСУЖДЕНИЕ

Ультразвуковой мониторинг, проведенный на северо-западе Воронежской обл. в пределах Усманского бора Воронежского заказника, позволил выявить 13 видов летучих мышей. Впервые здесь отмечен *E. nilssonii*. Соотношение видов, установленное по показателю встречаемости, соответствует результатам, полученным ранее в Воронежском заповеднике традиционными методами (Панютин, 1970; Vlaschenko et al., 2016).

На исследованной территории “фоновыми” видами, составляющими основу населения рукокрылых, являются *N. noctula*, *E. serotinus*, *N. leisleri*, *P. pygmaeus* и *V. murinus*. Высокая численность второго вида объясняется присутствием выводковой колонии в одном из зданий жилого поселка Биоцентра ВГУ. Довольно обычны в районе проведения работ *P. nathusii*, *M. dasycneme* и *M. daubentonii*, тогда как остальные (5 видов) редки. Нами не были отмечены такие виды как *M. nattereri* и *P. kuhlii*. Последний раз несколько особей первого из них добывали из состава выводковой колонии К.К. Панютин и В. Дмитриева в июле 1961 на р. Усманка (колл. ЗМ МГУ № S-176063; колл. ЗИН РАН – 2 особи). С тех пор никаких подтверждений обитания этого вида в области не было. Напротив, второй вид, недавно отсутствовавший в фауне региона, в настоящее время здесь отмечен. Его появление связано с интенсивным расширением в последние десятилетия ареала вида (Смирнов, Вехник, 2011; Orlova et al., 2020). После 2005 г., когда *P. kuhlii* был впервые отмечен, его обнаруживали в области дважды. Первая находка была сделана в феврале 2018 в г. Лиски (личное сообщение В.А. Росс, фото). Второй зверек был обнаружен в марте этого же года на обочине дороги центральной усадьбы Хопёрского заповедника в с. Варварино (личное сообщение Е.В. Катаева, фото). Не исключено, что этот вид уже широко распространен по территории Воронежской обл., где он в основном приурочен к населенным пунктам. В случае проведения акустического мониторинга в местах, где обитание *P. kuhlii* подтверждено отловами, необходимо учитывать отсутствие явных отличий его эхолокационных сигналов от

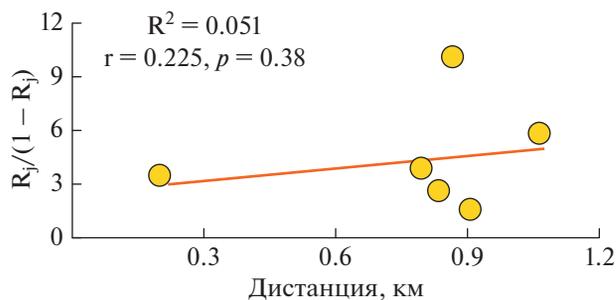


Рис. 6. Корреляция между значениями географической дистанции и бета-разнообразием при попарном сравнении биотопических выделов. Линия – оптимальная линейная регрессия; приведены коэффициент детерминации (R^2), коэффициенты корреляции теста Мантеля (r) и уровни статистической значимости (p).

таковых у *P. nathusii* и идентифицировать оба вида как комплекс – *nathusii/kuhlii*.

Отмечена сравнительно низкая встречаемость *Pl. auritus* и *P. pipistrellus*. Если подсчет численности для второго вида не вызывает сомнений, т.к. его эхолокационные сигналы характеризуются относительно высокой интенсивностью и без сложности идентифицируются от других близких видов, то для первого вида возможен недоучет. Мы не исключаем, что низкая встречаемость *Pl. auritus* может быть связана не с численностью в целом, а с особенностями эхолокации. Сигналы у этого вида относительно короткие, частотномодулированные и низкой интенсивности. Из-за своей бесшумности они могут быть обнаружены детектором только с небольшого расстояния, обычно менее 5 м (Swift, 1998). Особи этого вида чаще сначала попадают в поле зрения наблюдателя, а потом становятся слышны их сигналы в детектор.

Оценка биотопической приуроченности показала, что в районе исследований характер использования рукокрылыми биотопов в качестве кормовых станций неоднозначен. Пространственное распределение видов и их отдельных особей связано со стратегией кормодобывания, обилием предпочитаемых кормовых ресурсов, качеством и структурой среды (Kusch et al., 2004; Kusch, Schotter, 2007). Практически для всех зарегистрированных нами видов было характерно индифферентное отношение к населенному пункту либо избегание его. Как правило, его территорию животные использовали как транзитную и редко демонстрировали эхолокационные сигналы охотничьего поведения. Не исключено, что это могло быть связано с наличием уличного освещения. Например, в ряде исследований показано, что активность представителей рода *Myotis* значительно снижена на маршрутах, освещенных уличными

фонарями (Rydell, 1992; Stone et al., 2012). Такое же поведение отмечено и для *E. nilssonii* в условиях Самарской Луки (Smirnov et al., 2021). Тем не менее есть немало свидетельств того, что искусственное освещение, наоборот, является фактором привлечения для многих рукокрылых. Освещение создает особую нишу в среде, которая выступает в качестве искусственного кормового ресурса (Stone et al., 2015). Например, подсчеты *Pipistrellus* sp. в Англии показали превышение плотности особей на освещенных территориях по сравнению с плотностью на темных участках (Blake et al., 1994; Rydell, Racey, 1995). Также есть мнение, что видовая реакция на свет может быть функцией морфологии полета и эхолокации (Stone et al., 2015). Относительно быстро летающие летучие мыши, которые обычно кормятся на открытом пространстве, используя эхолокационные импульсы дальнего действия, такие как *Eptesicus*, *Nyctalus* и *Pipistrellus*, привлекаются уличным освещением (Blake et al., 1994; Rydell, 1991, 1992). При этом медленно летающие виды с эхолокацией, адаптированной к загроможденной среде, по-видимому, избегают уличного освещения из-за зависящего от света риска хищничества (Furlonger et al., 1987; Rydell, 1992; Stone et al., 2012). Это все неплохо согласуется с результатами наших исследований, которые демонстрируют доминирование в поселке *N. noctula* и *E. serotinus*, а также преобладание здесь по сравнению с другими участками *P. pipistrellus*.

Самыми привлекательными для рукокрылых оказались околородные пространства, богатые кормовыми ресурсами и непосредственно граничащие с лесными участками. На этих пространствах четко проявлялся краевой эффект, который определен фрагментированной структурой растительности и большим количеством различных мест кормодобывания. Однако распределение видов здесь было неодинаковым. Например, *M. brandtii*, *P. pygmaeus*, *E. nilssonii* и *M. dasycneme* предпочитали долину реки и практически отсутствовали на пространстве у лесного озера либо были индифферентны к этому пространству. В то же время в наибольшей степени предпочитали территорию озера *M. daubentonii*, *V. murinus*, *P. nathusii* и *E. serotinus*. Наконец, открытые пространства гари были малопривлекательны для большинства видов рукокрылых, за исключением крупных, быстро летающих и часто охотящихся в угон *N. noctula* и *E. serotinus*. Эти виды толерантны к фрагментации среды, поэтому, как “универсалы”, они доминировали во всех рассмотренных биотопах.

Сравнение значений альфа-разнообразия показало, что оно максимально в тех биотопах (река, озеро), которые представлены наибольшим количеством видов и лучшей их выравненностью по показателю относительной встречаемости.

Мы также задавались вопросом, насколько пространственное расположение (помимо качества среды) исследованных биотопических выделов влияет на разнообразие рукокрылых. Насколько известно, степень использования определенной кормовой территории зависит от его близости к дневному убежищу, наличия оптимальных кормов, воды, эколого-морфологических характеристик летательного аппарата, размера колоний и репродуктивного состояния (Kunz, Lumsden, 2003). В нашем исследовании разнообразие видов не было связано с пространственной удаленностью участков слежения, что указывает на решающее значение биотопических предпочтений. Все биотопы располагались на сравнительно небольшом расстоянии друг от друга и были доступны для всех видов рукокрылых. К сожалению, мы не имели представления, за исключением, о местах расположения их убежищ, поэтому не могли оценить, насколько далеко они находятся от кормовых территорий. Тем не менее, наибольшее разнообразие рукокрылых было отмечено нами в оптимальных для них биотопах — в районах околородных пространств. Кроме богатой кормовой базы, эти места привлекательны близостью древесной растительности, где для большинства видов могут быть сосредоточены потенциальные дневные убежища.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные нами результаты подтверждают, что разные виды рукокрылых имеют неодинаковые предпочтения к разным биотопам, а разнообразие сообществ этих животных зависит, как минимум, от структурированности среды, где наибольшим успехом пользуются околородные пространства с присутствием лесных массивов.

Видовой состав рукокрылых и их численное соотношение, выявленные в пределах Воронежского заказника, оказались сходными с аналогичными показателями, полученными ранее с территории Воронежского заповедника. Эти результаты подтверждают эффективность ультразвукового мониторинга. Однако следует учесть, что применение этого метода в фаунистических исследованиях требует большого опыта идентификации рукокрылых по эхолокационным сигналам. При использовании автоматической классификации обязательно необходима проверка результатов всех записей ручным способом с предоставлением статистических расчетов и демонстрацией по спорным видам осциллограмм и спектрограмм для последующего возможного их оспаривания или подтверждения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барабаш-Никифоров И.И.*, 1957. Звери юго-восточной части Черноземного центра. Воронеж: Воронежское книжное издательство. 367 с.
- Барабаш-Никифоров И.И., Павловский Н.К.*, 1948. Фауна наземных позвоночных Воронежского государственного заповедника. // Труды Воронежского государственного заповедника. Вып. 2. 128 с.
- Вышегородских Н.В.*, 2015. Видовое разнообразие Рукокрылых (Chiroptera) северо-востока Воронежской области // Ученые записки Орловского государственного университета. Научный журнал. Вып. 4 (67). С. 135–149.
- Вышегородских Н.В.*, 2016. Видовое разнообразие рукокрылых (Chiroptera) Орловской области (семейство Гладконосые летучие мыши (Vespertilionidae), роды кожаны (*Eptesicus*) и кожаны двухцветные (*Vespertilio*) // Вестник ОрелГАУ. Т. 6. Вып. 62. С. 102–111.
- Горбачев А.А.*, 2013. Пространственно-временная структура фауны рукокрылых (Mammalia, Chiroptera) Брянской области. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Брянск: ООО «Ладомир». 24 с.
- Ердаков Л.Н., Ефимов В.М., Галактионов Ю.К., Сергеев В.Е.*, 1978. Количественная оценка верности местообитанию // Экология. № 3. С. 105–107.
- Зайцева Е.В., Горбачев А.А., Прокофьев И.Л.*, 2012. Видовое разнообразие летучих мышей (Microchiroptera) Брянской области (по результатам акустического мониторинга) // Вестник Брянского государственного университета. Т. 4. Вып. 1. С. 79–83.
- Измайлов И.В.*, 1954. Фауна и экология птиц и млекопитающих Хоперского государственного заповедника. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж. 20 с.
- Ильин В.Ю., Смирнов Д.Г., Красильников Д.Б., Яняева Н.М.*, 2002. Материалы к кадастру рукокрылых (Chiroptera) Европейской России и смежных регионов: справочное пособие. Пенза: Пензенский гос. пед. ун-т. 64 с.
- Красная книга Воронежской области, 2011. В 2-х томах. Т. 2: Животные. Науч. ред. О.П. Негрбов. Воронеж: МОДЭК. 424 с.
- Красная книга Воронежской области, 2018. В 2-х томах. Т. 2. Животные. Под ред. О.П. Негрובה, А.Д. Нумерова. Воронеж: Центр духовного возрождения Черноземного края. 448 с.
- Лавров Л.С.*, 1953. Рукокрылые Воронежского заповедника и их привлечение. Труды Воронежского гос. заповедника. Вып. 4. С. 142–157.
- Марченко Н.Ф.*, 2012. Млекопитающие Хоперского заповедника. Повидовой обзор. Ч. 2. Отряд Chiroptera, Blumenbuh, 1779 Рукокрылые // Труды Хоперского государственного заповедника. ФГБУ «Хоперский государственный заповедник». Воронеж: Издательско-полиграфический центр Воронежского государственного университета. Вып. 7. С. 108–116.
- Мэгарран А.Э.*, 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир. 184 с.
- Образцов Б.В.*, 1951. Очерк фауны наземных позвоночных Теллермановского опытного лесничества (Борисоглебский лесной массив) // Труды института леса АН СССР. Т. 7. С. 180–198.
- Огнев С.И., Воробьев К.А.*, 1923. Фауна наземных позвоночных Воронежской губернии. М.: Новая деревня. 254 с.
- Панютин К.К.*, 1963. О размножении рыжей вечерницы // Ученые записки Московского областного педагогического института. Т. 76. Вып. 6. С. 63–66.
- Панютин К.К.*, 1968. Дальние миграции рукокрылых, окольцованных в Воронежском заповеднике // Миграции животных. Вып. 5. С. 117–119.
- Панютин К.К.*, 1969. Заметки о биологии трех видов рукокрылых // Ученые записки Московского областного педагогического института. Т. 224. Вып. 7. С. 119–130.
- Панютин К.К.*, 1970. Экология летучих мышей в лесных ландшафтах. Дис. ... канд. биол. н. М.: Московский обл. пед. ин-т им. Н.К. Крупской. 181 с.
- Панютин К.К.*, 1980. Рукокрылые // Итоги мечения млекопитающих. М.: Наука. С. 23–46.
- Педрович А.*, 2018. *Eptesicus nilssonii* // Млекопитающие России. Загружено Дмитрий Смирнов 30.11.2018 [Электронный ресурс]. Дата обновления: 21.08.2021. <https://rusmam.ru/data/view?id=29151>
- Силантьев А.А.*, 1898. Зоологические исследования на участках экспедиции лесного департамента 1894–1896 гг. // Труды Экспедиции Лесного Департамента. Научный отдел, Спб. Т. 4. Вып. 2. 180 с.
- Смирнов Д.Г., Вехник В.П.*, 2011. О современном распространении *Pipistrellus kuhlii* (Chiroptera: Vespertilionidae) в Поволжье // Поволжский экологический журнал. № 2. С. 193–202.
- Соколов А.Ю.*, 2004. О некоторых находках летучих мышей на территории Бобровского района Воронежской области // Вопросы естествознания. Липецк: ЛГПУ. Вып. 12. С. 21–22.
- Стрелков П.П.*, 1958. Материалы по зимовкам летучих мышей в европейской части СССР // Труды зоологического института АН СССР. Т. XXV. С. 255–303.
- Сухорученко С.В.*, 1997. Летопись природы Хоперского государственного заповедника за 1997 г. // Рукопись. Архив Хоперского заповедника. регистр. № 54. С. 116–117.
- Тяпкина А.П., Вышегородских Н.В.*, 2015. Видовое разнообразие рукокрылых (Chiroptera) Орловской области (Семейство гладконосые летучие мыши (Vespertilionidae), роды ночницы (*Myotis*) и вечерницы (*Nyctalus*) // Ученые записки Орловского государственного университета. Серия: естественные, технические и медицинские науки. Т. 2015. № 4. С. 206–212.
- Хицова Л.Н., Шерстяных Е.И.*, 2014. Сообщество эктопаразитов кожана позднего *Eptesicus serotinus* (Schreber, 1774) в условиях Усманского бора // Вестник Воронежского государственного университета. Серия Химия. Биология. Фармация. № 2. С. 96–101.
- Христенко Е.А.*, 2015. Видовой состав рукокрылых некоторых районов Тверской области // Вестник ТвГУ. Серия Биология и Экология. № 2. С. 65–67.
- Adams A.M., Jantzen M.K., Hamilton R.M., Fenton M.B.*, 2012. Do you hear what I hear? Implications of detector

- selection for acoustic monitoring of bats // *Methods in Ecology and Evolution*. V. 3 (6). P. 992–998.
- Ahlén I., Baagøe H.J., 1999. Use of ultrasound detectors for bat studies in Europe: experiences from field identification, surveys, and monitoring // *Acta Chiropterologica*. V. 1 (2). P. 137–150.
- Barataud M., 2015. Acoustic ecology of European bats. Species Identification and Studies of Their Habitats and Foraging Behaviour. Biotope Editions, Mèze; National Museum of Natural History, Paris (collection Inventaires et biodiversité). 340 p.
- Blake D., Hutson A.M., Racey P.A., Rydell J., Speakman J.R., 1994. Use of lamplights by foraging bats in southern England // *Journal of Zoology*. V. 234. P. 453–462.
- Estók P., Siemers B.M., 2009. Calls of a bird-eater: the echolocation behaviour of the enigmatic greater noctule, *Nyctalus lasiopterus* // *Acta Chiropterologica*. V. 11 (2). P. 405–414.
- Furlonger C.L., Dewar H.J., Fenton M.B., 1987. Habitat use by foraging insectivorous bats // *Canadian Journal of Zoology*. V. 65. P. 284–288.
- Fenton M.B., 1997. Science and the conservation of bats // *Journal of Mammalogy*. V. 78. P. 1–14.
- Frick F.W., Kingston T., Flanders J., 2020. Review of the major threats and challenges to global bat conservation // *Annals of the New York Academy of Sciences*. V. 1469 (1). P. 5–25.
- Fukui D., Agetsuma N., Hill D.A., 2004. Acoustic Identification of Eight Species of Bat (Mammalia: Chiroptera) Inhabiting Forests of Southern Hokkaido, Japan: Potential for Conservation Monitoring // *Zoological science*. V. 21. P. 947–955.
- Kasso M., Balakrishnan M., 2013. Ecological and Economic Importance of Bats (Order Chiroptera) // *ISRN Biodiversity*. V. 2013. Article ID 187415. P. 1–9.
- Kunz T.H., Lumsden L.F., 2003. Ecology of cavity and foliage roosting bats // *Bat ecology*. Chicago: The University of Chicago press. P. 3–89.
- Kunz T.H., Braun de Torrez E., Bauer D., Lobova T., Fleming T.H., 2011. Ecosystem services provided by bats // *Annals of the New York Academy of Sciences*. Mar; 1223. P. 1–38.
- Kusch J., Weber C., Idelberger S., Koob T., 2004. Foraging habitat preferences of bats in relation to food supply and spatial vegetation structures in a western European low mountain range forest // *Folia Zoologica*. V. 53 (2). P. 113–128.
- Kusch J., Schotter F., 2007. Effects of fine-scale foraging habitat selection on bat community structure and diversity in a temperate low mountain range forest // *Folia Zoologica*. V. 56 (3). P. 263–276.
- Lemen C., Freeman P.W., White J.A., Andersen B.R., 2015. The problem of low agreement among automated identification programs for acoustical surveys of bats // *Western North American Naturalist*. V. 75. P. 218–225
- Neuweiler G., 1989. Foraging ecology and audition in echolocating bats // *Trends in Ecology and Evolution*. V. 4. P. 160–166.
- Jaccard P., 1901. Distribution de la flore alpine dans le Bassin des Dranses et dans quelques regions voisines // *Bulletin de la Société vaudoise des sciences naturelles*. V. 37. Bd. 140. S. 241–272.
- Jones G., Gordon T., Nightingale J., 1992. Sex and age differences in the echolocation calls of the lesser horseshoe bat, *Rhinolophus hipposideros* // *Mammalia*. V. 56. P. 189–194.
- Jones G., Ransome R.D., 1993. Echolocation calls of bats are influenced by maternal effects and change over a lifetime // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 252. P. 125–128.
- Jones G., Jacobs D., Kunz T.H., Wilig M.R., Racey P.A., 2009. Carpe Noctem: the importance of bats as bioindicators // *Endangered Species Research*. V. 8. P. 3–115.
- Jones K.E., Russ J., Bashta A.-T., Bilhari Z., Catto C. et al., 2013. Indicator Bats Program: a system for the global acoustic monitoring of bats // *Biodiversity monitoring and conservation: bridging the gaps between global commitment and local action*. Collen B., Pettorelli N., Baillie J.E.M., Durant S. (Ed.). London: Wiley-Blackwell. P. 213–247.
- Obrist M.K., Boesch R., 2018. BatScope manages acoustic recordings, analyses calls, and classifies bat species automatically // *Canadian Journal of Zoology*. V. 96. P. 939–954.
- Obrist M.K., 1995. Flexible bat echolocation: the influence of individual, habitat and conspecifics on sonar signal design // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. V. 36. P. 207–219.
- Orlova M.V., Smirnov D.G., Vekhnik V.P., Lukyanenko A.M., Zhabashina A.V., 2020. Ectoparasites and pathogens of kuhl's pipistrelle *Pipistrellus kuhlii* (Kuhl, 1817) (Chiroptera: Vespertilionidae): Our own and published data review // *Russian Journal of Biological Invasions*. V. 11 (4). P. 348–362.
- Parsons S., Thorpe C.W., Dawson S.M., 1997. The echolocation calls of the long-tailed bat (*Chalinolobus tuberculatus*): A quantitative description and analysis of call phase // *Journal of Mammalogy*. V. 78. P. 964–976.
- Parsons S., Jones G., 2000. Acoustic identification of twelve species of echolocating bat by discriminant function analysis and artificial neural networks // *Journal of experimental biology*. V. 203 (17). P. 2641–2656.
- Perea S., Tena E., 2020. Different bat detectors and processing software... Same results? // *Journal of Bat Research & Conservation*. V. 13 (1). P. 4–8.
- Puechmaille S.J., Borissov I.M., Zebok S., Allegrini B., Hizem M. et al., 2014. Female mate choice can drive the evolution of high frequency echolocation in bats: a case study with *Rhinolophus mehelyi* // *Plos One*. 9. p. e103452. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0103452>
- Rydell J., Racey P.A., 1995. Street lamps and the feeding ecology of insectivorous bats // *Symposia of the Zoological Society of London*. V. 67. P. 291–307.
- Rydell J., 1991. Seasonal use of illuminated areas by foraging northern bats *Eptesicus nilssonii* // *Holarctic Ecology*. V. 14. P. 203–207.
- Rydell J., 1992. Exploitation of insects around streetlamps by bats in Sweden // *Functional Ecology*. V. 6. P. 744–750.
- Rydell J., Nyman S., Eklöf J., Jones G., Russo D., 2017. Testing the performances of automated identification of bat-echolocation calls: A request for prudence // *Ecological Indicators*. V. 78. P. 416–420.
- Russ J., 2021. Bat Calls of Britain and Europe. A Guide to Species Identification. London: Pelagic Publishing Ltd. 432 p.
- Russo D., Jones G., Mucedda M., 2001. Influence of age, sex and body size on echolocation calls of Mediterranean (*Rhinolophus euryale*) and Mehely's (*Rhinolophus mehelyi*) horseshoe bats (Chiroptera: Rhinolophidae) // *Mammalia*. V. 65. P. 429–436.

- Russo D., Jones G., 2002. Identification of twenty-two bat species (Mammalia: Chiroptera) from Italy by analysis of time-expanded recordings of echolocation calls // *Journal of Zoology (Lond.)*. V. 258. P. 91–103.
- Russo D., Mucedda M., Bello M., Biscardi S., Pidinchedda E., Jones G., 2007. Divergent echolocation call frequencies in insular rhinolopids (Chiroptera): a case of character displacement? // *Journal of Biogeography*. V. 34. P. 2129–2138.
- Russo D., Voigt C.C., 2016. The use of automated identification of bat echolocation calls in acoustic monitoring: a cautionary note for a sound analysis // *Ecological Indicators*. V. 66. P. 598–602.
- Russo D., Ancillotto L., Jones G., 2017. Bats are still not birds in the digital era: echolocation call variation and why it matters for bat species identification // *Canadian Journal of Zoology*. V. 96. P. 63–78.
- Simmons N.B., 2005. Order Chiroptera // *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*. Wilson D.E., Reeder D.M. (Ed.). Washington: Smithsonian Institution Press. DC. P. 312–529.
- Smirnov D.G., Bezrukov V.A., Kurmaeva N.M., 2021. Use of habitat and foraging time by females of *Eptesicus nilssonii* (Chiroptera, Vespertilionidae) // *Russian Journal of Theriology*. V. 20. № 1. P. 1–10.
- Sokal R.R., Rohlf F.J., 1981. *Biometry*. N.Y.: W.H. Freeman and Company. 837. p.
- Stone E.L., Jones G., Harris S., 2012. Conserving energy at a cost to biodiversity? Impacts of LED lighting on bats // *Global Change Biology*. V. 18. P. 2458–2465.
- Stone E.L., Harris S., Jones G., 2015. Impacts of artificial lighting on bats: a review of challenges and solutions // *Mammalian Biology*. V. 80 (3). P. 213–219.
- Swift S.M., 1998. *Long-Eared Bats*. Poyser Natural History, London: Poyser Ltd. 182 p.
- Walters C.L., Freeman R., Collen A., Dietz C., Fenton M.B. et al., 2012. A continental-scale tool for acoustic identification of European bats // *Journal of Applied Ecology*. V. 49. P. 1064–1074.
- Waters D.A., Gannon W.L., 2004. Bat call libraries: management and potential use // *Bat echolocation research*. Brigham R.M., Kalko E.K.V., Jones G., Parsons S., Limpens H.J.G.A. (Ed.). Bat Conservation International. Austin. P. 150–157.
- Vlaschenko A., Kravchenko K., Prylutska A., Ivancheva E., Sitnicova E., Michin A., 2016. Structure of summer bat assemblages in forests in Russia // *Turkish Journal of Zoology*. V. 40 (6). P. 876–893.

USING THE ECHO METER TOUCH ULTRASOUND MODULE IN STUDIES ON THE SPECIES COMPOSITION, OCCURRENCE AND HABITAT PREFERENCES OF BATS (CHIROPTERA, VESPERTILIONIDAE) IN THE VORONEZH REGION

D. G. Smirnov¹, *, A. S. Klimov², A. D. Numerov², E. I. Trufanova²

¹*Penza State University, Penza, 440026 Russia*

²*Voronezh State University, Voronezh, 394018 Russia*

*e-mail: epptesicus@mail.ru

The results of calculating the echolocation signals of bats performed using an Echo Meter Touch 2 PRO ultrasonic detector are presented. The signals were recorded using the time-expansion mode and identified manually with BatSound software. The work was carried out in June–August 2019–2020 in the northwest of the Voronezh Region within the Federal Voronezh State Nature Reserve. Four types of habitat were used as model territories to identify the species composition, occurrence and biotopic association: a river bank, a forest lake, a formerly burnt area, and a village. A total of 2332 audio recordings of ultrasonic signals were made. After manual verification, 1615 records (69.3%) belonging to 13 bat species were identified with high probability, found in the following descending order: *N. noctula* > *N. leisleri* > *P. pygmaeus* > *V. murinus* > *P. nathusii* > *M. dasycneme* > *M. daubentonii* > *N. lasiopterus* > *P. auritus* > *P. pipistrellus* > *M. brandtii* > *E. nilssonii*. The latter species, *E. nilssonii* was recorded from the study territory for the first time. From a habitat point of view, near-water spaces were the most attractive to bats, where the greatest diversity was observed. However, the species distribution there was not the same, as *M. brandtii*, *P. pygmaeus*, *E. nilssonii* and *M. dasycneme* showed greater preferences to river habitats, being virtually absent from or indifferent to spaces near the lake. The greatest preference to a near-lake area was noted for *M. daubentonii*, *V. murinus*, *P. nathusii* and *E. serotinus*. Burnt forests were unattractive to most bat species, with the exception of *N. noctula* and *E. serotinus*. The attitude of species to the territory of the village was either indifferent or it was avoided. Alpha diversity increased in the following succession: a formerly burnt area—a village—a river bank—a forest lake, where the highest number of species was observed with their better alignment in terms of relative occurrence. The differences revealed in the biotopic confinement were discussed in connection with the spatial location of the habitats.

Keywords: acoustic monitoring, habitat distribution, Voronezh Nature Reserve

УДК 599.426+574.9

РУКОКРЫЛЫЕ (CHIROPTERA, VESPERTILIONIDAE) ОРЕНБУРГСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2022 г. В. П. Снитко^а, *, Л. В. Снитко^а^аЮжно-Уральский федеральный научный центр минералогии и геоэкологии УрО РАН,
Челябинская обл., Миасс, Ильменский заповедник, 456317 Россия

*e-mail: snitko@ilmeny.ac.ru

Поступила в редакцию 18.05.2021 г.

После доработки 05.07.2021 г.

Принята к публикации 20.07.2021 г.

Обобщены новые и ранее опубликованные данные об обитании в Оренбургской области 16 видов рукокрылых. Представлены сведения о местах и датах находок рукокрылых, относительном обилии и встречаемости, возрастном-половом составе, характере пребывания, распространении и природоохранном статусе. К широко распространенным и многочисленным видам в Оренбургской области отнесены: *Vespertilio murinus*, *Pipistrellus nathusii*, *Nyctalus noctula*, *Myotis dasycneme*, *M. daubentonii* и, вероятно, *Eptesicus serotinus* (92.1% всех отловленных рукокрылых). Два вида — *Plecotus auritus* и *Myotis brandtii* — широко распространенные, но немногочисленные (3.6% всех отловленных). Четыре вида — *Myotis davidii*, *Eptesicus nilssonii*, *Nyctalus leisleri* и *Pipistrellus kuhlii* (3.7%) — редкие, распространенные локально, а *Nyctalus lasiopterus*, *Myotis nattereri*, *Pipistrellus pygmaeus* и *Myotis mystacinus* (0.6%) — очень редкие. По сравнению с другими уральскими регионами в Оренбургской области наблюдается большее разнообразие рукокрылых, что в первую очередь связано с большим разнообразием природных и ландшафтных условий и более южным расположением. По составу фауна рукокрылых Оренбургской области (так же как и фауна Поволжья, Предуралья и Урала) является трансграничным евро-азиатским вариантом восточно-европейского комплекса рукокрылых, включающего, помимо европейских, и центральноазиатские виды. Полученные данные свидетельствуют о том, что на территории Оренбургской области проходят границы ареалов девяти видов рукокрылых. Южные пределы распространения выявлены для *Myotis nattereri*, *M. mystacinus* и *Eptesicus nilssonii*, северные — для *Pipistrellus kuhlii*, *Eptesicus serotinus* и *Myotis davidii*, восточные — для *Nyctalus lasiopterus*, *N. leisleri* и *Pipistrellus pygmaeus*. Все обитающие на границе ареала виды являются редкими в Оренбургской области и рекомендованы для включения в региональную Красную книгу.

Ключевые слова: рукокрылые, фауна, распространение, относительное обилие, встречаемость, Южный Урал

DOI: 10.31857/S0044513422060095

Исследования рукокрылых территории, на которой располагается нынешняя Оренбургская обл., были начаты в первой половине XIX века и продолжаются по настоящее время, вместе с тем фауна рукокрылых этого региона по-прежнему остается недостаточно изученной. В литературных источниках приводятся лишь отрывочные сведения о находках в разные годы отдельных видов рукокрылых. Эти сведения не позволяют оценить статус и состояние хироптерофауны области, а большая часть современных данных представлена в виде публикаций в материалах региональных конференций, не имеющих широкого распространения. Отсутствие систематических исследований этой группы млекопитающих приводит к тому, что одни виды (например, *Myotis nattereri*, *Nyctalus lasiopterus*), известные только по

старым находками (Эверсманн, 1850; Зарудный, 1898; Огнев, 1928; Кузякин, 1980), автоматически переводятся в категорию исчезнувших с территории области, а другие виды, заслуживающие охраны, не учитываются при составлении списков региональной Красной книги. Согласно литературным данным (Эверсманн, 1850; Зарудный, 1897; Огнев, 1928; Ильин и др., 1995, 2002; Давыгора и др., 1998, 2009; Курмаева и др., 2005) и результатам наших исследований (Снитко, Снитко, 2017, 2018, 2019а, 2022 в печати), в Оренбургской обл. установлено обитание 16 видов летучих мышей. Настоящая работа является наиболее полной обобщающей сводкой данных о составе, распространении и современном состоянии рукокрылых в Оренбургской обл.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сведения о рукокрылых (Chiroptera, Vespertilionidae), обитающих на территории 23 муниципальных образований Оренбургской обл., приводятся по литературным данным и данным собственных исследований 2008, 2015, 2016 гг. Рукокрылых отлавливали нейлоновыми паутинными сетями (12 × 4 м, с ячеей 17 мм) из монофиламентных нитей. Сети крепили к разборным алюминиевым стойкам (7 м) или к телескопическим удочкам (6 м), иногда к деревьям (Снитько, Снитько, 2012). Опоры для 2–4 сетей устанавливали в светлое время суток, с наступлением сумерек привязывали сети, а на рассвете снимали. Отловы проводили на предполагаемых маршрутах пролетов летучих мышей: в населенных пунктах, по берегам водоемов, в поймах рек, в лесу, на дорогах, опушках, просеках, у пещер. Пойманных животных передерживали в мешочках из ткани и контейнерах из мелкоячеистой металлической сетки. Днем летучих мышей осматривали, определяли вид, пол, возраст, измеряли, взвешивали, фотографировали и с наступлением сумерек отпускали. Нетопырей *Pipistrellus pygmaeus* определяли по морфометрическим показателям, рисунку жилкования плагипатагиальной части перепонки крыла, цвету буккальных желез и генитальной области (Dietz, Helversen, 2004). Для определения ночниц *Myotis davidii* и *M. mystacinus* использованы морфологические признаки – окраска меха, зубная система, форма baculum (Dietz, Helversen, 2004; Смирнов и др., 2004). Спиртовые препараты отловленных в 2016 г. в Оренбургской обл. *Pipistrellus pygmaeus* (две взрослые самки) и *Myotis davidii* (одна взрослая самка и два взрослых самца), переданы в коллекцию Зоологического музея МГУ.

Определение возраста проводили визуально по степени окостенения эпифизов костей крыла – метакарпалий и фаланг (Стрелков, 1963). Распространенность и численность видов на исследуемой территории оценивали с использованием показателей относительного обилия и встречаемости (Стрелков, Ильин, 1990). Для сравнения фауны рукокрылых Оренбургской обл. с хироптерофауной смежных территорий применяли индекс Сьёренсена (K_S) (Sørensen, 1948). При оценке возрастнополового состава популяций и соотношения полов были использованы данные собственных отловов.

Акустические сигналы летучих мышей прослушивали ультразвуковым детектором Pettersson Electronic D240 с функцией time expansion. Координаты мест отлова определяли с помощью навигатора Garmin GPSmap 76C.

Оренбургская обл. расположена на юго-востоке европейской части России между 54°22'–50°32' с.ш. и 50°46'–61°42' в.д. Площадь

123.7 тыс. км². Рельеф области включает крупные геоморфологические структуры: равнины Приуралья, Уральские горы, Зауральский пенеппен и равнины Тургайской столовой страны. Равнины Приуралья расположены в западной части, относящейся к юго-восточной окраине Русской равнины. Здесь находятся возвышенности Бугульминско-Белебеевская и Общий Сырт, с юга примыкает Прикаспийская низменность. К востоку от р. Большой Ик и р. Бурля начинается Уральская горная страна, представленная системой меридиональных хребтов высотой до 450–500 м над ур. м. Восточнее р. Урал расположен Зауральский пенеппен (Урало-Тобольское плато, до 320–400 м над ур. м.). На крайнем юго-востоке пенеппен сливается с Тургайской столовой страной (до 300–320 м над ур. м.) (Чибилев, 1995). На формирование рельефа оказывают влияние карстовые процессы: в области известны 34 пещеры общей протяженностью 3009 м (Лавров и др., 2010).

На территории выражены две широтные зоны растительности: лесостепная и степная. Лесостепная зона занимает крайние северо-западные и северные районы области, представлена участками луговых степей и островных лесов из дуба, липы, березы, клена, ильма, сосновыми борами. Большую часть Оренбургской обл. занимает степная зона, охватывающая на западе южную половину Общего Сырта и Урало-Илекское междуречье, а в Зауралье простирающаяся до верховьев р. Тобол. Основной ландшафтной особенностью территории являются пойменные старовозрастные тополевые и вязово-тополевые леса по всем значительным рекам. Общая площадь лесов составляет около 7000 км² (4.3% территории области) (Чибилев, 2014). Гидрографическую сеть образуют речные системы р. Урал, Волго-Камского и Обского бассейнов и бессточная зона Светлинских озер на востоке. Климат континентальный, характеризуется теплым летом и холодной зимой с устойчивым снежным покровом, относительно малым количеством осадков. Суровость зим нарастает в результате увеличения годовых температурных амплитуд в восточной части области.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Для оценки состояния рукокрылых, обитающих в Оренбургской обл., обобщены литературные сведения об обнаружении и отловах в 50 точках 532 экз. рукокрылых 15 видов и данные собственных отловов в 39 точках 2453 экз. 15 видов. Семь из наших точек отловов повторяют описанные ранее в литературе (рис. 1). Краткое описание мест находок по административным районам, даты обнаружения, состав и количество выявленных рукокрылых, а также ссылки на литературные источники приведены в табл. 1.

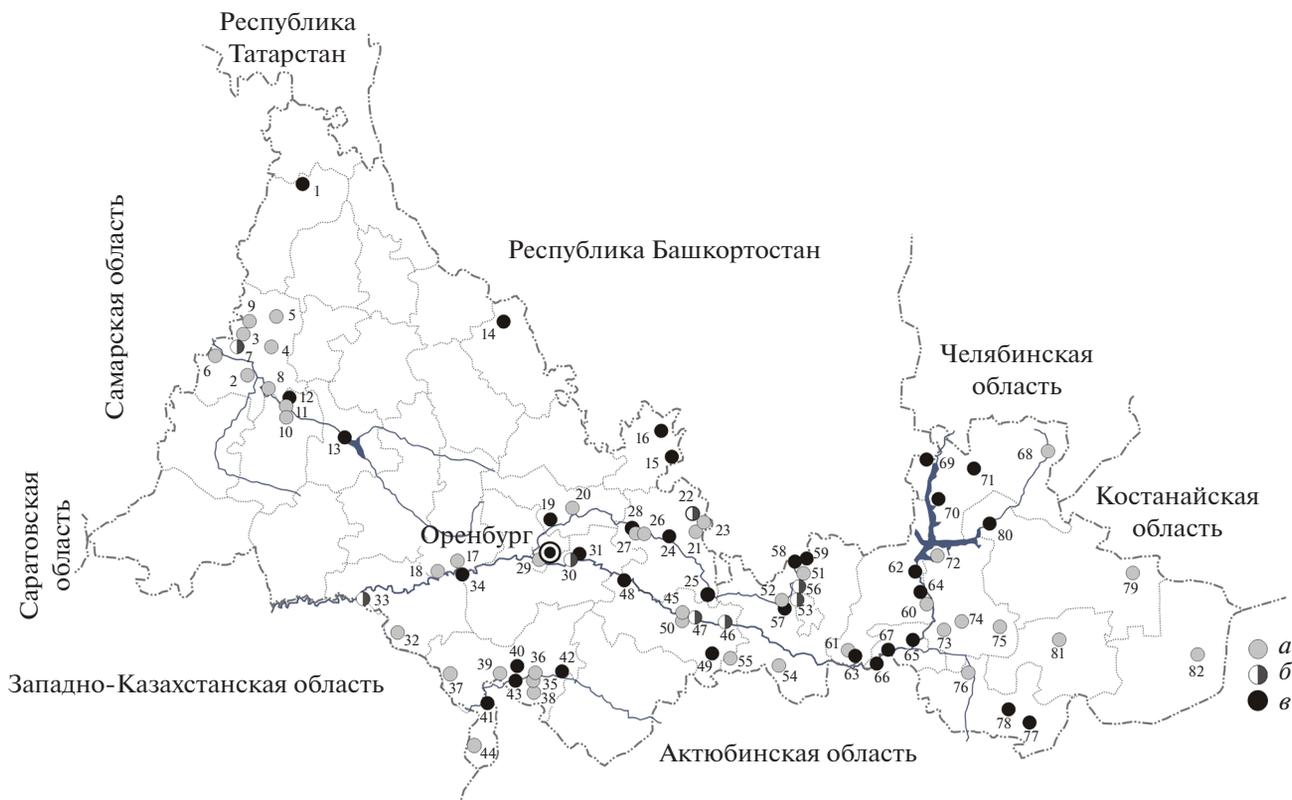


Рис. 1. Места находок рукокрылых в Оренбургской обл.: а — находки по литературным данным, б — места собственных находок и находок по литературным данным, в — собственные находки. Нумерация точек соответствует нумерации точек в табл. 1.

Ночница водяная (*Myotis daubentonii* (Kuhl 1817)) обнаружена Эверсманном в северных частях Оренбургской губернии и предгорьях Урала (Эверсманн, 1850). В настоящее время вид отмечен в 19 административных районах в Оренбургской обл., где встречается в лесостепной и степной зонах по поймам рек. Известно 44 места находок, из которых девять — указываются по литературным источникам, 30 — собственные находки и пять мест отмечены по литературным и собственным данным (рис. 2, табл. 1). *M. daubentonii* в Оренбургской обл. широко распространенный и многочисленный вид. По относительному обилию вид на шестом месте, а по встречаемости — на втором (после *V. murinus*) (табл. 2). На территории области обнаружены все возрастно-половые группы *M. daubentonii* (табл. 3). В период активности использует преимущественно синантропные убежища, расположенные вблизи водотоков. Зимует в пещерах и подземельях техногенного происхождения. Зимовки отмечены в Беляевском и Кувандыкском районах в пещерах “Подарок” и “Конфетка” (Руди, 1996; Скрипальщикова, 2015; данные авторов). На сопредельных территориях Южного Урала (Снитько, Снитько, 2015, 2017а) и Поволжья (Стрелков, Ильин, 1990;

Ильин и др., 2002) *M. daubentonii* также широко распространенный и многочисленный вид, встречается вблизи водоемов. Обитает на северо-западе Казахстана и в среднем течении р. Урал (Млекопитающие Казахстана, 1985). Внесен в Красные книги Челябинской обл. (2017), Республики Башкортостан (2014) и Республики Татарстан (2016).

Ночница прудовая (*Myotis dasycneme* (Voie 1825)), по сведениям Эверсманна (1850), была обыкновенна в окрестностях Оренбурга и южных предгорьях Урала. В настоящее время вид отмечен в 19 административных районах Оренбургской обл., где встречается в лесостепной и степной зонах. Известно 36 мест находок, из которых два указываются в литературных источниках, 32 — собственные находки и две находки — по литературным и собственным данным (рис. 3). В Оренбургской обл. это широко распространенный и многочисленный вид. По относительному обилию *M. dasycneme* на четвертом месте после *V. murinus*, *P. nathusii* и *N. noctula*, а по встречаемости — на четвертом месте после *V. murinus*, *M. daubentonii* и *P. nathusii*. На территории области обнаружены все возрастно-половые группы *M. dasycneme*. В качестве летних дневных убежищ вид чаще все-

Таблица 1. Кадастр мест находок рукокрылых в Оренбургской обл.

№ точки, даты исследований	Место исследований	Результаты исследований, источники информации
Бугурусланский р-н:		
1	26–27.06.2016 с. Аксаково, пруд на р. Большая Бугурусланка (53°52'09.5" с.ш., 52°38'13.6" в.д.)	<i>M. daubentonii</i> (12♀♀ и 8♂♂ ad, 1♂ sad), <i>M. dasycneme</i> (2♂♂ ad), <i>N. noctula</i> (2♀♀ и 4♂♂ ad), <i>P. nathusii</i> (5♀♀ ad, 11♀♀ и 5♂♂ sad), <i>V. murinus</i> (19♀♀ и 1♂ ad)
Бузулукский р-н:		
2	06.1903 и 27.07.1950 окр. г. Бузулук, Бузулукский бор	В.Н. Бостанжогло и С.А. Крассовой были добыты 2 экз. <i>N. lasiopterus</i> (Огнев, 1928; Кузякин, 1980)
3	06.1982 окр. пос. Опытное, бассейн р. Самары в Бузулукском бору	<i>Pl. auritus</i> (одиночно) (Руди, 1996, 2000)
4	14.07.2001 нац. парк Бузулукский бор	<i>Pl. auritus</i> (1♂ sad) (Клементьева, 2008)
	Там же	<i>V. murinus</i> добывали (Ленева, 2015)
5	16.06.2003 окр. с. Троицкое, оз. Крутинское	<i>M. daubentonii</i> (1♀ sad) (Клементьева, 2008)
6	окр. с. Колтубанка	<i>V. murinus</i> (добывали) (Руди, 1996)
7	30.05.1995 окр. пос. Колтубановский, р. Боровка (52°56' с.ш., 52°03' в.д.)	<i>M. dasycneme</i> (1♀ ad) (Ильин и др., 2002, 2002a)
	27–28.06.2016 Там же (52°56'01.4" с.ш., 52°02'16.8" в.д.)	<i>M. daubentonii</i> (1♀ ad), <i>M. dasycneme</i> (17♀♀ и 3♂♂ ad, 6♀♀ и 2♂♂ sad), <i>N. noctula</i> (14♀♀ и 4♂♂ ad, 4♀♀ и 4♂♂ sad), <i>P. nathusii</i> (4♀♀ ad, 9♀♀ и 9♂♂ sad), <i>V. murinus</i> (10♀♀ ad, 1♂ sad)
8	09.06.2003 окр. пос. Красногвардец, пойма р. Самара	<i>N. leisleri</i> , <i>P. pygmaeus</i> (акустические сигналы) (Курмаева и др., 2005)
9	29.04.2012 окр. пос. Паника	<i>N. leisleri</i> (1♀ sad) (Курмаева, Дерябина, 2013)
Тоцкий р-н:		
10	26.06.2002 окр. с. Погромное, пойма р. Самара	<i>P. nathusii</i> (1♀ ad), <i>M. daubentonii</i> , <i>N. noctula</i> , <i>V. murinus</i> (акустические сигналы) (Ильин и др., 2002a)
11	25.06.2003 окр. с. Медведка, пойма р. Самара	<i>P. pygmaeus</i> (1♀ ad) (Курмаева и др., 2005)
12	28–29.06.2016 окр. с. Медведка и с. Каменная Сарма, р. Самара (52°38'40.4" с.ш., 52°31'00.1" в.д.)	<i>M. daubentonii</i> (1♀ sad), <i>M. dasycneme</i> (1♀ ad, 1♀ sad), <i>N. leisleri</i> (5♀♀ ad), <i>N. noctula</i> (21♀♀ и 6♂♂ ad, 3♀♀ и 12♂♂ sad), <i>P. pygmaeus</i> (1♀ ad), <i>P. nathusii</i> (17♀♀ ad, 9♀♀ и 10♂♂ sad), <i>V. murinus</i> (1♂ sad), <i>Pl. auritus</i> (1♀ и 1♂ ad)
Сорочинский гор. округ		
13	29–30.06.2016 окр. г. Сорочинск, пойма р. Самара (52°25'49.7" с.ш., 53°10'18.1" в.д.)	<i>M. daubentonii</i> (1♀ ad), <i>M. dasycneme</i> (19♀♀ и 1♂ ad, 11♀♀ и 15♂♂ sad), <i>N. noctula</i> (6♀♀ и 4♂♂ ad, 1♀ и 6♂♂ sad), <i>P. pygmaeus</i> (1♀ ad), <i>P. nathusii</i> (6♀♀ и 2♂♂ ad, 22♀♀ и 23♂♂ sad), <i>P. kuhlii</i> (3♀♀ и 2♂♂ ad), <i>V. murinus</i> (3♀♀ ad, 2♀♀ sad)
Шарлыкский р-н:		
14	30.06–01.07.2016 окр. с. Сарманай, пойма р. Дема в окр. Сарманайского яра, (53°05'16.9" с.ш., 54°41'24.1" в.д.)	<i>M. daubentonii</i> (2♂♂ ad), <i>M. dasycneme</i> (2♀♀ и 1♂ ad), <i>M. brandtii</i> (1♀ ad), <i>P. nathusii</i> (10♀♀ ad, 19♀♀ и 10♂♂ sad), <i>V. murinus</i> (1♀ и 1♂ ad, 1♀ sad)
Тюльганский р-н:		
15	25–26.07.2015 окр. с. Троицкое, пойма р. Ташла (52°19'43.5" с.ш., 56°23'36.1" в.д.)	<i>M. daubentonii</i> (2♀♀ sad), <i>M. dasycneme</i> (1♀ ad), <i>M. brandtii</i> (1♀ ad, 1♀ sad), <i>N. noctula</i> (2♀♀ и 1♂ sad), <i>P. nathusii</i> (1♀ и 1♂ sad), <i>E. nilssonii</i> (1♂ ad, 1♀ sad), <i>V. murinus</i> (1♂ ad, 3♀♀ и 4♂♂ sad), <i>Pl. auritus</i> (1♀ ad) (Снитько, Снитько, 2017)

Таблица 1. Продолжение

№ точки, даты исследований	Место исследований	Результаты исследований, источники информации
16	08–09.08.2016 окр. с. Ташла, широколиственный горный лес (52°26'04.8" с.ш., 56°14'31.8" в.д.)	<i>M. brandtii</i> (1♀ и 2♂♂ ad, 1♀ и 3♂♂ sad), <i>M. mystacinus</i> (1♀ sad), <i>N. leisleri</i> (6♀♀ ad, 10♀♀ и 8♂♂ sad), <i>N. noctula</i> (3♀♀ и 3♂♂ sad), <i>P. nathusii</i> (7♀♀ и 2♂♂ sad), <i>E. nilssonii</i> (1♀ ad), <i>V. murinus</i> (4♀♀ ad, 23♀♀ и 8♂♂ sad), <i>Pl. auritus</i> (2♀♀ ad, 1♂ sad), <i>M. daubentonii</i> (акустические сигналы)
Переволоцкий р-н:		
17	06.06.1995 окр. с. Татищево на р. Урал (51°40' с.ш., 54°20' в.д.)	<i>M. daubentonii</i> , <i>M. brandtii</i> , <i>M. mystacinus</i> (акустические сигналы) (Ильин и др., 2002, 2002а)
18	06.12.2008 с. Чесноковка	<i>P. kuhlii</i> (1♀ ad) (Давыгора и др., 2009)
Сакмарский р-н:		
19	01–02.07.2016 окр. с. Сакмара и пос. Красный Коммунар, оз. Карьер № 1 (51°58'07.8" с.ш., 55°20'52.7" в.д.)	<i>M. daubentonii</i> (5♀♀ и 5♂♂ ad), <i>M. dasynceme</i> (4♀♀ и 4♂♂ ad), <i>M. brandtii</i> (1♂ ad), <i>N. noctula</i> (45♀♀ и 1♂ ad, 1♀ и 8♂♂ sad), <i>P. nathusii</i> (17♀♀ и 3♂♂ ad, 34♀♀ и 31♂♂ sad), <i>V. murinus</i> (1♀ ad, 1♀ sad)
20	окр. с. Жданово, пойма р. Сакмары	<i>V. murinus</i> (добывали) (Руди, 1996, 2000)
Саракташский р-н:		
21	12.06.1995 окр. с. Петровское (51°52' с.ш., 56°34' в.д.)	<i>M. daubentonii</i> (5♂♂ ad) (Ильин и др., 2002, 2002а)
22	29.06.1842 и 07.1842 с. Спасское, р. Большой Ик	<i>M. brandtii</i> (1♀, 1♂, 1?) (Eversmann, 1845; Каталог типовых ..., 1981)
	09.06.1995 и 25.06.2002 Там же (52°01' с.ш., 56°35' в.д.)	<i>N. leisleri</i> (1♀ ad), <i>N. noctula</i> (3♀♀ и 2♂♂ ad), <i>P. nathusii</i> (2♀♀ ad), <i>E. nilssonii</i> (1♀ ad), <i>V. murinus</i> (3♀♀ ad), <i>M. daubentonii</i> , <i>M. brandtii</i> (акустические сигналы) (Ильин и др., 2002, 2002а)
	12–13.07.2015 Там же (52°00'35.1" с.ш., 56°33'23.5" в.д.)	<i>M. daubentonii</i> (1♂ ad), <i>M. dasynceme</i> (1♂ ad), <i>P. nathusii</i> (1♀ ad, 3♀♀ и 1♂ sad), <i>V. murinus</i> (1♀ ad, 1♀ и 2♂♂ sad), <i>Pl. auritus</i> (3♂♂ ad)
	21–22.07.2015 Там же	<i>M. daubentonii</i> (1♀ и 2♂♂ ad), <i>M. dasynceme</i> (1♀ и 1♂ ad, 1♀ sad), <i>M. brandtii</i> (1♀ ad), <i>N. leisleri</i> (1♀ ad), <i>N. noctula</i> (10♀♀ и 1♂ ad, 27♀♀ и 19♂♂ sad), <i>P. pygmaeus</i> (1♀ sad), <i>P. nathusii</i> (8♀♀ и 1♂ ad, 16♀♀ и 17♂♂ sad), <i>E. nilssonii</i> (4♀♀ ad, 2♂♂ sad), <i>V. murinus</i> (6♀♀ ad, 39♀♀ и 33♂♂ sad) (Сниттько, Сниттько, 2017)
23	11.06.1995 окр. с. Андреевка (51°56' с.ш., 56°37' в.д.)	Отмечены акустические сигналы <i>M. mystacinus</i> (Ильин и др., 2002, 2002а)
24	11–12.07.2015 окр. с. Татарский Саракташ, пойменный лес на берегу р. Сакмара (51°49'35.3" с.ш., 56°22'04.0" в.д.)	<i>M. daubentonii</i> (1♀ ad), <i>M. brandtii</i> (1♀ ad), <i>N. noctula</i> (9♀♀ и 3♂♂ ad, 7♀♀ и 4♂♂ sad), <i>P. nathusii</i> (1♀ ad), <i>E. nilssonii</i> (1♀ ad, 1♀ sad), <i>V. murinus</i> (3♀♀ ad, 4♀♀ и 6♂♂ sad), <i>Pl. auritus</i> (1♀ ad), <i>M. dasynceme</i> (акустические сигналы)
25	13–14.07.2015 окр. с. Кандуровка, мост через р. Сакмара (51°31'48.9" с.ш., 56°41'53.4" в.д.)	<i>M. daubentonii</i> (1♂ sad), <i>M. dasynceme</i> (1♂ ad), <i>N. noctula</i> (2♀♀ и 2♂♂ ad, 1♀ и 2♂♂ sad), <i>P. pygmaeus</i> (1♀ ad), <i>P. nathusii</i> (5♀♀ ad, 2♀♀ и 1♂ sad), <i>V. murinus</i> (2♀♀ ad, 4♀♀ и 2♂♂ sad), <i>Pl. auritus</i> (1♀ ad), <i>M. brandtii</i> , <i>E. nilssonii</i> (акустические сигналы) (Сниттько, Сниттько, 2017)

Таблица 1. Продолжение

№ точки, даты исследований	Место исследований	Результаты исследований, источники информации	
26	30.07.2001	с. Черный Отрог	В дупле дерева колония <i>P. nathusii</i> (9♀♀ и 5♂♂) (Клементьева, 2008)
27	06.2009	окр. с. Черный Отрог, турбаза “Березки”	Выводковая колония <i>V. murinus</i> (12 особей) (Ленева, 2015)
28	16–17.06.2016	окр. с. Черный Отрог, р. Сакмара (51°53'57.6" с.ш., 55°57'36.0" в.д.)	<i>M. dasynceme</i> (14♀♀ и 9♂♂ ad), <i>P. nathusii</i> (1♀ ad, 1♂ sad), <i>V. murinus</i> (1♀ ad), <i>M. daubentonii</i> (акустические сигналы) (данные авторов)
Оренбургский р-н:			
29	19.12.2007	г. Оренбург	<i>E. nilssonii</i> (1♂ ad) (Клементьева, 2008)
		г. Оренбург	<i>V. murinus</i> (добывали) (Руди, 1996)
30	08.06.1995	окр. с. Нежинка, берег р. Урал (51°45' с.ш., 55°24' в.д.)	В дупле старой ветлы выводковая колония самок <i>N. noctula</i> , выводковая колония <i>P. nathusii</i> (около 60 экз.), выводковая колония <i>V. murinus</i> (примерно 50 особей) (Ильин и др., 1995; Ильин и др., 2002a)
	03.07.1997	Там же	<i>N. noctula</i> выводковая колония (9♀♀ ad, 4??sad), <i>P. nathusii</i> (1♀ ad) (Ильин и др., 2002, 2002a)
31	22–23.07.2015	окр. с. Нежинка, база отдыха “Экстрим парк” на берегу р. Урал (51°44'47.9" с.ш., 55°21'03.2" в.д.)	<i>M. daubentonii</i> (1♂ ad), <i>M. dasynceme</i> (4♂♂ sad), <i>M. brandtii</i> (1♀ ad, 1♀ sad), <i>N. noctula</i> (8♀♀ ad, 14♀♀ и 15♂♂ sad), <i>P. nathusii</i> (1♂ ad, 6♀♀ и 8♂♂ sad), <i>V. murinus</i> (5♀♀ и 1♂ ad; 10♀♀ и 22♂♂ sad), <i>Pl. auritus</i> (1♂ ad), <i>E. nilssonii</i> (акустические сигналы) (Снитько, Снитько, 2017)
Илекский р-н:			
32	09.07.1997	окр. с. Сухоречка, пойма р. Илек (51°17' с.ш., 53°37' в.д.)	<i>M. daubentonii</i> (акустические сигналы) (Ильин и др., 2002, 2002a)
33	10.07.1997	окр. с. Илек берег р. Урал (51°30' с.ш., 53°15' в.д.)	<i>M. daubentonii</i> (1♀ и 2♂♂ ad, 2♀♀ и 1♂ sad), <i>N. noctula</i> (7♀♀ и 1♂ ad, 8♀♀ и 11♂♂ sad), <i>P. nathusii</i> (2♀♀ sad), <i>V. murinus</i> (1♂ sad) (Ильин и др., 2002, 2002a)
	14–15.07.2016	Там же (51°31'13.1" с.ш., 53°21'19.2" в.д.)	<i>M. daubentonii</i> (1♀ ad, 5♀♀ и 1♂ sad), <i>M. dasynceme</i> (1♀ и 5♂♂ sad), <i>M. brandtii</i> (1♀ ad, 2♀♀ и 2♂♂ sad), <i>N. leisleri</i> (1♀ sad), <i>N. noctula</i> (13♀♀ и 1♂ ad, 10♀♀ и 9♂♂ sad), <i>P. nathusii</i> (4♀♀ ad, 7♀♀ и 7♂♂ sad), <i>P. kuhlii</i> (1♂ ad, 1♂ sad), <i>V. murinus</i> (3♀♀ и 1♂ sad), <i>Pl. auritus</i> (1♀ и 1♂ ad)
34	15–16.07.2016	окр. с. Городище, пойма р. Урал (51°39'01.3" с.ш., 54°22'01.8" в.д.)	<i>M. daubentonii</i> (1♀ и 1♂ ad, 8♀♀ и 6♂♂ sad), <i>M. dasynceme</i> (1♀ и 1♂ ad, 3♀♀ и 4♂♂ sad), <i>M. brandtii</i> (2♀♀ и 3♂♂ sad), <i>N. noctula</i> (1♀ и 1♂ ad, 1♀ и 4♂♂ sad), <i>P. nathusii</i> (6♀♀ и 1♂ ad, 23♀♀ и 13♂♂ sad), <i>P. kuhlii</i> (3♀♀ ad), <i>V. murinus</i> (9♀♀ и 7♂♂ sad)
Соль-Илецкий гор. округ:			
35	07.07.1997	окр. с. Кумакское, левый берег р. Илек (51°05' с.ш., 55°09' в.д.)	<i>P. nathusii</i> (1♀ и 1♂ ad) (Ильин и др., 2002, 2002a)
36	06.07.2003	с. Кумакское	<i>V. murinus</i> (добыты 2♀♀ и 10??) (Клементьева, 2008)
37	01.07.1997	окр. с. Новоилецк, опушка тополевого леса на берегу р. Илек (50°57' с.ш., 54°15' в.д.)	<i>P. nathusii</i> (1♀ ad, 1♂ sad) (Ильин и др., 2002, 2002a)

Таблица 1. Продолжение

№ точки, даты исследований	Место исследований	Результаты исследований, источники информации
38	05.07.1997 окр. с. Первомайское, р. Малая Хобда (50°54' с.ш., 55°05' в.д.)	<i>V. murinus</i> (1♀ и 1♂ sad), <i>M. daubentonii</i> (акустические сигналы) (Ильин и др., 2002, 2002a)
39	10.07.2003 с. Ветлянка	<i>E. nilssonii</i> (1♀) (Клементьева, 2008)
40	28–29.06.2015 окр. г. Соль-Илецк, берег р. Песчанка и оз. Родниковое (51°08'50.8" с.ш., 55°00'55.9" в.д.)	Отмечены акустические сигналы <i>V. murinus</i> , <i>P. kuhlii</i> , <i>E. serotinus</i>
	23–24.07.2015 Там же	<i>P. nathusii</i> (1♀ sad), <i>P. kuhlii</i> (2♀♀ ad, 2♂♂ sad), <i>E. serotinus</i> (8♀♀ и 1♂ ad, 2♀♀ и 3♂♂ sad) (Сниттько, Сниттько, 2017)
	24–25.07.2015 Там же	<i>M. daubentonii</i> (1♂ ad), <i>M. dasycneme</i> (1♀ sad), <i>E. serotinus</i> (5♀♀ и 2♂♂ ad, 6♀♀ и 4♂♂ sad), <i>P. nathusii</i> (1♂ sad), <i>P. kuhlii</i> (4♀♀ и 5♂♂ ad, 2♀♀ и 3♂♂ sad), <i>N. noctula</i> (1♂ ad), <i>V. murinus</i> (1♂ ad, 2♀♀ и 2♂♂ sad) (Сниттько, Сниттько, 2017)
	14–15.06.2016 Там же	<i>M. daubentonii</i> (1♂ ad), <i>E. serotinus</i> (17♀♀ и 3♂♂ ad)
41	13–14.07.2016 окр. с. Покровка, пойма р. Илек (при впадении р. Хобда) (50°55'44.5" с.ш., 54°31'38.3" в.д.)	<i>M. daubentonii</i> (1♀ и 1♂ ad, 1♀ sad), <i>M. dasycneme</i> (2♂♂ ad), <i>M. brandtii</i> (1♀ sad), <i>P. nathusii</i> (3♀♀ и 1♂ ad, 6♀♀ и 1♂ sad), <i>V. murinus</i> (2♀♀ ad, 14♀♀ и 10♂♂ sad)
42	15–16.06.2016 окр. с. Григорьевка, база отдыха "Казачий Курень" на р. Курала (51°05'32.8" с.ш., 55°18'10.0" в.д.)	<i>M. daubentonii</i> (2♀♀ ad), <i>E. serotinus</i> (1♀ и 1♂ ad), <i>P. kuhlii</i> (1♀ ad)
43	10–11.08.2016 окр. с. Тамар-Уткуль, левый берег р. Илек (51°05'02.9" с.ш., 55°02'05.8" в.д.)	<i>N. noctula</i> (3♀♀ и 5♂♂ sad), <i>E. serotinus</i> (2♀♀ ad, 2♀♀ и 1♂ sad), <i>V. murinus</i> (2♂♂ ad)
44	15–16.05.1996 окр. с. Троицк	<i>M. davidii</i> (1♂ ad) (Давыгора и др., 1998)
	05.1996 и 04.07.1997 окр. с. Троицк, летник Шыбынды, (50°34' с.ш., 54°29' в.д.)	<i>E. serotinus</i> (7♂♂ ad) (Давыгора и др., 1998)
Беляевский р-н:		
45	окр. сел Гирьял и Алабайтал, Гирьяльская гряда	<i>V. murinus</i> (добывали) (Руди, 1996, 2000)
46	11.06.2002 окр. с. Донское, пойма р. Урал	<i>M. daubentonii</i> , <i>N. noctula</i> , <i>V. murinus</i> (акустические сигналы) (Ильин и др., 2002a)
	13–14.08.2015 там же (51°23'11.1" с.ш., 56°52'08.2" в.д.)	<i>M. daubentonii</i> (2♀♀ sad), <i>M. dasycneme</i> (1♀ и 1♂ sad), <i>M. brandtii</i> (1♀ sad), <i>N. noctula</i> (6♀♀ и 7♂♂ sad), <i>P. nathusii</i> (1♀ и 1♂ ad, 3♀♀ и 4♂♂ sad), <i>P. kuhlii</i> (1♂ sad), <i>V. murinus</i> (1♀ ad, 16♀♀ и 6♂♂ sad), <i>Pl. auritus</i> (1♀ и 1♂ ad), <i>E. nilssonii</i> (акустические сигналы) (Сниттько, Сниттько, 2017)

Таблица 1. Продолжение

№ точки, даты исследований	Место исследований	Результаты исследований, источники информации	
47	10.1994	окр. пос. Дубенский, пещера “Подарок” (51°27'22.6" с.ш., 56°35'51.7" в.д.)	В пещере добыт 1 экз. <i>M. daubentonii</i> (Руди, 1996)
	2010–2015 гг.	Там же	Отмечена зимовка <i>M. daubentonii</i> , <i>M. dasycneme</i> , <i>Pl. auritus</i> (Скрипальщикова, 2015)
	28.11.2013	Там же	На зимовке в пещере отмечены 3 экз. <i>E. nilssonii</i> (определен по фотографии А.М. Скрипальщиковой)
	27–28.06.2015	Там же, в окр. пещеры	<i>V. murinus</i> (1♀ ad) (Снитько, Снитько, 2017)
	09.09.2016	Там же, перед пещерой	<i>M. daubentonii</i> (1♀ и 2♂♂ ad), <i>M. dasycneme</i> (1♂ ad), <i>M. davidii</i> (2♂♂ ad), <i>E. nilssonii</i> (1♂ ad), <i>Pl. auritus</i> (3♀♀ и 10♂♂ ad)
48	12–13.07.2016	окр. с. Рождественка, турбаза “Прогресс” в пойме р. Урал (51°39'35.8" с.ш., 55°50'19.0" в.д.)	<i>M. daubentonii</i> (1♂ sad), <i>M. dasycneme</i> (22♀♀ и 3♂♂ ad, 27♀♀ и 11♂♂ sad), <i>M. brandtii</i> (4♀♀ и 1♂ sad), <i>N. noctula</i> (7♀♀ и 3♂♂ ad, 14♀♀ и 10♂♂ sad), <i>P. nathusii</i> (14♀♀ и 1♂ ad, 29♀♀ и 25♂♂ sad), <i>P. kuhlii</i> (1♂ ad), <i>V. murinus</i> (7♀♀ ad, 22♀♀ и 28♂♂ sad), <i>Pl. auritus</i> (1♂ ad)
49	29–30.05.2008	Заповедник “Оренбургский”, участок “Буртинская степь” (51°13'40" с.ш., 56°40'5.0" в.д.)	Выводковая колония <i>V. murinus</i> в строении кордона, отловлены 2♀♀ ad
50	08.2008	с. Жанаталап	Колония <i>V. murinus</i> под карнизом дома (Ленева, 2015)
Кувандыкский гор. округ:			
51	14–15.06.1995	окр. с. Чураево, р. Сакмара (51°38' с.ш., 57°31' в.д.)	<i>V. murinus</i> (1♂ ad), <i>M. daubentonii</i> (акустические сигналы) (Ильин и др., 2002, 2002a)
52	06.1986	Пещера в окр. с. Ибрагимово	<i>Pl. auritus</i> (одиночные особи) (Руди, 1996)
53	13.06.1995 и 16.06.1995	окр. с. Ибрагимово, р. Сакмара (51°32' с.ш., 57°26' в.д.)	<i>V. murinus</i> (4♀♀ ad), <i>M. daubentonii</i> , <i>M. brandtii</i> (акустические сигналы) (Ильин и др., 2002, 2002a)
	10–11.07.2015	там же (51°30'29.4" с.ш., 57°25'20.4" в.д.)	<i>M. daubentonii</i> (1♀ ad), <i>M. dasycneme</i> (1♀ ad), <i>N. noctula</i> (8♀♀ ad, 4♀♀ и 9♂♂ sad), <i>P. nathusii</i> (1♀ ad, 3♀♀ и 4♂♂ sad), <i>E. nilssonii</i> (1♀ ad), <i>V. murinus</i> (4♀♀ ad, 1♀ и 2♂♂ sad), <i>Pl. auritus</i> (акустические сигналы) (Снитько, Снитько, 2017)
54	12–13.06.2002	окр. пос. Ровный, р. Киялы-Буртя	Одиночно летающая особь <i>P. nathusii</i> (Ильин и др., 2002a)
55	2010–2015 гг.	окр. пос. Луговской, пещера “Конфетка” (51°11'6.27" с.ш., 56°57'0.04" в.д.)	На зимовке в пещере отмечены <i>M. daubentonii</i> , <i>M. dasycneme</i> , <i>Pl. auritus</i> (Скрипальщикова, 2015)
56	06.1986	окр. д. Рамазаново, бассейн р. Сакмара	<i>Pl. auritus</i> (добывали) (Руди, 2000)
	29–30.06.2015	окр. д. Рамазаново, р. Сакмара, окр. базы отдыха “Сакмара” (51°32'17.6" с.ш., 57°25'55.3" в.д.)	<i>M. daubentonii</i> (4♀♀ ad), <i>M. brandtii</i> (2♀♀ ad), <i>N. noctula</i> (9♀♀ и 2♂♂ ad), <i>P. nathusii</i> (5♀♀ ad, 1♀ sad), <i>E. nilssonii</i> (5♀♀ и 1♂ ad), <i>V. murinus</i> (24♀♀ и 5♂♂ ad), <i>Pl. auritus</i> (2♀♀ ad), <i>M. dasycneme</i> (акустические сигналы) (Снитько, Снитько, 2017)

Таблица 1. Продолжение

№ точки, даты исследований	Место исследований	Результаты исследований, источники информации
57	10–11.08.2015 г. Кувандык, пойма р. Сакмара (51°29'15.9" с.ш., 57°20'12.1" в.д.)	<i>M. daubentonii</i> (2♀♀ ad, 1♀ и 2♂♂ sad), <i>M. dasycneme</i> (1♂ ad), <i>M. brandtii</i> (1♂ ad, 1♀ sad), <i>M. mystacinus</i> (1♀ ad, 2♀♀ sad), <i>M. davidii</i> (1♀ ad), <i>N. noctula</i> (3♂♂ sad), <i>P. nathusii</i> (7♀♀ и 1♂ ad, 4♀♀ и 2♂♂ sad), <i>P. kuhlii</i> (1♀ ad, 1♀ sad), <i>V. murinus</i> (1♀ sad), <i>Pl. auritus</i> (1♀ и 1♂ ad), <i>E. nilssonii</i> (акустические сигналы) (Сниттько, Сниттько, 2017)
58	28–29.07.2016 окр. д. Акчура и д. Малое Чураево, турбаза “Горный дуб”, пойменный лес на р. Сакмара (51°40'18.6" с.ш., 57°27'37.2" в.д.)	<i>M. daubentonii</i> (2♀♀ и 2♂♂ sad), <i>M. dasycneme</i> (1♂ ad), <i>M. brandtii</i> (1♀ и 1♂ ad, 9♀♀ и 8♂♂ sad), <i>N. leisleri</i> (1♂ sad), <i>N. noctula</i> (1♂ sad), <i>P. nathusii</i> (5♂♂ sad), <i>V. murinus</i> (4♀♀ ad, 31♀♀ и 20♂♂ sad), <i>Pl. auritus</i> (1♀ и 2♂♂ sad)
59	11–12.08.2016 там же, берег р. Сакмара рядом с мостом (51°40'17.3" с.ш., 57°27'48.3" в.д.)	<i>M. daubentonii</i> (1♀ и 1♂ sad), <i>M. brandtii</i> (1♀ sad), <i>M. mystacinus</i> (1♀ sad), <i>M. nattereri</i> (1♀ ad, 1♂ sad), <i>N. noctula</i> (1♂ sad), <i>P. nathusii</i> (1♀ ad, 1♀ sad), <i>V. murinus</i> (13♀♀ и 1♂ sad), <i>Pl. auritus</i> (1♀ ad, 1♀ и 1♂ sad), <i>M. dasycneme</i> (акустические сигналы)
Гайский гор. округ:		
60	28.06.1997 окр. с. Колпакское, правый берег р. Урал (51°28' с.ш., 58°44' в.д.)	<i>M. daubentonii</i> (1♂ ad), <i>P. nathusii</i> (3♀♀ ad, 1♀ и 1♂ sad), <i>V. murinus</i> (1♀ sad) (Ильин и др., 2002, 2002a)
61	02.07.1997 окр. с. Губерля, берег старицы р. Губерля (51°08' с.ш., 57°58' в.д.)	<i>P. nathusii</i> (1♀ sad), <i>V. murinus</i> (1♀ ad) (Ильин и др., 2002, 2002a)
62	09–10.07.2015 окр. пос. Ириклинский, берег Ириклинского водохранилища (51°41'33.1" с.ш., 58°40'39.4" в.д.)	<i>M. daubentonii</i> (2♀♀ ad), <i>M. dasycneme</i> (1♀ ad), <i>M. brandtii</i> (2♀♀ ad), <i>N. noctula</i> (3♀♀ ad, 1♀ sad), <i>P. nathusii</i> (1♀ ad, 1♀ и 2♂♂ sad), <i>E. nilssonii</i> (1♀ и 1♂ ad), <i>V. murinus</i> (1♀ sad) (Сниттько, Сниттько, 2017)
63	11–12.07.2016 с. Казачья Губерля, пойма р. Губерля (51°08'05.1" с.ш., 57°57'24.7" в.д.)	<i>M. daubentonii</i> (3♂♂ ad, 1♀ и 1♂ sad), <i>M. dasycneme</i> (2♀♀ и 2♂♂ sad), <i>N. noctula</i> (1♂ ad, 6♂♂ sad), <i>P. nathusii</i> (1♀ ad, 2♀♀ и 1♂ sad), <i>V. murinus</i> (5♀♀ и 1♂ ad, 12♀♀ и 13♂♂ sad)
64	26.07–27.07.2016 окр. с. Скалистое и с. Колпакское, правый берег р. Урал, вблизи лагеря отдыха “Солнечные горки” (51°30'24.0" с.ш., 58°41'32.1" в.д.)	<i>M. daubentonii</i> (3♀♀ и 3♂♂ sad), <i>M. dasycneme</i> (2♀♀ и 1♂ ad), <i>M. davidii</i> (3♀♀ sad), <i>N. noctula</i> (1♀ и 1♂ sad), <i>P. nathusii</i> (6♀♀ ad, 42♀♀ и 16♂♂ sad), <i>V. murinus</i> (3♀♀ ad, 42♀♀ и 21♂♂ sad)
Орский гор. округ:		
65	лето 1926 г. Орск	<i>M. dasycneme</i> (26 экз.) (Огнев, 1928)
	Там же	По сведениям П.М. Бутовского и Р.Т. Шаймарданова обнаружена крупная летняя колония <i>M. dasycneme</i> (Млекопитающие Казахстана, 1985)
Новотроицкий гор. округ:		
66	11–12.08.2015 окр. с. Хабарное, база отдыха “Уралочка” в пойме р. Урал, (51°03'48.3" с.ш., 58°09'49.2" в.д.)	<i>M. daubentonii</i> (2♀♀ и 1♂ ad, 26♀♀ и 16♂♂ sad), <i>M. dasycneme</i> (1♂ sad), <i>M. davidii</i> (1♂ ad), <i>N. noctula</i> (1♀ и 1♂ sad), <i>P. nathusii</i> (4♀♀ ad, 5♀♀ и 4♂♂ sad), <i>E. nilssonii</i> (1♂ ad), <i>E. serotinus</i> (1♂ sad), <i>V. murinus</i> (7♀♀ и 7♂♂ sad), <i>M. brandtii</i> , <i>Pl. auritus</i> (акустические сигналы) (Сниттько, Сниттько, 2017)
67	10–11.07.2016 с. Хабарное, пойма р. Урал (51°08'27.4" с.ш., 58°14'18.3" в.д.)	<i>M. daubentonii</i> (1♂ ad), <i>M. dasycneme</i> (1♀ ad, 4♀♀ sad), <i>N. noctula</i> (1♂ ad), <i>P. nathusii</i> (1♀ sad), <i>V. murinus</i> (7♀♀ ad, 19♀♀ и 21♂♂ sad)

Таблица 1. Окончание

№ точки, даты исследований	Место исследований	Результаты исследований, источники информации	
Кваркенский р-н:			
68	17.06.2002	окр. с. Болотовск	Выводковая колония <i>V. murinus</i> из 43 особей (Ильин и др., 2002a)
69	30.06–01.07.2015	окр. с. Уртазым, берег Ириклинского водохранилища (52°11'56.8" с.ш., 58°50'35.2" в.д.)	<i>M. daubentonii</i> (1♀ ad), <i>M. dasycneme</i> (2♀♀ и 1♂ ad), <i>M. brandtii</i> (1♀ ad), <i>N. noctula</i> (2♀♀ ad), <i>P. nathusii</i> (3♀♀ ad), <i>E. nilssonii</i> (1♀ и 1♂ ad), <i>V. murinus</i> (8♀♀ и 1♂ ad) (Снитько, Снитько, 2017)
70	20–21.07.2016	окр. с. Чапаевка, берег Ириклинского водохранилища (52°02'49.6" с.ш., 58°48'55.8" в.д.)	<i>M. davidii</i> (2♀♀ и 1♂ ad, 3♀♀ и 1♂ sad), <i>V. murinus</i> (5♀♀ и 2♂♂ sad), <i>M. daubentonii</i> , <i>M. dasycneme</i> (акустические сигналы)
71	21.07.2016	окр. с. Бриент	На обочине дороги найдена тушка <i>M. dasycneme</i>
Новоорский р-н:			
72		окр. пос. Энергетик, берег Ириклинского водохранилища	<i>V. murinus</i> (добывали) (Руди, 1996, 2000)
73	27.06.1997	окр. пос. Ударник, пойменный лес на берегу р. Большой Кумак (51°20' с.ш., 58°48' в.д.)	<i>P. nathusii</i> (1♀ ad, 1♀ sad), <i>V. murinus</i> (3♀♀ ad) (Ильин и др., 2002, 2002a)
74	26.06.1997 и 15.06.2002	окр. пос. Новоорск, р. Большой Кумак, старовозрастный пойменный лес (51°22' с.ш., 58°55' в.д.)	<i>P. nathusii</i> (2♀♀ ad, 2♀♀ sad), <i>V. murinus</i> (1♀ sad) (Ильин и др., 2002, 2002a)
75	30.06.1997	с. Караганка (51°22' с.ш., 59°23' в.д.)	Колония <i>V. murinus</i> (5♀♀ ad) под железной крышей школы (Ильин и др., 2002, 2002a)
Домбаровский р-н:			
76	14.06.2002	окр. с. Ашибутак, пойма р. Камсак	<i>V. murinus</i> (акустические сигналы) (Ильин и др., 2002a)
77	12–13.08.2015	окр. пос. Домбаровский, пойма р. Ушкота (50°43'44.3" с.ш., 59°35'26.5" в.д.)	<i>N. noctula</i> (4♀♀ и 6♂♂ sad), <i>V. murinus</i> (12♀♀ и 15♂♂ sad), <i>M. daubentonii</i> , <i>M. dasycneme</i> , <i>M. brandtii</i> , <i>P. nathusii</i> (акустические сигналы) (Снитько, Снитько, 2017)
78	27–28.07.2016	окр. пос. Голубой Факел, р. Домбаровка у впадения в р. Камсак	<i>V. murinus</i> (2♀♀ ad, 8♀♀ и 2♂♂ sad), <i>P. nathusii</i> (акустические сигналы)
Адамовский р-н:			
79		окр. пос. Комсомольский	<i>V. murinus</i> (добывали) (Руди, 1996, 2000)
80	21–22.07.2016	окр. с. Кусем, Ириклинское водохранилище (51°51'06.2" с.ш., 59°15'51.9" в.д.)	<i>M. davidii</i> (1♀ sad), <i>V. murinus</i> (7♀♀ ad, 30♀♀ и 23♂♂ sad), <i>M. daubentonii</i> , <i>M. dasycneme</i> (акустические сигналы)
Ясенский р-н:			
81	01.07.1997	окр. пос. Утес, пойма р. Кумак (51°12' с.ш., 59°49' в.д.)	<i>V. murinus</i> (1♀ ad) (Ильин и др., 2002, 2002a)
Светлинский р-н:			
82		окр. пос. Светлый, заповедник "Оренбургский", участок "Ащисайская степь"	Колонии <i>V. murinus</i> в расщелинах кварцитовых скал (Чибилев и др., 1993)
	18.06.1997	Там же	<i>E. serotinus</i> (колония в 150 особей) (Руди, 2000)
	06.2015	Там же, в кордоне	<i>V. murinus</i> (колония 30 самок) (Ленева, 2015)

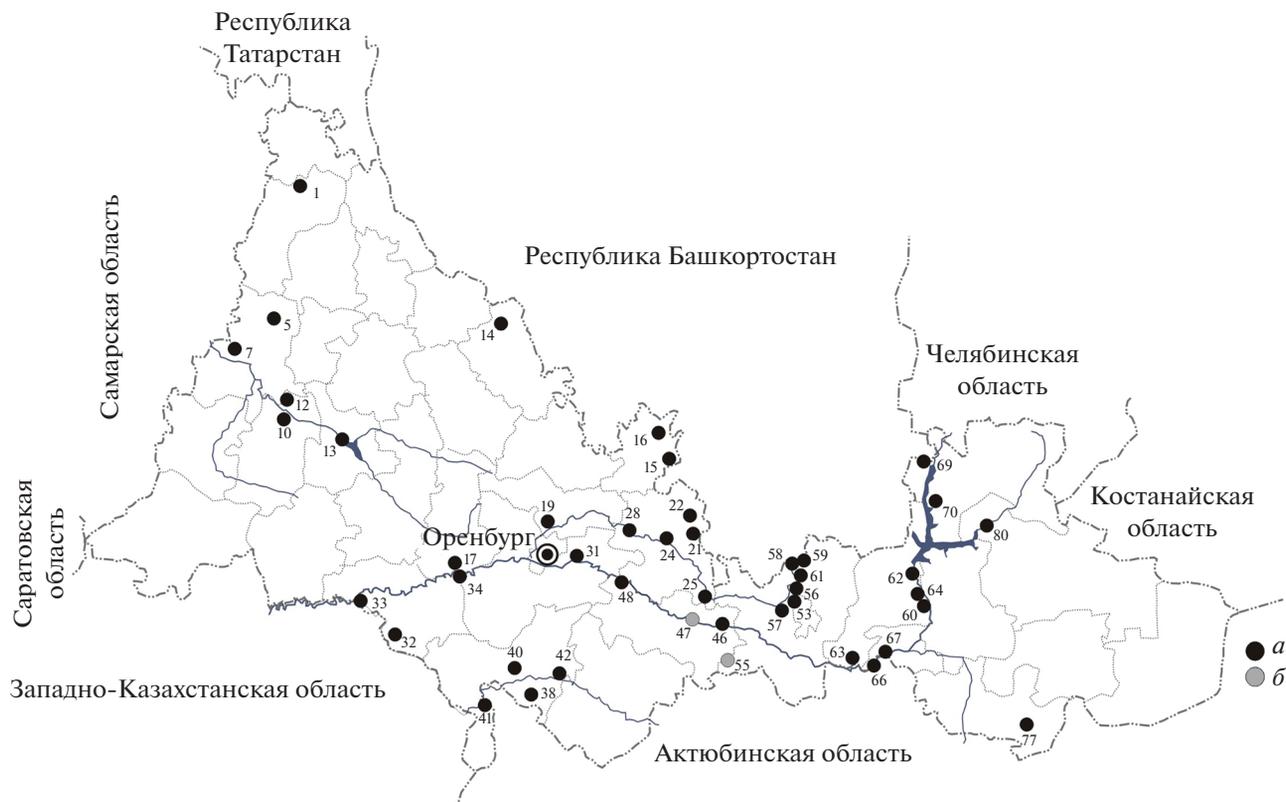


Рис. 2. Места находок ночницы водяной в Оренбургской обл. (а – в летний период, б – на зимовке). Нумерация точек соответствует нумерации точек в табл. 1.

го использует синантропные, расположенные вблизи водоемов. Зимует в пещерах и подземельях техногенного происхождения. Зимовки известны в Беляевском и Кувандыкском районах в пещерах “Подарок” и “Конфетка” (Скрипальщикова, 2015; данные авторов). На сопредельных территориях Южного Урала (Снитько, Снитько, 2015, 2017а) и Поволжья (Стрелков, Ильин, 1990; Ильин и др., 2002) широко распространенный и многочисленный вид. Обитает на северо-западе Казахстана и в среднем течении р. Урал (Млекопитающие Казахстана, 1985). Охраняется. Внесен в Красные книги Оренбургской (2019) и Саратовской (2021) областей, Республик Башкортостан (2014) и Татарстан (2016).

Ночница Брандта (*Myotis brandtii* (Eversmann 1845)). Вид описан Эверсманном (Eversmann, 1845) по экземплярам, добытым 29.06.1842 г. и в июле 1842 г. в с. Спасское (нынешний Саракташский р-н Оренбургской обл.) на р. Большой Ик (Каталог типовых ..., 1981). Встречался на границе Оренбургской и Уфимской губерний (Кашенко, 1905; Огнев, 1928). В настоящее время отмечен в 13 административных районах Оренбургской обл., где обитает в лесостепной и степной зонах. Известно 23 места находок, из которых два – по информации из литературных источни-

ков, 20 – собственные находки и одно место – по литературным и собственным данным (рис. 4). В Оренбургской обл. это широко распространенный (обычный) и немногочисленный вид. По относительному обилию вид на седьмом месте, а по встречаемости на шестом. На территории области обнаружены все возрастно-половые группы *M. brandtii*. Летние дневные убежища устраивает в дуплах деревьев, иногда в постройках человека. Зимует в пещерах и подземельях техногенного происхождения. Ближайшие известные места зимовки расположены в пещерах Башкортостана (Снитько, Снитько, 2015, 2019). На сопредельных территориях Южного Урала (Снитько, Снитько, 2015, 2017а) и Поволжья (Стрелков, Ильин, 1990; Ильин и др., 2002) это широко распространенный и многочисленный вид. Обитает на северо-западе Казахстана и в среднем течении р. Урал (Млекопитающие Казахстана, 1985). Охраняется. Внесен в Красные книги Челябинской обл. (2017) и Республики Татарстан (2016).

Ночница усатая (*Myotis mystacinus* (Kuhl 1817)). По сведениям, не подтвержденным отловами (на основании ультразвуковых сигналов), вид отмечали в июне 1995 г. в Переволоцком и Саракташском районах (Ильин и др., 2002, 2002а). Впервые на территории Оренбургской обл. при-

Таблица 2. Видовой состав, относительное обилие и встречаемость рукокрылых в Оренбургской обл.

Вид	Литературные данные	Находки авторов	Относительное обилие		Встречаемость	
			<i>n</i>	%	<i>n</i>	%
<i>Myotis daubentonii</i>	+	+	171	5.7	44	13.8
<i>Myotis dasycneme</i>	+	+	254	8.5	36	11.3
<i>Myotis brandtii</i>	+	+	62	2.1	23	7.2
<i>Myotis mystacinus</i>	–	+	5	0.2	5	1.6
<i>Myotis davidii</i>	+	+	16	0.5	7	2.2
<i>Myotis nattereri</i>	+	+	2	0.1	4	1.2
<i>Nyctalus leisleri</i>	+	+	34	1.1	7	2.2
<i>Nyctalus noctula</i>	+	+	485	16.2	31	9.7
<i>Nyctalus lasiopterus</i>	+	–	2	0.1	2	0.6
<i>Pipistrellus pygmaeus</i>	+	+	5	0.2	6	1.9
<i>Pipistrellus nathusii</i>	+	+	713	23.9	42	13.2
<i>Pipistrellus kuhlii</i>	+	+	34	1.1	9	2.8
<i>Eptesicus nilssonii</i>	+	+	30	1.0	16	5.0
<i>Eptesicus serotinus</i>	+	+	216	7.2	6	1.9
<i>Vespertilio murinus</i>	+	+	913	30.6	60	18.8
<i>Plecotus auritus</i>	+	+	43	1.5	21	6.6
Всего	15	15	2985	100	319	100

Таблица 3. Возрастно-половой состав рукокрылых Оренбургской обл. (по результатам собственных отловов)

Вид	Пол, возраст				Всего, особи
	ad		sad		
	самки	самцы	самки	самцы	
<i>Myotis daubentonii</i>	39	30	53	35	157
<i>Myotis dasycneme</i>	89	34	58	45	226
<i>Myotis brandtii</i>	13	5	24	17	59
<i>Myotis mystacinus</i>	1	–	4	–	5
<i>Myotis davidii</i>	3	4	7	1	15
<i>Myotis nattereri</i>	1	–	–	1	2
<i>Nyctalus leisleri</i>	12	–	11	9	32
<i>Nyctalus noctula</i>	160	35	109	136	440
<i>Pipistrellus pygmaeus</i>	3	–	1	–	4
<i>Pipistrellus nathusii</i>	132	12	268	204	616
<i>Pipistrellus kuhlii</i>	14	9	3	7	33
<i>Eptesicus nilssonii</i>	14	5	3	2	24
<i>Eptesicus serotinus</i>	33	7	10	9	59
<i>Vespertilio murinus</i>	131	14	336	260	741
<i>Plecotus auritus</i>	15	19	2	4	40
Итого					2453

существование *M. mystacinus* достоверно установлено в августе 2015 г. в пойме р. Сакмара в Кувандыкском гор. округе (Снитько, Снитько, 2017). В на-

стоящее время найден в лесостепной зоне в двух административных районах Оренбургской обл. Известно пять мест находок вида, из которых два –

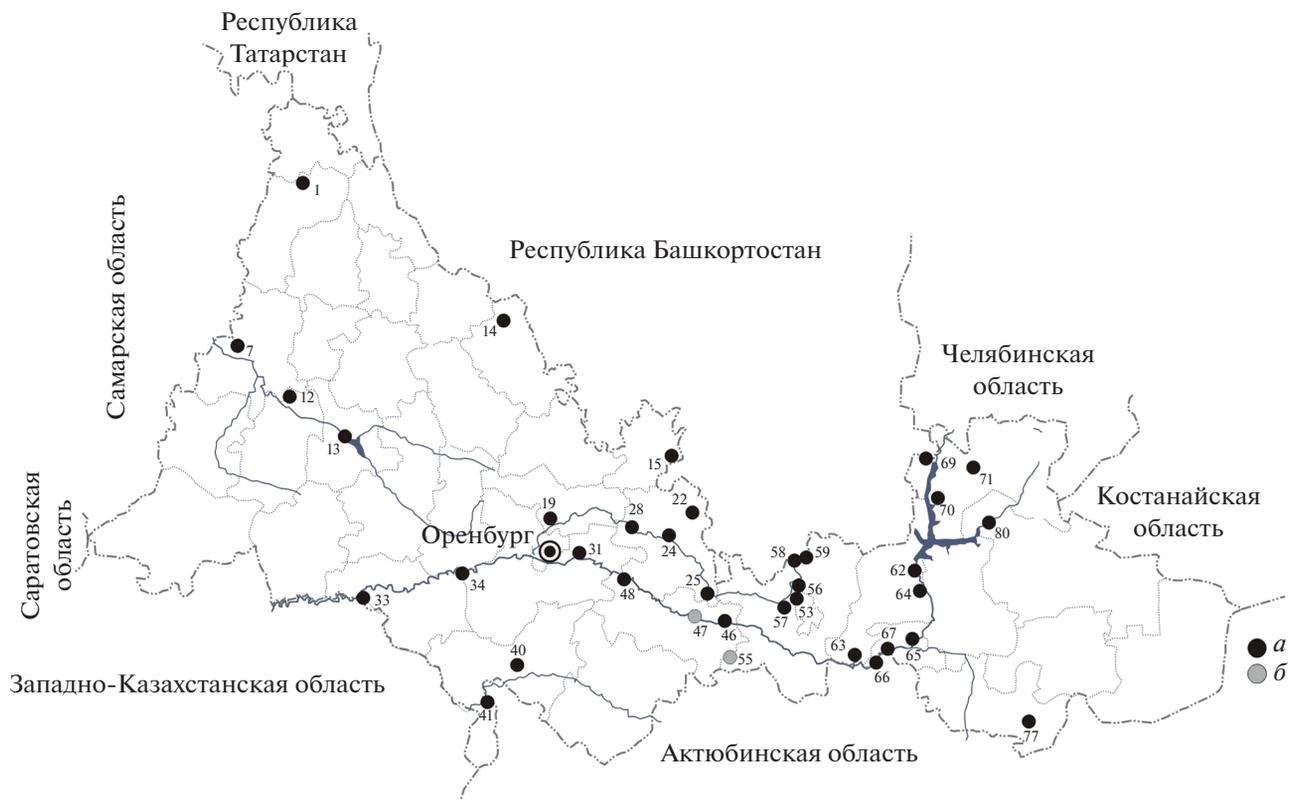


Рис. 3. Места находок ночницы прудовой (а – в летний период, б – на зимовке) в Оренбургской обл. Нумерация точек соответствует нумерации точек в табл. 1.

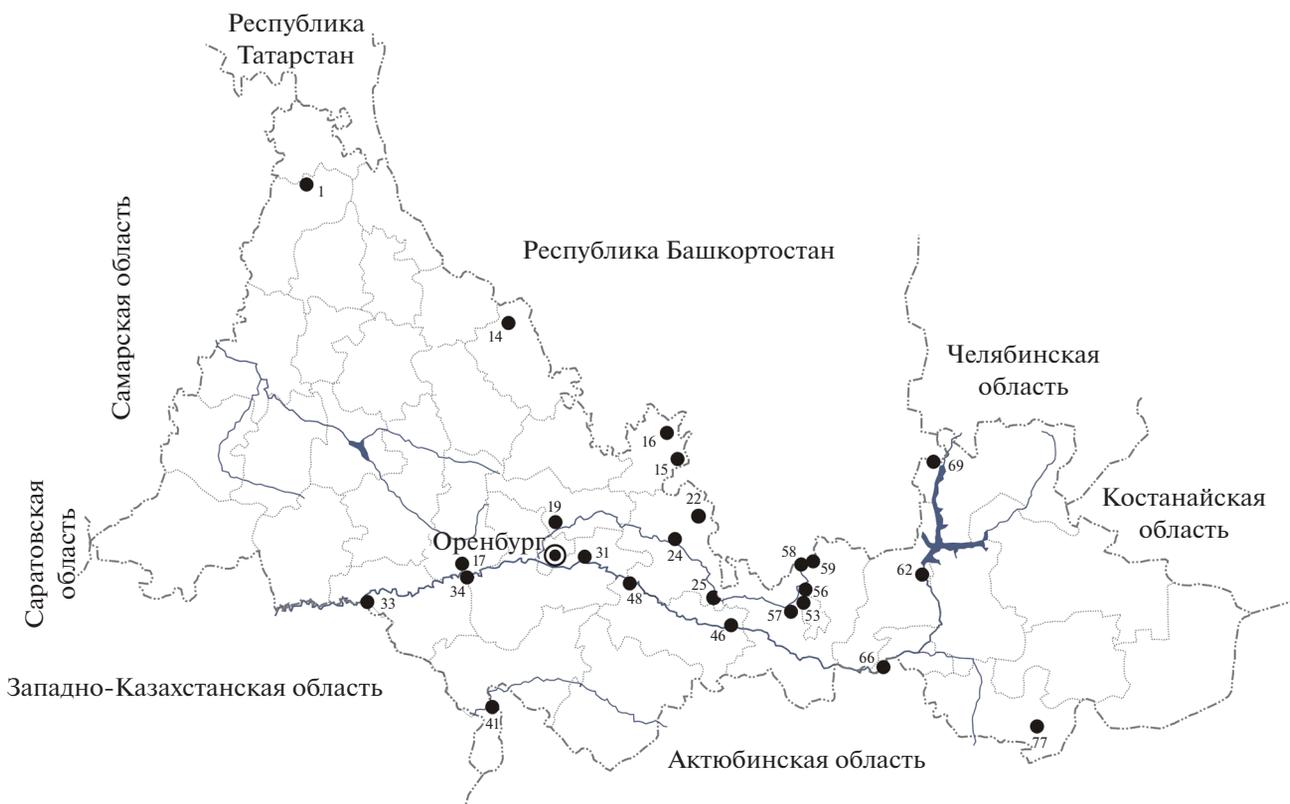


Рис. 4. Места находок ночницы Брандта в Оренбургской обл. Нумерация точек соответствует нумерации точек в табл. 1.

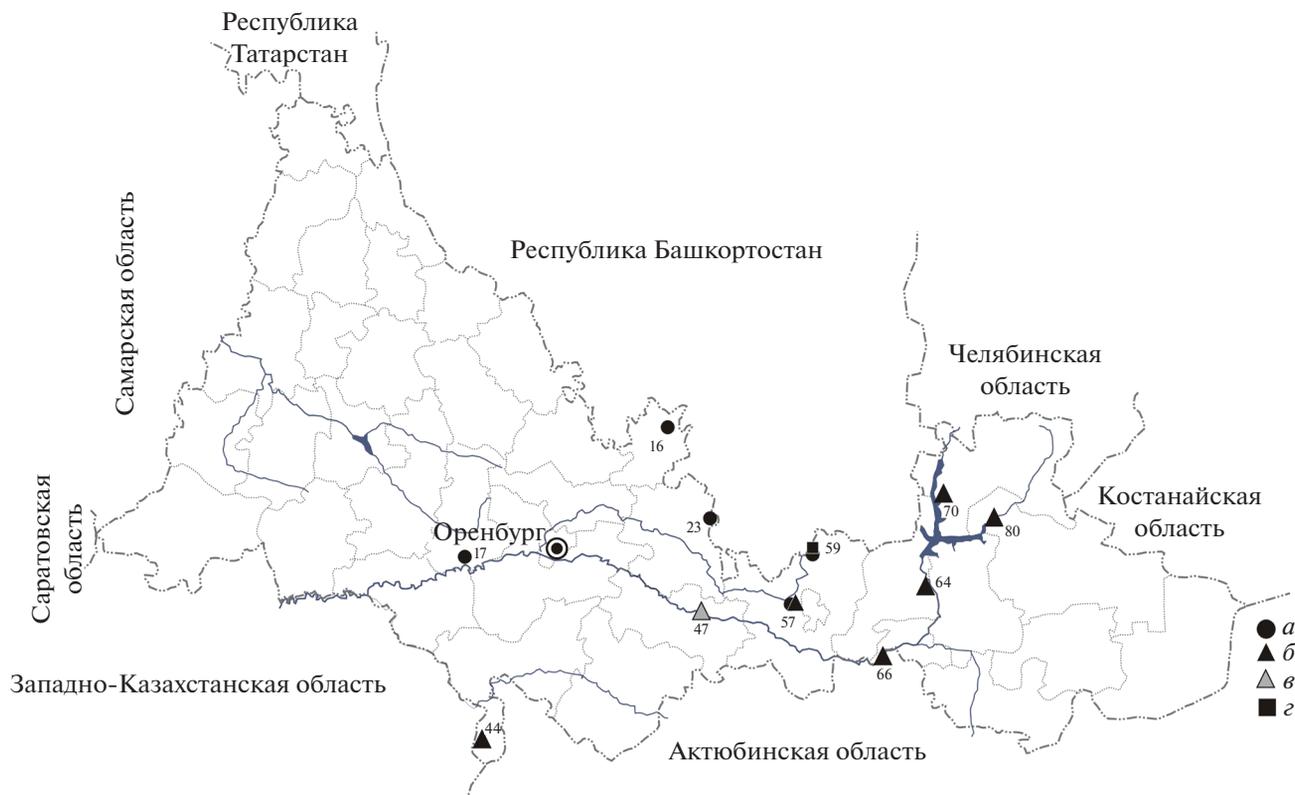


Рис. 5. Места находок ночницы усатой (а), ночницы степной (б – в летний период, в – в местах зимовки) и ночницы Наттерера (z) в Оренбургской обл. Нумерация точек соответствует нумерации точек в табл. 1.

на основании литературных данных (нуждаются в подтверждении) и три – собственные находки (рис. 5). Очень редкий вид, распространен локально. По относительному обилию вместе с *P. rugtaeus* делит 12-е место, а по встречаемости – на 12-м месте. На территории области обнаружены только самки (взрослые и сеголетки). Дневные убежища устраивает в дуплах деревьев, иногда в постройках человека. Зимует в пещерах и подземельях техногенного происхождения. Ближайшие известные места зимовки расположены в пещерах Башкортостана (Снитько, Снитько, 2015, 2019). На сопредельных территориях Южного Урала это широко распространенный в лесной и лесостепной зонах и местами многочисленный вид (Снитько, Снитько, 2015, 2017а). В Поволжье обычен в Самарской Луке (Смирнов и др., 2004). Внесен в Красные книги Челябинской обл. (2017), Республик Башкортостан (2014) и Татарстан (2016).

Ночница степная (*Myotis davidii* (Peters 1869)) впервые в Оренбургской обл. была обнаружена в 1996 г. в Соль-Илецком гор. округе (Давыгора и др., 1998). Отловленный единственный экземпляр был изначально определен как *M. mystacinus*, но впоследствии переопределен Д.Г. Смирновым (Курмаева и др., 2005). В настоящее время *M. da-*

vidii отмечен в семи административных районах Оренбургской обл., где встречается в степной зоне, а по поймам рек заходит и в лесостепную зону. Известно семь мест находок, из которых одно – по литературным данным и шесть – собственные находки (рис. 5). Вид связан с открытыми местобитаниями, включая антропогенные. В большинстве мест (за исключением находки в г. Кувандык) обнаружен вблизи выходов горных пород или у обрывов вблизи водотоков (Снитько, Снитько, 2018). Редкий, локально распространенный вид. По относительному обилию занимает 11-е место, а по встречаемости – делит 10-е место с *N. leisleri*. На территории области обнаружены все возрастно-половые группы. Летние убежища – скальные трещины и щелевидные укрытия в постройках. Зимует в пещерах и подземельях техногенного происхождения. Зимовки *M. davidii* обнаружены в Беляевском р-не в пещере “Подарок” (Снитько, Снитько, 2018). На сопредельной территории Южного Урала известны только две точки обнаружения: в июне 2003 г. на р. Урал в Кизильском р-не Челябинской обл. (три взрослые самки) (Снитько, Снитько, 2018) и в августе 2014 г. в Абзелиловском р-не Башкортостана (Zhigalin, 2019). В Поволжье вид встречается от дельты Волги до Саратовской обл. (Смирнов

и др., 2004), обычен в северо-западном Казахстане (Кожурина, 2009).

Ночница Наттерера (*Myotis nattereri* (Kuhl 1817)). Согласно литературным данным, вид обнаружен в предгорьях Южного Урала, на реках Сакмара и Ик (Эверсманн, 1850) и в окрестностях г. Оренбурга (Зарудный, 1897). Более ста лет присутствие вида в Оренбургской обл. подтвердить не удалось. В 2016 г. одно местообитание обнаружено нами в Кувандыкском гор. округе (рис. 5). В Оренбургской обл. это очень редкий, локально распространенный вид. По относительному обилию на последнем 13-м месте с *N. lasiopterus*, а по встречаемости на предпоследнем месте. Летние убежища в дуплах деревьев. Ближайшие известные места зимовки расположены в пещерах Башкортостана (Снитко, 2011; Снитко, Снитко, 2015, 2019). На Южном Урале *M. nattereri* следует считать широко распространенным и местами многочисленным в лесной зоне видом (Снитко, 2011). В Поволжье это редкий вид, распространение которого ограничено лесостепной зоной (Стрелков, Ильин, 1990). Внесен в Красные книги Самарской (2019) и Челябинской областей (2017), Республик Башкортостан (2014) и Татарстан (2016).

Вечерница малая (*Nyctalus leisleri* (Kuhl 1817)) найдена Эверсманном (1850) в Оренбургской губернии в междуречье Волги и Урала. По современным данным, *N. leisleri* встречается в Бузулукском бору и на участках пойменных лесов в лесостепной и степной зонах в шести административных районах. Известно семь мест находок вида, из которых два места — по литературным сведениям, четыре — собственные находки и одно — по литературным и собственным данным (рис. 6). В Оренбургской обл. редкий вид, распространен локально. По относительному обилию делит девятое место вместе с *P. kuhlii*, а по встречаемости вместе с *M. davidii* на 10-м месте. На территории области выявлены только взрослые самки и сеголетки. Летние убежища устраивает в деревьях. Зимует за пределами Оренбургской обл., направление миграций и места зимовки не установлены. Согласно литературным данным (Hutterer et al., 2005), в Европе на большей части ареала вечерница малая совершает регулярные сезонные перемещения между летними и зимними местообитаниями. Преобладающее направление миграций — с северо-востока на юго-запад. По данным кольцевания в Европе, дальность односторонних перелетов варьирует в диапазоне от 405 до 1567 км. На северо-западе и юго-востоке Европы может вести оседлый образ жизни (Hutterer et al., 2005).

На сопредельных территориях Южного Урала *N. leisleri* редкий вид, имеющий ограниченное распространение в лесной зоне на западном макросклоне Уральского хребта (Снитко, Снитко,

2015, 2022 в печати). В Поволжье (Стрелков, Ильин, 1990; Красная книга Самарской обл., 2019) и Северо-Западном Казахстане (Млекопитающие Казахстана, 1985; Ильин и др., 2002а) малая вечерница также редкий вид, известный по очень ограниченному числу находок. Внесена в Красные книги Оренбургской (2019), Самарской (2019) областей и Республики Башкортостан (2014).

Вечерница рыжая (*Nyctalus noctula* (Schreber 1774)), по данным Эверсманна (1850) водилась в Оренбургской губернии, а Зарудный (1897) считал вид обыкновенным под Оренбургом. В настоящее время в Оренбургской обл. встречается в Бузулукском бору и на участках пойменных лесов в лесостепной и степной зонах в 16 административных районах. Известно 31 место находок вида, из которых два места — по литературным данным, 26 — собственные находки и три места — по литературным и собственным данным (рис. 7). В Оренбургской обл. это широко распространенный и многочисленный вид. По относительному обилию — на третьем месте после *V. murinus* и *P. nathusii*, а по встречаемости — на пятом месте после *V. murinus*, *M. daubentonii*, *P. nathusii* и *M. dasycneme*. На территории области обнаружены все возрастно-половые группы, причем среди взрослых животных преобладали самки в соотношении 1 : 4.6. Дневные убежища устраивает в дуплах деревьев, иногда селится в постройках человека. Зимует за пределами Оренбургской обл., направление миграций и места зимовки не установлены. Ближайшие места зимовки *N. noctula* известны на юге и востоке Казахстана (Млекопитающие Казахстана, 1985) и на Кавказе (Стрелков, 2002). Согласно литературным данным (Hutterer et al., 2005), на территории Европы *N. noctula* преимущественно мигрирующий вид. Вечерницы покидают летние местообитания после сезона размножения и мигрируют в юго-западном и юго-восточном направлениях для спячки в климатически благоприятные районы. Рекордная дальность миграционных перелетов в Европе 1546 км, но в большинстве известных случаев дальность перемещений менее 1000 км. Некоторые популяции *N. noctula* могут вести себя малоподвижно и держаться рядом со своими летними убежищами весь год.

На сопредельной территории Южного Урала вид широко распространен на западном макросклоне Уральского хребта и локально — на восточном (Снитко, Снитко, 2015, 2017а). В лесостепной зоне Поволжья это один из самых многочисленных и широко распространенных видов (Стрелков, Ильин, 1990; Ильин и др., 2002). Обычный вид на северо-западе Казахстана и в среднем течении р. Урал (Млекопитающие Казахстана, 1985).

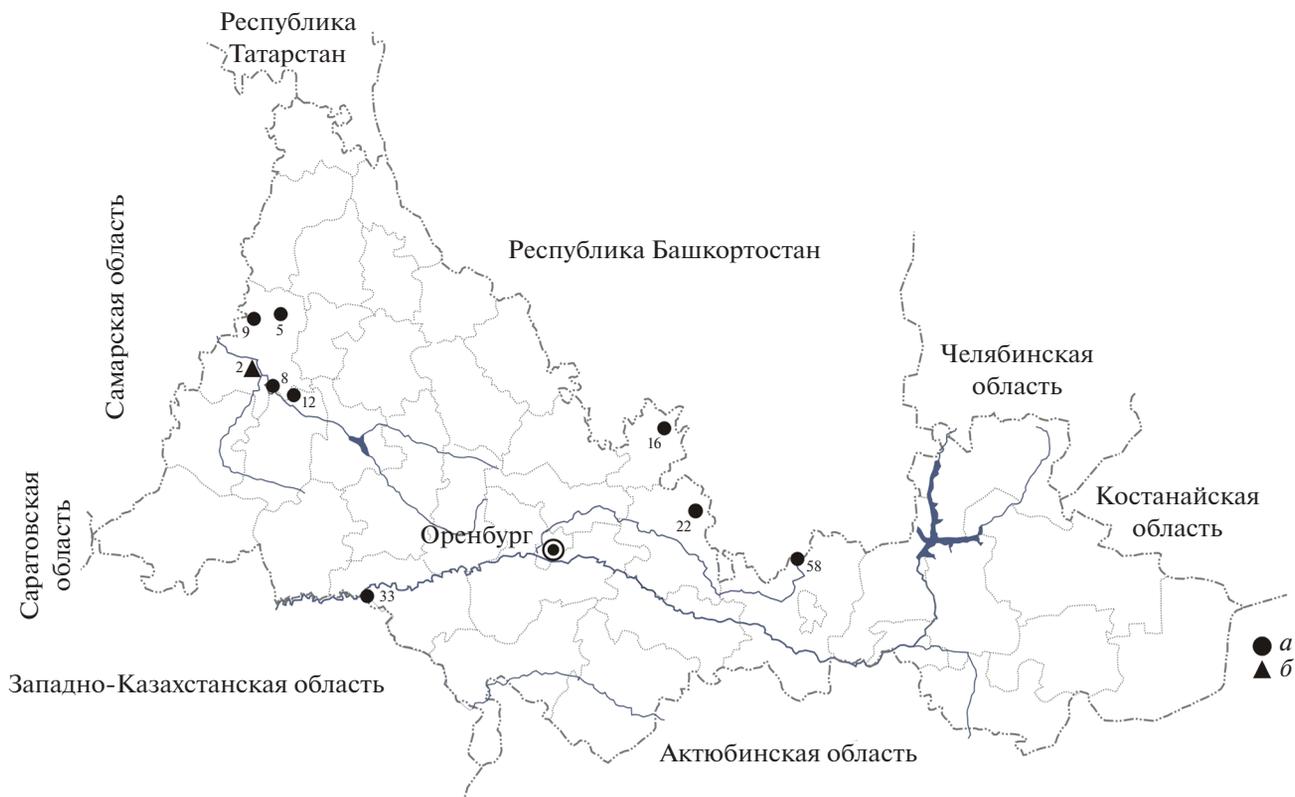


Рис. 6. Места находок вечерницы малой (а) и вечерницы гигантской (б) в Оренбургской обл. Нумерация точек соответствует нумерации точек в табл. 1.

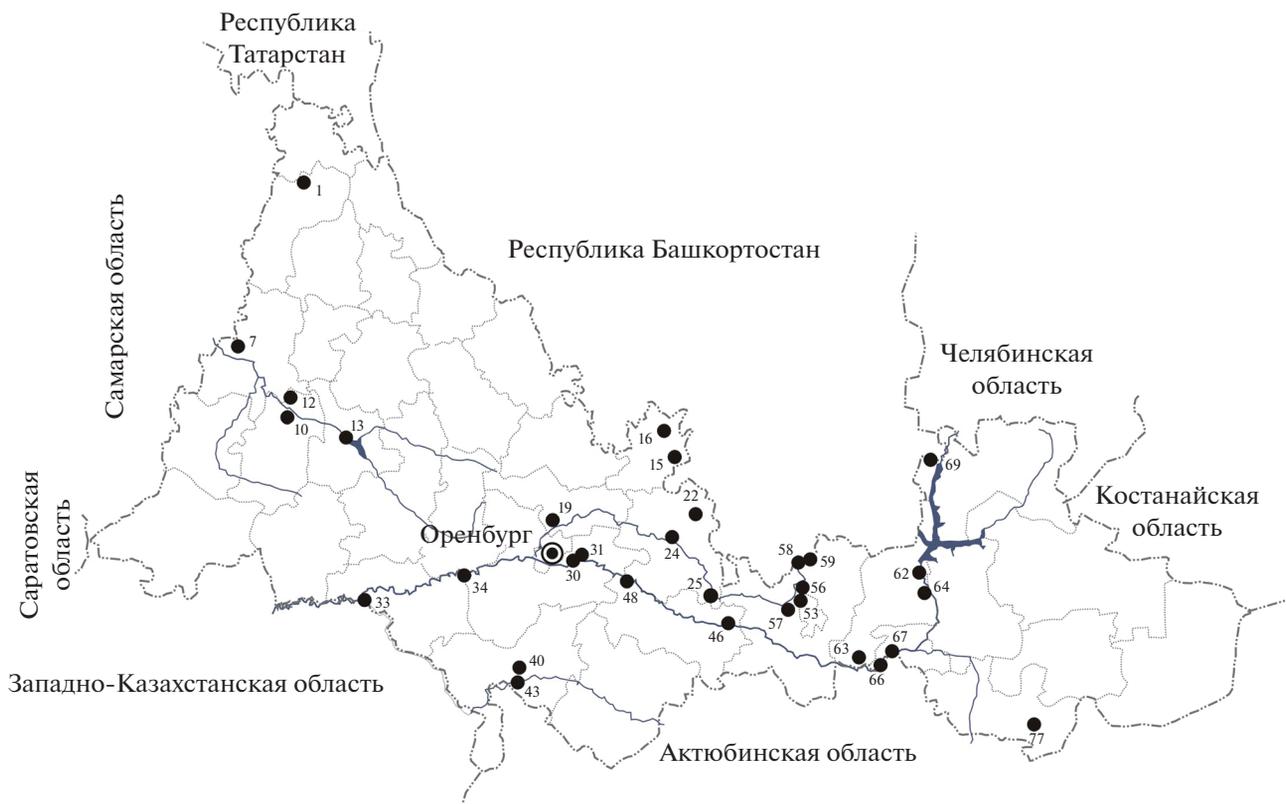


Рис. 7. Места находок вечерницы рыжей в Оренбургской обл. Нумерация точек соответствует нумерации точек в табл. 1.

Вечерница гигантская (*Nyctalus lasiopterus* (Schreber 1780)). Первые сведения об обитании вида в Оренбургской обл. получены в июне 1903 г. В.Н. Бостанжогло и 27.07.1950 г. С.А. Крассовой. В Бузулукском бору были добыты 2 экз. (Огнев, 1928; Кузякин, 1980) (рис. 6). Современное состояние вида в области неизвестно. В Оренбургской обл. *N. lasiopterus* очень редкий вид, распространен локально. Местообитания связаны с широколиственными, дубовыми и дубово-грабовыми лесами. По относительному обилию и встречаемости вид вместе с *M. nattereri* на последнем месте. Летние убежища размещаются в дуплах деревьев. Зимует за пределами Оренбургской обл. Направление и дальность сезонных перемещений к местам зимовки не установлены. Вид считается мигрирующим (Strelkov, 1969), но данных, подтверждающих эту точку зрения, пока нет (Hutterer et al., 2005). Ближайшие известные места спаривания и зимовки *N. lasiopterus* находятся за пределами России в Греции и северной Италии (Estók, 2011). В России очень редкий вид (Стрелков, Ильин, 1990; Красная книга РФ, 2001). На сопредельной территории Южного Урала известны две находки *N. lasiopterus*: в национальном парке “Башкирия” в Мелеузовском р-не Башкортостана и в Ашинском р-не Челябинской обл. (Снитко, Снитко, 2020, 2020а, 2021). В Поволжье обитает в Жигулевском заповеднике (Смирнов, Вехник, 2014). Вид внесен в Красные книги Оренбургской (2019), Самарской (2019) и Саратовской (2021) областей и Республики Татарстан (2016).

Нетопырь малый (*Pipistrellus pygmaeus* (Leach 1825)) в Оренбургской обл. впервые отловлен в 2003 г. в Тоцком р-не (Курмаева и др., 2005). В настоящее время встречается в лесостепной зоне и пойменных лесах степной зоны. Отмечен в четырех административных районах Оренбургской обл. Известно шесть мест находок вида, из которых два места — по литературным данным и четыре места — собственные находки (рис. 8). В Оренбургской обл. *P. pygmaeus* очень редкий вид, распространен локально. По относительному обилию вместе с *M. mystacinus* на предпоследнем 13-м месте, а по встречаемости — делит 11-е место с *E. serotinus*. На территории области обнаружены только взрослые самки и сеголетки. В летний период *P. pygmaeus* предпочитает синантропные убежища, часто живет в поселениях человека. Зимует за пределами Оренбургской обл. В связи с тем, что *P. pygmaeus* относительно недавно был выделен из считавшегося единым вида *P. pipistrellus*, достоверных сведений, подтверждающих принадлежность *P. pygmaeus* к мигрирующим видам, еще нет, но их появления следует ожидать. Некоторые сведения о миграциях *P. pipistrellus* в Европе (до признания *P. pygmaeus*) могут относиться к *P. pygmaeus* (Hutterer et al., 2005).

На сопредельной территории Южного Урала — редкий вид, распространен локально и только на западном макросклоне Уральского хребта (Снитко, Снитко, 2015, 2017а). В Поволжье *P. pygmaeus* обитает в Самарской Луке и также является редким видом (Красная книга Самарской обл., 2019).

На территории России вопрос о распространении и статусе *Pipistrellus pipistrellus/pygmaeus* до конца не выяснен, в большинстве работ они продолжают фигурировать как синонимы (Крусков, 2007). Вид внесен в Красную книгу Самарской обл. (2019), а в Красные книги Республик Башкортостан (2014) и Татарстан (2016) внесен под названием *P. pipistrellus*.

Нетопырь лесной (*Pipistrellus nathusii* (Keyserling et Blasius 1839)). Сведения об обитании *P. nathusii* на территории, к которой относится Оренбургская обл., впервые были получены Эверсманном. По данным Эверсманна (1850), вид встречается в южном Урале, на р. Сакмаре, около Оренбурга, в предгорьях Урала и в южных степях Оренбургской губернии, а по данным Зарудного (1897) — под Оренбургом и Орском. В настоящее время отмечен в 18 административных районах Оренбургской обл., где встречается в лесостепной и степной зонах, предпочитая пойменные леса. Известно 42 места находок вида, из которых 10 мест — по литературным данным, 30 мест — собственные данные и два места — по литературным и собственным данным (рис. 9). В Оренбургской обл. широко распространенный и многочисленный вид. По относительному обилию на втором месте после *V. murinus*, а по встречаемости на третьем — после *V. murinus* и *M. daubentonii*. На территории области обнаружены все возрастно-половые группы, причем среди взрослых животных преобладали самки в соотношении 1 : 11. В качестве летних убежищ использует дупла деревьев, иногда селится в постройках человека. Зимует за пределами Оренбургской обл. Места зимовок и направления сезонных перемещений не установлены. Согласно литературным данным (Hutterer et al., 2005), в Европе — мигрирующий вид, для которого типичны дальние регулярные осенние перелеты с северо-востока на юго-запад. В разных частях ареала средняя дальность сезонных миграций лесных нетопырей существенно различается. В Восточной Европе дальность перемещений чаще более 1000 км, а в Центральной Европе — менее 1000 км. Рекордная максимальная дальность перелета *P. nathusii* в Европе (из Латвии в Хорватию) 1905 км, а в условиях юго-восточной Европы (Армения) отмечены сезонные перемещения на малые расстояния (максимум 22 км) (Hutterer et al., 2005).

На сопредельных территориях Южного Урала (Снитко, Снитко, 2015, 2017а) и в Поволжье

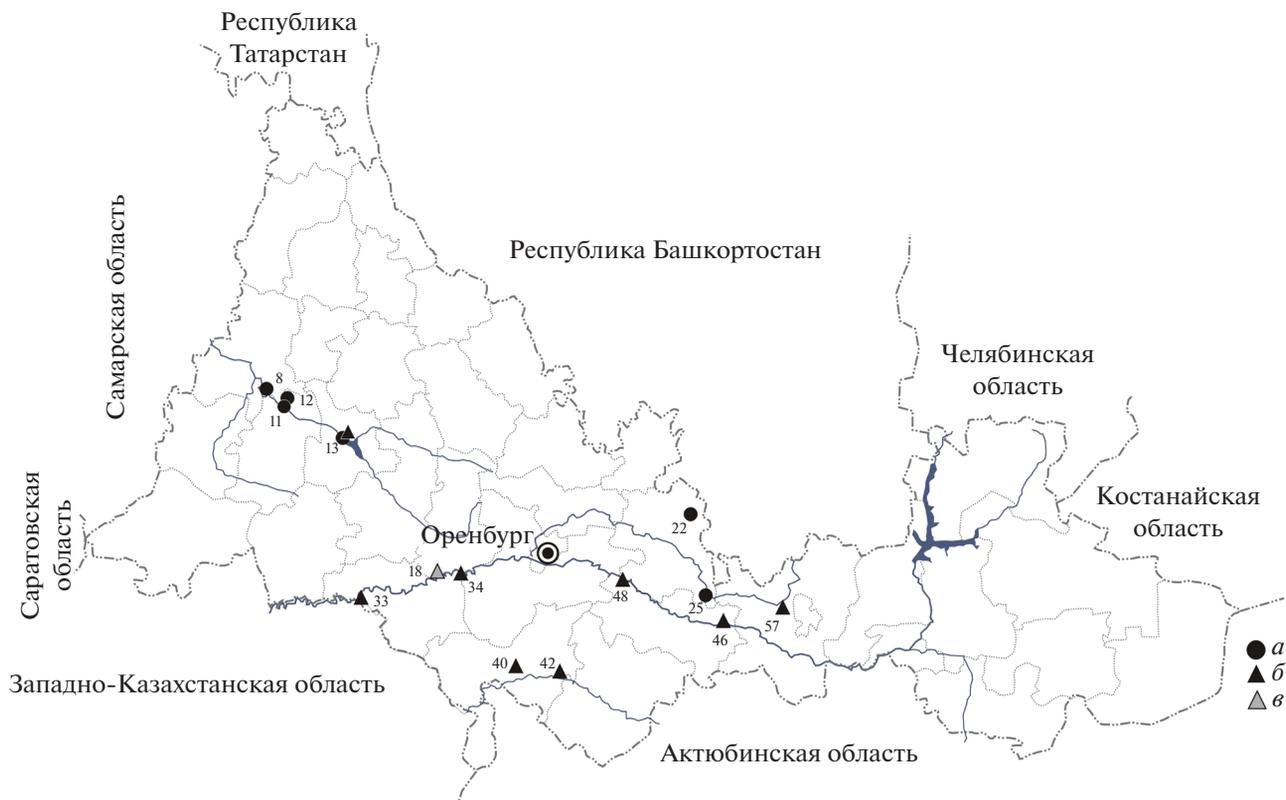


Рис. 8. Места находок нетопыря малого (а) и нетопыря Куля (б – в летний период, в – на зимовке) в Оренбургской обл. Нумерация точек соответствует нумерации точек в табл. 1.

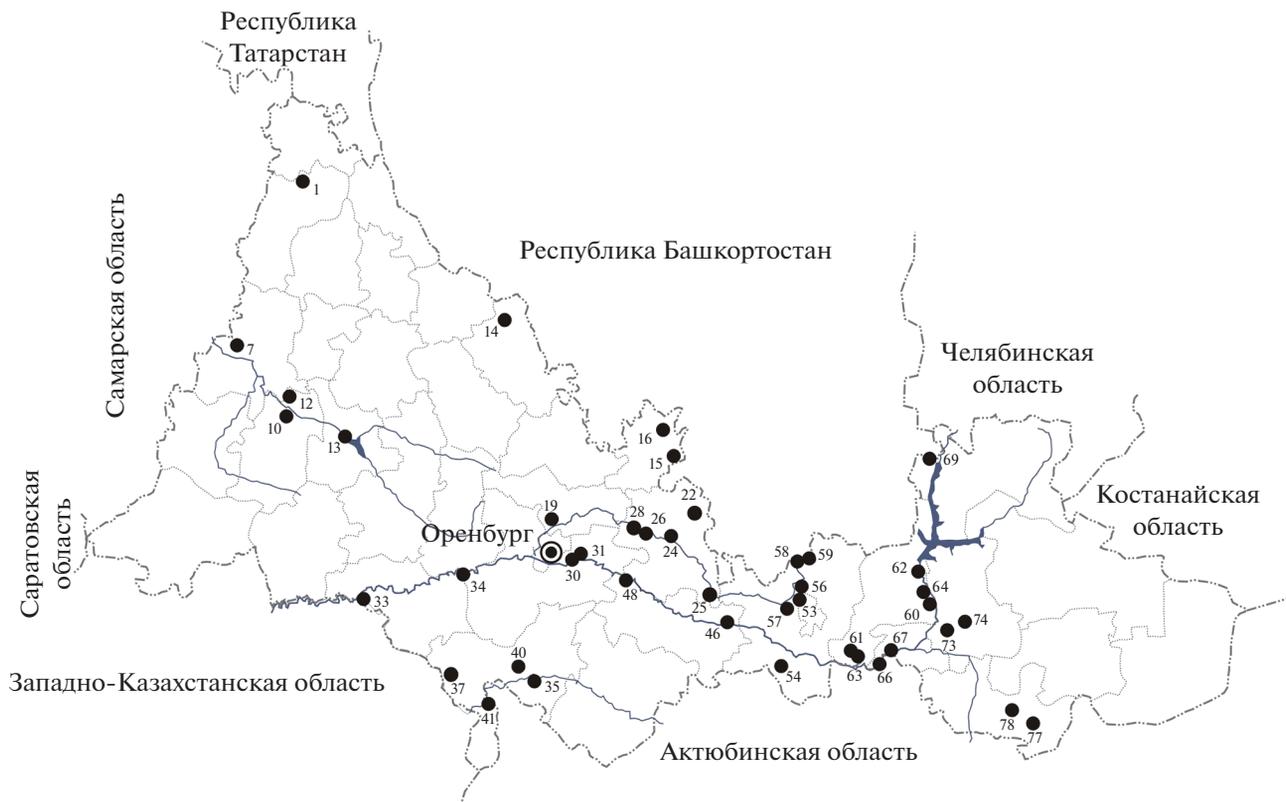


Рис. 9. Места находок нетопыря лесного в Оренбургской обл. Нумерация точек соответствует нумерации точек в табл. 1.

(Стрелков, Ильин, 1990; Ильин и др., 2002) – широко распространенный и многочисленный вид. Обычен на северо-западе Казахстана и в среднем течении р. Урал (Млекопитающие Казахстана, 1985). Внесен в Красные книги Челябинской обл. (2017), Республика Башкортостан (2016) и Татарстан (2014).

Нетопырь Куля (*Pipistrellus kuhlii* (Kuhl 1817)) на территории Оренбургской обл. впервые обнаружен в 2008 г. в Переволоцком р-не (Давыгора и др., 2009). В настоящее время обитает в степной зоне, а по поймам рек может заходить и в лесостепную зону. Вид отмечен в шести административных районах Оренбургской обл. Известно девять мест находок, из которых одно – по литературным сведениям, а восемь мест – собственные данные (рис. 8). Места регистрации расположены вблизи населенных пунктов в поймах рек Самара, Урал, Сакмара и Песчанка. В Оренбургской обл. редкий, локально распространенный вид. По относительному обилию на девятом месте вместе с *N. leisleri*, и на девятом месте по встречаемости. На территории области обнаружены все возрастно-половые группы. Летние убежища в постройках человека. Зимовки в местах летнего обитания в постройках в населенных пунктах (Давыгора и др., 2009). На сопредельной территории Южного Урала вид отмечен на зимовке в г. Магнитогорск Челябинской обл. (Снитыко, Снитыко, 2017а, 2019а). В Поволжье *P. kuhlii* широко распространенный, а на юге региона и многочисленный вид (Стрелков, Ильин, 1990). Обитает на северо-западе Казахстана и в среднем течении р. Урал (Млекопитающие Казахстана, 1985).

Кожанок северный (*Eptesicus nilssonii* (Keyserling et Blasius 1839)). Эверсманн (1850) находил северного кожанка в южных предгорьях Урала и в Волжско-Уральских степях. По данным Сабанеева (1874), это одна из самых многочисленных и обыкновенных летучих мышей по всему Уралу. В настоящее время *E. nilssonii* отмечен в девяти административных районах Оренбургской обл., где встречается в лесостепной зоне, а по поймам рек заходит и в степную зону. Известно 16 мест находок вида, из которых два – по литературным данным, 12 – собственные находки и два – по литературным и собственным данным (рис. 10). В Оренбургской обл. *E. nilssonii* редкий локально распространенный вид. По относительному обилию на 10-м месте, а по встречаемости – на восьмом. На территории области обнаружены все возрастно-половые группы. Летние убежища преимущественно в постройках человека, зимние – в пещерах и подземельях техногенного происхождения. Зимовки обнаружены в Беляевском р-не в пещере “Подарок” (данные авторов). На сопредельных территориях Южного Урала в лесной и лесостепной зонах *E. nilssonii* широко распространенный и многочисленный вид (Снитыко, Снитыко, 2015,

2017а), а в Поволжье встречается только в лесостепной зоне, где имеет ограниченное распространение (Стрелков, Ильин, 1990; Ильин и др., 2002). В Казахстане обитает в среднем течении р. Урал (Млекопитающие Казахстана, 1985). Внесен в Красные книги Самарской обл. (2019), Республика Башкортостан (2014) и Татарстан (2016).

Кожан поздний (*Eptesicus serotinus* (Schreber 1774)). Ранг европейской *E. s. serotinus* и азиатской *E. s. turcomanus* форм позднего кожанка был предметом дискуссий. Недавно было показано, что эти формы представляют собой сравнительно хорошо обособленные генетические линии, различия и степень изоляции между которыми при этом определено не достигают межвидовых различий; соответственно, предложено сохранить за ними статус подвидов: *E. s. serotinus* и *E. s. turcomanus* (Artyushin et al., 2012). В Оренбургской губернии *E. s. turcomanus* был обнаружен Эверсманном и Брандтом (Эверсманн, 1850; Брандт, 1856). Зарудный (1897) добывал этот подвид под Оренбургом. В настоящее время в Оренбургской обл. *E. s. turcomanus* отмечен в трех административных районах, где встречается только в степной зоне. Известно шесть мест находок подвида, из которых две – по литературным данным и четыре – собственные данные (рис. 10). В Оренбургской обл. многочислен и, вероятно, широко распространен на юго-востоке и вдоль южной границы. По относительному обилию на пятом месте, а по встречаемости – делит 11-е место с *P. pygmaeus*. На территории области обнаружены все возрастно-половые группы, причем среди взрослых животных в соотношении 1 : 4.7 преобладали самки. Летние убежища обычно в постройках человека, иногда в трещинах скал, а зимние убежища в утепленных частях зданий, реже – в подземных сооружениях. Места зимовки в Оренбургской обл. не выявлены, а ближайшие известные места зимовки расположены в Казахстане (Млекопитающие Казахстана, 1985).

В районе Поволжья обитают два подвида. *E. s. turcomanus* встречается на юге Нижнего Поволжья в полупустынной и пустынной зонах, где обычен (Стрелков, Ильин, 1990), а *E. s. serotinus* встречается в Саратовской обл. на Жигулевском побережье Самарской Луки (Красная книга Самарской обл., 2019). В Казахстане *E. s. turcomanus* широко распространенный и многочисленный подвид, заселяющий пустыни, полупустыни, степи, предгорные зоны до высоты 1000 м над ур. м., поймы крупных рек (Млекопитающие Казахстана, 1985).

Кожан двухцветный (*Vespertilio murinus* Linnaeus 1758). Эверсманн добывал этот вид в Оренбурге, в южных предгорьях Урала, по рекам Сакмаре и Ику (Эверсманн, 1850). Зарудный сообщает, что двухцветный кожан обычен между Орском и

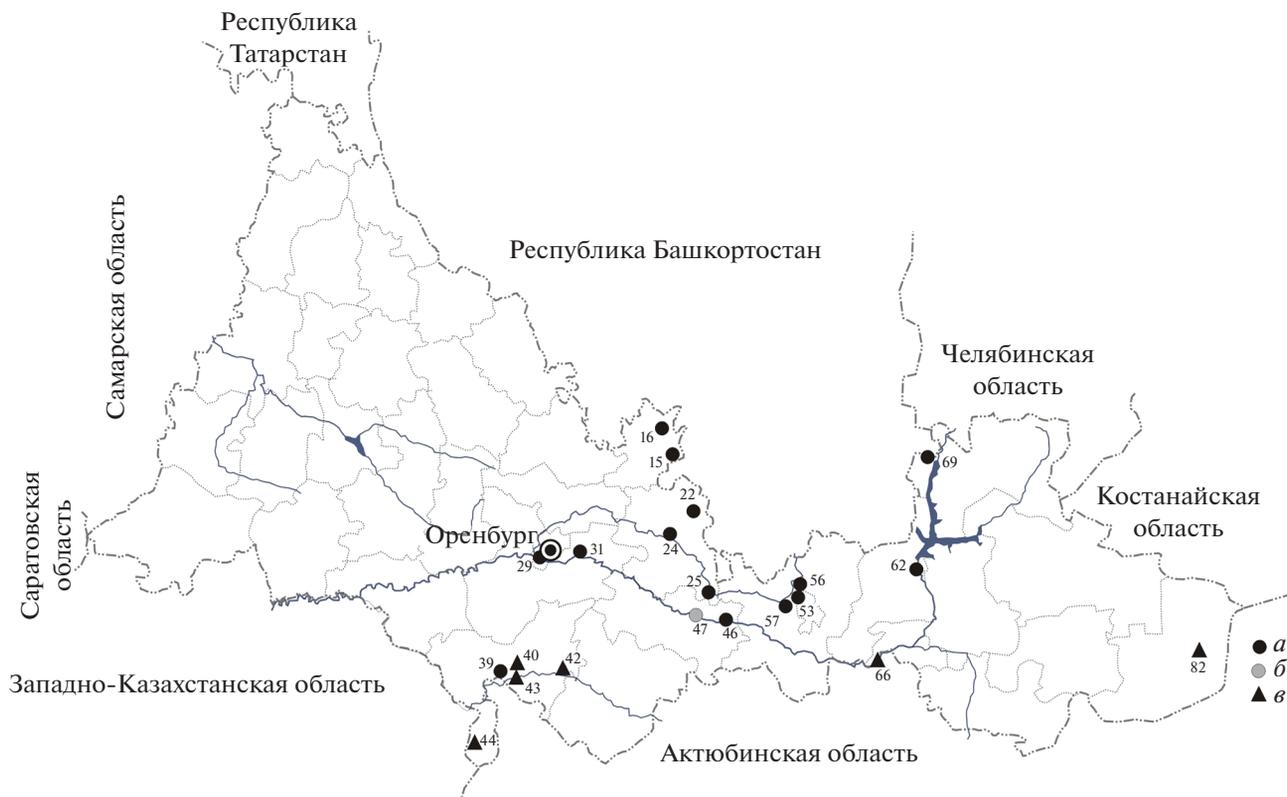


Рис. 10. Места находок кожанка северного (*a* – в летний период, *б* – на зимовке) и кожана позднего (*в*) в Оренбургской обл. Нумерация точек соответствует нумерации точек в табл. 1.

Уральском, встречается на р. Илек (Зарудный, 1897). Отмечен на западе Оренбургской обл. (Огнев, 1928; Бажанов, 1930; Положенцев, 1935). В настоящее время в Оренбургской обл. отмечен в 21 административном районе, где встречается в лесостепной и степной зонах. Известно 60 мест находок вида, из которых 23 – по литературным данным, 33 – собственные находки и четыре места – по литературным и собственным данным (рис. 11). В Оренбургской обл. широко распространенный и многочисленный вид. По относительному обилию и встречаемости *V. murinus* на первом месте. На территории области выявлены все возрастно-половые группы, причем среди взрослых животных преобладали самки в соотношении 1 : 9.4. Дневные убежища в постройках человека, иногда в дуплах деревьев или в трещинах скальных пород. Зимует за пределами Оренбургской обл., места зимовок не установлены. Согласно литературным данным (Hutterer et al., 2005), в Европе относится к мигрирующим видам летучих мышей. Дальность сезонных перелетов варьирует от 18 до 1780 км, а наиболее обычны перемещения в диапазоне 132–846 км. Преобладающее направление миграций *V. murinus* в Центральной Европе – с северо-востока на юго-запад (Hutterer et al., 2005), в Восточной Европе мигра-

ции имеют юго-восточное азиатское направление (Стрелков, Ильин, 1990; Стрелков, 2001; Ильин и др., 2002б).

На сопредельных территориях Южного Урала (Снитько, Снитько, 2015, 2017а), в Поволжье (Стрелков, Ильин, 1990; Ильин и др., 2002) и Казахстане (Млекопитающие Казахстана, 1985) *V. murinus* широко распространенный и многочисленный вид. Внесен в Красную книгу Республики Татарстан (2016).

Ушан бурый (*Plecotus auritus* (Linnaeus 1758)). Эверсманн добывал ушанов в Оренбургской губернии и предгорьях Урала (Эверсманн, 1850), а Зарудный (1897) – в нижнем течении р. Илек и считал вид довольно обыкновенным в нижнем течении Сакмары и под Оренбургом. По сообщению П.П. Стрелкова, в коллекции ЗИН АН СССР хранятся ушаны, добытые в г. Орске и в с. Спаском на р. Большой Ик (Млекопитающие Казахстана, 1985). В настоящее время в Оренбургской обл. вид отмечен в девяти административных районах, где встречается в лесостепной зоне, а по поймам рек заходит и в степную зону. Известно 21 место находок вида, из которых четыре – по литературным данным, 15 – собственные находки и два места – по литературным и собственным данным (рис. 12). В Оренбургской обл.

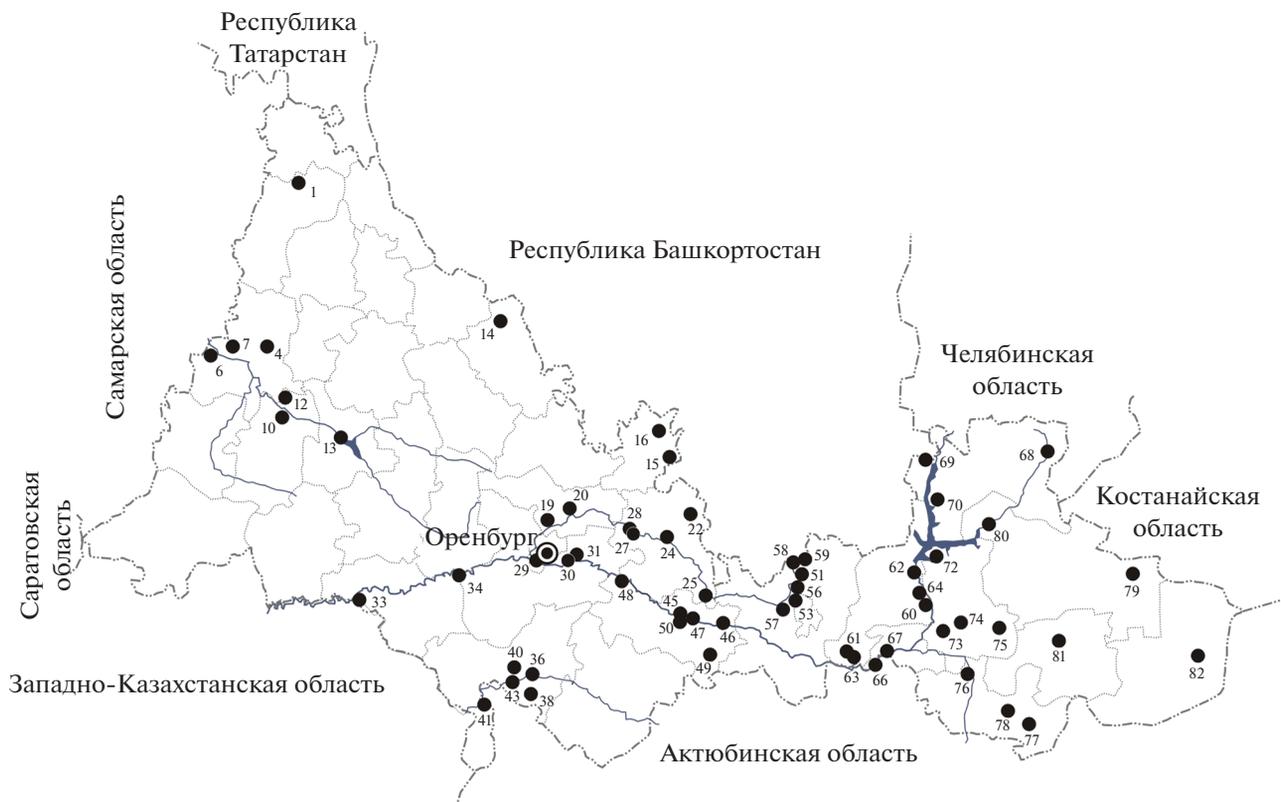


Рис. 11. Места находок кожана двухцветного в Оренбургской обл. Нумерация точек соответствует нумерации точек в табл. 1.

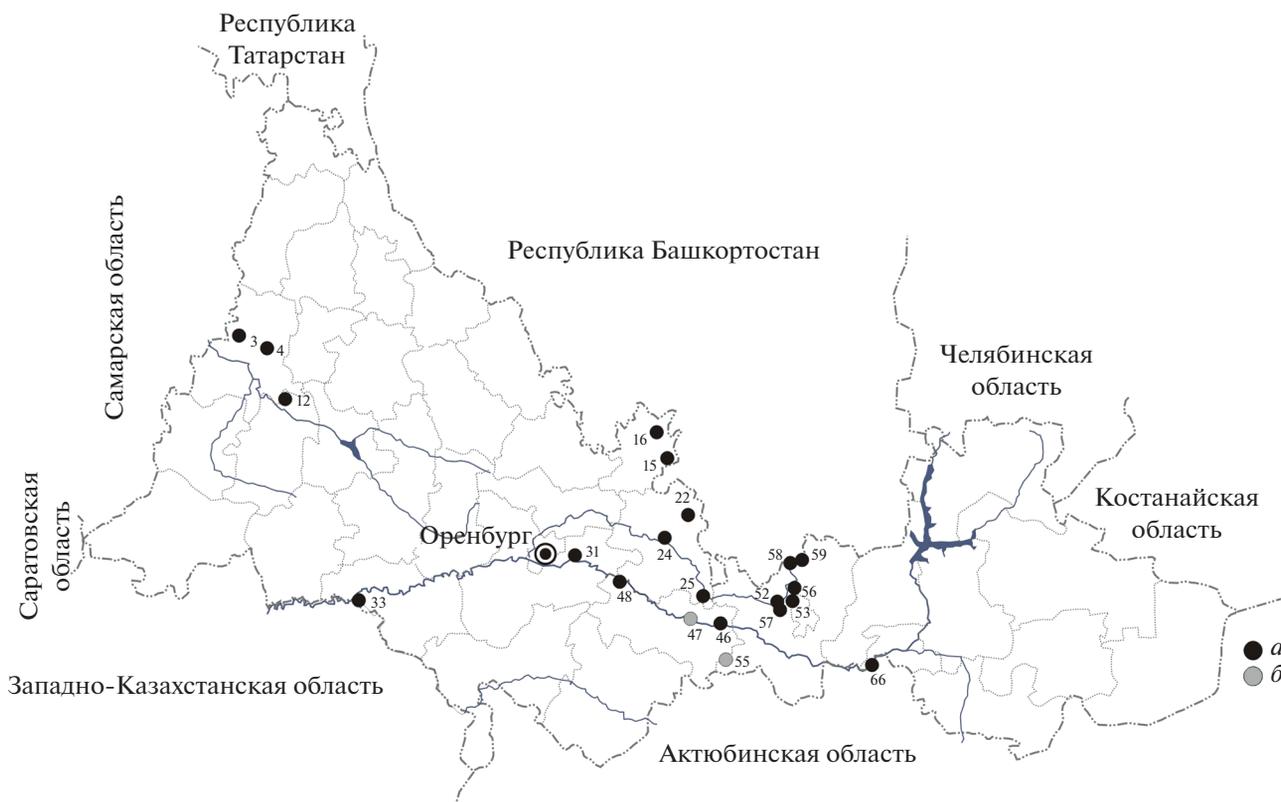


Рис. 12. Места находок ушана бурого (а – в летний период, б – на зимовке) в Оренбургской обл. Нумерация точек соответствует нумерации точек в табл. 1.

Таблица 4. Видовой состав рукокрылых Оренбургской обл. и сопредельных административных территорий

Вид	Оренбургская обл.	Самарская обл.	Саратовская обл.	Республика Башкортостан	Республика Татарстан	Челябинская обл.	Западно-Казахстанская обл.	Актюбинская обл.	Костанайская обл.
<i>Myotis daubentonii</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Myotis dasycneme</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Myotis brandtii</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Myotis mystacinus</i>	+	+	+	+	+	+	–	–	–
<i>Myotis davidii</i>	+	–	+	+	–	+	+	+	–?
<i>Myotis nattereri</i>	+	+	–	+	+	+	–	–	–
<i>Nyctalus leisleri</i>	+	+	+	+	+	–?	+	–	–
<i>Nyctalus noctula</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Nyctalus lasiopterus</i>	+	+	+	+	+	+	–	–	–
<i>Pipistrellus pygmaeus</i>	+	+	+	+	+	–?	–	–	–
<i>Pipistrellus nathusii</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	–
<i>Pipistrellus kuhlii</i>	+	+	+	–?	–?	+	+	+	–?
<i>Eptesicus gobiensis</i>	–?	–	–	–	–	–	+	+	–
<i>Eptesicus nilssonii</i>	+	+	–	+	+	+	–	+	–
<i>Eptesicus serotinus</i>	+	+	+	–	–	–	+	+	+
<i>Vespertilio murinus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Plecotus auritus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Всего	16	15	14	14	13	13	12	12	7

Примечание. “–?” – возможно обитание.

широко распространенный, но немногочисленный вид. По относительному обилию на восьмом месте, а по встречаемости – на седьмом. На территории области выявлены все возрастно-половые группы. Летние убежища устраивает в дуплах деревьев, иногда в постройках человека. Зимует в пещерах и подземельях техногенного происхождения. Зимовки *Pl. auritus* отмечены в Беляевском и Кувандыкском районах в пещерах “Подарок” и “Конфетка” (Скрипальщикова, 2015; данные авторов). На сопредельных территориях Южного Урала *Pl. auritus* широко распространенный и многочисленный вид (Снитько, Снитько, 2015, 2017а), а в лесостепной части Поволжья считается немногочисленным, но широко распространенным видом (Стрелков, Ильин, 1990; Ильин и др., 2002). В Казахстане встречается в среднем течении р. Урал (Млекопитающие Казахстана, 1985). Внесен в Красные книги Челябинской обл. (2017), Республики Башкортостан (2014) и Татарстан (2016).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в Оренбургской обл. подтверждено обитание 15 видов рукокрылых, относящихся к шести родам семейства Гладконосые (*Vespertilionidae*): *M. dasycneme*, *M. daubentonii*, *M. brandtii*, *M. mystacinus*, *M. davidii*, *M. nattereri*, *N. leisleri*, *N. noctula*, *P. pygmaeus*, *P. nathusii*, *P. kuhlii*, *E. nilssonii*, *E. serotinus*, *V. murinus* и *Pl. auritus*, а присутствие *N. lasiopterus* современными данными подтвердить не удалось. Кроме того, в южных частях Оренбургской обл. возможно обитание кожанка гобийского (*Eptesicus gobiensis* Bobrinskoy 1926), встречающегося в Актюбинской и Западно-Казахстанской областях (Млекопитающие Казахстана, 1985; Давыгора и др., 1998; Artyushin et al., 2012).

По характеру пребывания в регионе, согласно европейской классификации (Hutterer et al., 2005), выделены следующие группы рукокрылых: дальние мигранты (long distance migrants), региональные мигранты (regional migrants) и оседлые виды (sedentary species). К группе дальних мигрантов отнесены виды, которые на большей части

ареала совершают дальние (более 300–400 км) сезонные перелеты из районов летнего обитания и выведения потомства к местам зимовки и обратно. *P. pygmaeus* и *N. lasiopterus*, хотя данные о дальности их перемещений в Европе отсутствуют, также относятся к дальним мигрантам. В некоторых частях ареала представители этой группы могут весь год держаться вблизи своих летних убежищ или совершать перемещения на небольшие расстояния. К региональным мигрантам отнесены виды, совершающие сезонные перелеты на дальность от нескольких десятков до нескольких сотен километров, а к группе оседлых – виды, перемещающиеся между летними и зимними убежищами на дистанцию в несколько десятков километров или мигрирующие не более чем на 100 км (Hutterer et al., 2005).

Придерживаясь европейской классификации (Hutterer et al., 2005), к дальним мигрантам мы относим представителей родов *Vespertilio* (*V. murinus*), *Nyctalus* (*N. leisleri*, *N. noctula*, *N. lasiopterus*) и два вида рода *Pipistrellus* (*P. pygmaeus* и *P. nathusii*), встречающихся в Оренбургской обл. только в весенне-осенний период. Исходя из имеющихся сведений (Стрелков, Ильин, 1990; Стрелков, 2001; Ильин и др., 2002б), миграции кожана двухцветного из Волжско-Южноуральской области имеют юго-восточное азиатское направление, а направление миграций вечерниц и нетопырей из этой же области до сих пор не выяснены (Панютин, 1980; Стрелков, Ильин 1990; Рахматулина, 2010). Согласно литературным данным, основное направление перелетов мигрирующих рукокрылых в Европе – с северо-востока на юго-запад (Hutterer et al., 2005); в российской части – на Балканы, север Малой Азии, в Крым и Предкавказье (Панютин, 1980). К региональным мигрантам в Оренбургской обл. отнесены *M. mystacinus*, *M. brandtii* и *M. nattereri*, ближайšie известные места зимовки которых расположены в лесной зоне на юге Башкортостана в пещерах вдоль рек Белая, Нугуш, Большой и Малый Ик (Снитко, 2011; Снитко, Снитко, 2015, 2019). В категорию оседлых видов входят *E. nilssonii*, *M. dasycneme*, *M. daubentonii*, *Pl. auritus*, *M. davidii* и *P. kuhlii*, зимовки которых обнаружены в пределах области летнего обитания (Руди, 1996; Давыгора и др., 2009; Скрипальщикова, 2015; Снитко, Снитко, 2018; данные авторов), и, возможно, *E. s. turcomanus*.

Все виды летучих мышей, обитающие на территории области, широко распространены в Европе и, отчасти, в пределах всей северной и средней полосы Палеарктики (Стрелков, Ильин, 1990; Смирнов, 2013). Для сравнения показателей относительного обилия и встречаемости рукокрылых в Оренбургской обл. были выделены три группы видов. К первой отнесены широко распространенные и многочисленные виды (с показателями встречаемости 9.7–18.8% и относитель-

ным обилием 5.7–30.6%): *V. murinus*, *P. nathusii*, *N. noctula*, *M. dasycneme*, *M. daubentonii* и, вероятно, *E. serotinus* (92.1% всех отловленных рукокрылых) (табл. 2). Группу широко распространенных (обычных), но немногочисленных (встречаемость 6.6–7.2%, относительное обилие 1.5–2.1%) образуют: *Pl. auritus* и *M. brandtii* (3.6% всех отловленных рукокрылых). В третью группу включены редкие виды, распространенные локально (встречаемость 2.2–5.0%, относительное обилие 0.5–1.1%): *M. davidii*, *E. nilssonii*, *N. leisleri* и *P. kuhlii* (в совокупности 3.7%) и очень редкие виды (встречаемость 0.6–1.9%, относительное обилие 0.1–0.2%): *N. lasiopterus*, *M. nattereri*, *P. pygmaeus* и *M. mystacinus* (в совокупности 0.6%).

Все обнаруженные виды рукокрылых размножаются на территории области. В наших отловах взрослые животные составили 34.0%, молодые (сеголетки) – 66.0%. У трех видов (*N. noctula*, *V. murinus*, *P. nathusii*), совершающих дальние миграции, в соотношении полов взрослых животных отмечено значительное преобладание самок (соответственно 82, 90.3, 91.7%), а у двух других (*P. pygmaeus* и *N. leisleri*) самцы в отловах нам не попались. У региональных мигрантов и оседлых видов (*M. brandtii*, *M. daubentonii*, *P. kuhlii*, *M. dasycneme*, *E. nilssonii*, *E. serotinus*) среди взрослых животных доля самок составила 56.5–82.5%, у *M. mystacinus* и *M. nattereri* самцы не обнаружены и только у *M. davidii* и *Pl. auritus* доля самок оказалась меньше, чем доля самцов (42.8 и 44.1%), что объясняется отловами этих двух видов вблизи зимовочных убежищ, где в летний период преобладают самцы (Снитко, 2007). В целом, среди 15 видов взрослых рукокрылых, самок было в 3.8 раз больше, чем самцов. Такое соотношение полов характерно для области вывода самками потомства. Соотношение полов у сеголетков существенно различается и отклоняется от нормального распределения – 1 : 1. Так у *M. mystacinus*, *P. pygmaeus* и *M. nattereri* были обнаружены животные только одного пола. Среди сеголетков *N. noctula*, *P. kuhlii* и *Pl. auritus* преобладали самцы (1 : 2.7, 1 : 2.3 и 1 : 2 соответственно), у остальных девяти видов в разной степени (от 1.1 до 7 раз) преобладали самки.

Для сравнения видового состава рукокрылых Оренбургской обл. и сопредельных территорий (табл. 4) использованы сведения из литературных источников (Млекопитающие Казахстана, 1985; Стрелков, Ильин, 1990; Ильин и др., 2002; Смирнов и др., 2004; Большаков и др., 2005; Крускоп, 2007; Брагина, Ильяшенко, 2008; Кожурина, 2009; Ильяшенко, 2011, 2012; Снитко, Снитко, 2015, 2017, 2017а, 2018; Zhigalin, 2019). Фауна рукокрылых Оренбургской обл. по видовому составу имеет наибольшее сходство с фауной Самарской обл. ($K_s = 96.7\%$), Республики Башкортостан и Сара-

товской обл. ($K_S = 93.3\%$), а наименьшее сходство ($K_S = 60.8\%$) с фауной территории Костанайской обл. Казахстана. По сравнению с другими уральскими регионами в Оренбургской обл. наблюдается большее разнообразие рукокрылых (табл. 4), что в первую очередь связано с большим разнообразием природных и ландшафтных условий и более южным расположением. Полученные данные свидетельствуют о том, что на территории Оренбургской обл. проходят границы ареалов девяти видов рукокрылых. Южные пределы распространения выявлены для *M. nattereri*, *M. mystacinus*, *E. nilssonii*, обитающих в лесной и лесостепной зонах (Стрелков, Ильин, 1990; Снитько, 2011; Снитько, Снитько, 2015, 2017), северные пределы — для *P. kuhlii*, *E. serotinus*, *M. davidii*, обитающих в зоне пустынь и полупустынь (Млекопитающие Казахстана, 1985; Стрелков, Ильин, 1990; Смирнов и др., 2004; Кожурина, 2009; Снитько, Снитько, 2017, 2018, 2019а), и восточные пределы — для *N. lasiopterus*, *N. leisleri* и *P. pygmaeus*, находки которых за Уралом неизвестны (Кузьякин, 1980; Стрелков, Ильин, 1990; Крусков, 2007; Снитько, Снитько, 2017а, 2020, 2021, 2022 в печати). Таким образом, по составу фауна рукокрылых Оренбургской обл. также как и фауна Поволжья, Предуралья и Урала является трансграничным евро-азиатским вариантом восточно-европейского комплекса рукокрылых, включающего, помимо европейских, и центральноазиатские виды. До Уральского хребта уже не доходят широко распространенные европейские виды *Pipistrellus pipistrellus* и *Eptesicus serotinus*, а на восточном макросклоне Уральских гор фауна становится еще беднее за счет выпадения *N. lasiopterus*, *N. leisleri* и *P. pygmaeus*. Дальнейшее сокращение происходит в Зауралье, где из состава фауны выпадают *P. nathusii*, *N. noctula*, *M. mystacinus*, *M. nattereri* (Снитько, Снитько, 2015а) и *M. daubentonii* (Matveev et al., 2005). Вместе с тем на фоне сокращения европейских видов, появляются новые, свойственные центральноазиатской фауне (*P. kuhlii*, *E. serotinus* и *M. davidii*).

Поддержание биологического разнообразия в целях обеспечения устойчивости биocenozов и биосферы в целом является глобальной задачей современности. Для сохранения популяций рукокрылых на территории Оренбургской обл. целесообразно принятие практических мер, направленных на охрану естественных мест обитания, и проведение регулярных мониторинговых наблюдений за популяциями в рамках ведения Красной книги, с целью выявления наиболее уязвимых видов. В настоящее время в Красную книгу Оренбургской обл. (2019) внесены три вида летучих мышей: *N. lasiopterus*, *N. leisleri* и *M. dasycneme*. Мы считаем, что два вида — *N. lasiopterus* и *N. leisleri* — охраняются обоснованно, а состояние популяций *M. dasycneme* в Оренбургской обл. не вызывает

опасений — вид является обычным и широко распространенным. В будущем региональный список охраняемых рукокрылых желательно дополнить шестью обитающими на границе ареала редкими видами *M. nattereri*, *P. pygmaeus*, *M. mystacinus*, *M. davidii*, *E. nilssonii* и *P. kuhlii*, а *M. dasycneme* внести в “Перечень объектов животного мира, подлежащих государственному мониторингу”.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны коллегам Е.А. Леновой, Д.Г. Смирнову и А.М. Скрипальщичевой за помощь в ознакомлении с региональными публикациями по рукокрылым и уточнение данных о местах находок животных, а также Олегу Степанову за дружеское участие, поддержку и содействие в проведении экспедиционных работ.

Работа выполнена в рамках государственного задания по плановой теме ЮУФНЦ Минералогии и Геоэкологии УрО РАН № АААА-А19-119101490003-1.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бажанов В.С., 1930. Из работ по изучению млекопитающих юго-востока степей бывшей Самарской губернии (Пугачевский уезд) // Средневожская краевая станция защиты растений: Бюллетень за 1926–1928 гг. Самара: Сред.-Волж. краев. изд-во. С. 71–86.
- Брагина Т.М., Ильяшенко М.А., 2008. К фауне рукокрылых (Chiroptera) Северного и Центрального Казахстана // Вестник Костанайского гос. пед. института. Костанай. № 1 (9). С. 152–156.
- Брандт И.Ф., 1856. Позвоночные животные североевропейской России, и в особенности Северного Урала // Гофман Э. Северный Урал и береговой хребет Пай-хой: Пер. с нем. СПб. Т. 2. С. 1–76.
- Большаков В.Н., Орлов О.Л., Снитько В.П., 2005. Летучие мыши Урала. Екатеринбург: Изд-во Академкнига. 175 с.
- Давыгора А.В., Ильин В.Ю., Смирнов Д.Г., 1998. Новые находки рукокрылых (Chiroptera: Vespertilionidae) на юге Оренбургской области и северо-западе Казахстана // Зоологический журнал. Т. 77. № 8. С. 984–985.
- Давыгора А.В., Ильин В.Ю., Смирнов Д.Г., Шепелев А.А., 2009. Современные восточные пределы распространения *Pipistrellus kuhlii* в России // Современные проблемы зоо- и филогеографии млекопитающих: материалы конф. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 28.
- Зарудный Н.А., 1897. Заметки по фауне млекопитающих Оренбургского края // Материалы к познанию фауны и флоры Российской империи. Отд. зоол. Вып. III. М. С. 329–372.
- Ильин В.Ю., Смирнов Д.Г., Красильников Д.Б., Яняева Н.М., 2002. Материалы к кадастру рукокрылых (Chiroptera) Европейской части России и смежных регионов. Пенза: ПГПУ. 64 с.
- Ильин В.Ю., Смирнов Д.Г., Яняева Н.М., 2002а. Новые места находок рукокрылых (Chiroptera: Vespertili-

- onidae) на Южном Урале и прилегающих территориях // Фауна и экология животных. Вып. 3. Пенза. С. 136–147.
- Ильин В.Ю., Смирнов Д.Г., Янаева Н.М., 2002б. К фауне, распространению и ландшафтной приуроченности рукокрылых (Chiroptera, Vespertilionidae) Южного Урала и прилегающих территорий // Plecotus et al. № 2. С. 63–80.
- Ильин В.Ю., Курмаева Н.М., Титов С.В., Смирнов Д.Г., 1995. К фауне рукокрылых (Chiroptera: Vespertilionidae) Оренбургской области // Животный мир Южного Урала и Северного Прикаспия. Тез. доклада и материалы III региональной конференции. Оренбург: ОГПИ. С. 16–19.
- Ильяшенко М.А., 2011. Акустические исследования летучих мышей (Microchiroptera) Костанайской области // Вестник Костанайского гос. пед. института. Костанай. № 4. С. 76–77.
- Ильяшенко М.А., 2012. Новые данные о распространении летучих мышей (Microchiroptera) на территории Костанайской области // Материалы II Междунар. науч. конф. “Биологическое разнообразие азиатских степей”. Костанай: КГПИ. С. 20–21.
- Каталог типовых экземпляров коллекции Зоологического института АН СССР. Млекопитающие (Mammalia). Насекомоядные (Insectivora), рукокрылые (Chiroptera), зайцеобразные (Lagomorpha), 1981. Л.: Наука. Вып. 1. 24 с.
- Кашенко Н.Ф., 1905. Обзор млекопитающих Западной Сибири и Туркестана. Вып. 1. Chiroptera, рукокрылые. Insectivora, насекомоядные. Томск: Типо-литография М.Н. Кононова. 130 с.
- Клементьева А.В., 2008. Рукокрылые в научных фондах кафедры зоологии, экологии и анатомии ОГПУ // Интеграция науки и образования как условие повышения качества подготовки специалистов. Материалы XLVII студенческой науч.-практ. конференции. Т. 5. Ч. 2. Естественные науки. Оренбург. Изд-во ОГПУ. С. 19–22.
- Кожурина Е.И., 2009. Конспект фауны рукокрылых России: систематика и распространение // Plecotus et al. № 11–12. С. 71–105.
- Красная книга Республики Башкортостан. Животные. Т. 2. Второе издание, дополненное и переработанное, 2014. Уфа: Информреклама. 244 с.
- Красная книга Самарской области. Т. 2. Редкие виды животных. Издание второе, переработанное и дополненное, 2019. Самара: Издательство Самарской государственной областной академии Наяновой. 354 с.
- Красная книга Саратовской области: Грибы. Лишайники. Растения. Животные, 2021. Саратов: Папирус. 496 с.
- Красная книга Оренбургской области. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов. Издание второе, переработанное и дополненное, 2019. Воронеж: ООО “МИР”. 488 с.
- Красная книга Российской Федерации: (Животные), 2001. М.: Изд-во “АСТ”: Астрель. 862 с.
- Красная книга Республики Татарстан. Животные, растения, грибы. Издание третье, 2016. Казань: Идел-Пресс. 760 с.
- Красная книга Челябинской области. Животные, растения, грибы, 2017. М.: Изд-во ООО Реарт. С. 504.
- Крускоп С.В., 2007. К распространению нетопырей комплекса *Pipistrellus pipistrellus/pygmaeus* (Chiroptera, Vespertilionidae) в России // Plecotus et al. № 10. С. 36–46.
- Кузякин А.П., 1980. Гигантская вечерница (*Nyctalus lasiopterus*) в СССР // Рукокрылые (Chiroptera). М.: Наука. С. 55–59.
- Курмаева Н.М., Дерябина М.М., 2013. Особенности распространения малой вечерницы (*Nyctalus leisleri*) на крайнем востоке лесостепного Поволжья // Лесостепь Восточной Европы: структура, динамика и охрана. Сборник статей Междунар. науч. конференции, посвященной 140-летию со дня рождения И.И. Сапрыгина. Пенза: Изд-во ПГУ. С. 311–312.
- Курмаева Н.М., Смирнов Д.Г., Ильин В.Ю., 2005. К статусу редких видов рукокрылых Южного Урала // Животный мир Южного Урала и Северного Прикаспия: Тезисы и материалы V региональной конференции. Оренбург: Изд-во “Оренбургская губерния”. С. 48–52.
- Лавров И.А., Гунько А.А., Цурихин Е.А., Баранов С.М., Соколов Ю.В. и др., 2010. Пещеры Поволжья, Урала и Приуралья. Статистический справочник. Набережные Челны: НГПИ. 71 с.
- Ленева Е.А., 2015. Особенности распространения и биологии двухцветного кожана в Оренбургской области // Альманах молодой науки. № 3. С. 33–38.
- Млекопитающие Казахстана. Насекомоядные и Рукокрылые, 1985. Алма-Ата: Наука Казахской ССР. Т. 4. 280 с.
- Огнев С.И., 1928. Звери Восточной Европы и Северной Азии. М.–Л.: ГИЗ. Т. 1. 631 с.
- Панютин К.К., 1980. Рукокрылые / В кн.: Итоги мечения млекопитающих. М.: Наука. С. 23–46.
- Положенцев П.А., 1935. К фауне млекопитающих и гадюк Бузулукского бора // Материалы по изучению природы Среднего Поволжья. Вып. 1. М. – Куйбышев. С. 77–96.
- Рахматулина И.К., 2010. Проблема изучения миграций и мечения рукокрылых (Chiroptera) в европейской части России и на Кавказе // Plecotus et al. № 13. С. 91–94.
- Руди В.Н., 1996. Отряд Рукокрылые – Chiroptera Blumenbach, 1779 // Млекопитающие Оренбургской области. Оренбург: Изд-во ОГПИ. С. 25–32.
- Руди В.Н., 2000. Фауна млекопитающих Южного Урала: Монография. Оренбург: Изд-во ОГПУ. 207 с.
- Сабанеев Л.П., 1874. Позвоночные Среднего Урала и географическое распространение их в Пермской и Оренбургской губерниях. М.: Изд-во МОИП. 206 с.
- Скрипальщикова А.М., 2015. Данные о зимующих рукокрылых в гипсовых пещерах Южного Предуралья // Материалы всероссийской молодежной конференции “Биоспелеология Кавказа и других районов России” (ИПЭЭ РАН, г. Москва, 3–4 декабря 2015 г.). Кострома: Костромской печатный дом. С. 72–75.

- Смирнов Д.Г., 2013. Организация сообществ и популяций рукокрылых (Mammalia: Chiroptera) в условиях умеренно-континентального климата России: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Пенза. 46 с.
- Смирнов Д.Г., Вехник В.П., 2014. Исследование территориального поведения гигантской вечерницы на Самарской луке методом радиотелеметрии // Поведение и поведенческая экология млекопитающих. Материалы 3-й науч. конф. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 120.
- Смирнов Д.Г., Курмаева Н.М., Ильин В.Ю., 2004. Об изменчивости и таксономическом статусе усатых ночниц *Myotis mystacinus* s. l. на юге Среднего Поволжья // *Plecotus et al.* № 7. С. 31–40.
- Снитько В.П., 2007. Сезонная пространственная дифференциация половых групп в популяциях оседлых видов рукокрылых (Chiroptera, Vespertilionidae) Южного Урала // *Экология*. № 5. С. 362–368.
- Снитько В.П., 2011. Ночница Наттерера (*Myotis nattereri* (Kuhl 1817)) у восточной границы ареала (Урал) // *Зоологический журнал*. Т. 90. № 10. С. 1245–1254.
- Снитько В.П., Снитько Л.В., 2012. Методы установки и использования паутинных сетей для отлова рукокрылых // *Зоологический журнал*. Т. 91. № 12. С. 1520–1526.
- Снитько В.П., Снитько Л.В., 2015. Рукокрылые (Chiroptera, Vespertilionidae) Предуралья и Южного Урала (Республика Башкортостан) // *Зоологический журнал*. Т. 94. № 12. С. 1436–1456.
- Снитько В.П., Снитько Л.В., 2015а. Рукокрылые (Chiroptera, Vespertilionidae) Южного Зауралья (Курганская область) // *Зоологический журнал*. Т. 94. № 2. С. 233–240.
- Снитько В.П., Снитько Л.В., 2017. Новые данные о распространении рукокрылых (Chiroptera, Vespertilionidae) в Оренбургской области // *Зоологический журнал*. Т. 96. № 1. С. 83–89.
- Снитько В.П., Снитько Л.В., 2017а. Рукокрылые (Chiroptera, Vespertilionidae) Южного Урала (Челябинская область) // *Зоологический журнал*. Т. 96. № 3. С. 320–349.
- Снитько В.П., Снитько Л.В., 2018. Ночница степная *Myotis davidii* на Южном Урале // *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*. Т. 123. № 1. С. 34–37.
- Снитько В.П., Снитько Л.В., 2019. Рукокрылые природного парка “Мурадымовское ущелье” (Республика Башкортостан) // *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*. Т. 124. Вып. 4. С. 10–14.
- Снитько В.П., Снитько Л.В., 2019а. Новые данные о распространении нетопыря Куля *Pipistrellus kuhlii* (Chiroptera: Vespertilionidae) в Предуралье и Южном Урале // *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*. Т. 124. Вып. 2. С. 16–19.
- Снитько В.П., Снитько Л.В., 2020. Первая находка гигантской вечерницы (*Nyctalus lasiopterus*) на Южном Урале // *Зоологический журнал*. Т. 99. № 3. С. 347–350.
- Снитько В.П., Снитько Л.В., 2020а. Первая находка гигантской вечерницы (*Nyctalus lasiopterus*) в Челябинской области // *Наука, природа и общество. Научное издание. Материалы всероссийской конф. Миасс: ЮУ ФНЦ МиГ УрО РАН*, С. 120–121.
- Снитько В.П., Снитько Л.В., 2021. Новая находка *Nyctalus lasiopterus* (Schreber, 1780) на Урале // *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*. Т. 126. Вып. 4. С. 3–9.
- Снитько В.П., Снитько Л.В., 2022. Новые данные по распространению малой вечерницы (*Nyctalus leisleri* Kuhl, 1817) на восточном пределе ареала // *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*. Т. 127.
- Стрелков П.П., 1963. Отряд Chiroptera – Рукокрылые // *Млекопитающие фауны СССР. Ч. 1. Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР. Под общим руководством И.И. Соколова*. Вып. 82. М.–Л.: Изд-во Академии наук СССР. С. 122–218.
- Стрелков П.П., 2001. Материалы по зимовкам перелетных видов рукокрылых (Chiroptera) на территории бывшего СССР и смежных регионов. Сообщение 1. *Vespertilio murinus* L. // *Plecotus et al.* № 4. С. 25–40.
- Стрелков П.П., 2002. Материалы по зимовкам перелетных видов рукокрылых (Chiroptera) на территории бывшего СССР и смежных регионов. Сообщение 2. *Nyctalus noctula* // *Plecotus et al.* № 5. С. 35–56.
- Стрелков П.П., Ильин В.Ю., 1990. Рукокрылые (Chiroptera, Vespertilionidae) юга Среднего и Нижнего Поволжья // *Труды АН СССР. Зоол. ин-т*. Т. 225. С. 42–167.
- Чибилев А.А., 1995. Природа Оренбургской области. Ч. I. Физико-географический и историко-географический очерк. Оренбургский филиал Русского географического общества. Оренбург: ОАО “Южный Урал”. 128 с.
- Чибилев А.А., 2014. Заповедник “Оренбургский”: история создания и природное разнообразие. Екатеринбург: Институт степи УрО РАН, Оренбургское отделение Русского географического общества, ООО “УИПЦ”. 139 с.
- Чибилев А.А., Симак С.В., Юдичев Е.Н., 1993. Млекопитающие Оренбургской области и их охрана: Материалы для Красной книги Оренбургской области. Екатеринбург: УИФ “Наука”. 62 с.
- Эверсманн Э.А., 1850. Естественная история Оренбургского края. Естественная история млекопитающих животных Оренбургского края, их образ жизни, способы ловли и отношение к промышленности. Казань: Тип. Казанского ун-та. Ч. 2. 294 с.
- Artyushin I., Lebedev V., Bannikova A., Kruskop S., 2012. A molecular reappraisal of the taxonomic status of *Eptesicus serotinus turcomanus* // *Vespertilio*. № 16. P. 31–42.
- Dietz C., Helversen O., 2004. Illustrated identification key to the bats of Europe. Electronic Publication. Version 1.0. Tuebingen and Erlangen (Germany). 72 p.
- Estók P., 2011. Present status of a rare bat species, *Nyctalus lasiopterus* (Schreber, 1780) in Hungary // *Hystrix Italian Journal of Mammalogy (n.s.)*. V. 22. № 1. P. 99–104.
- Eversmann E.F., 1845. Vespertiones in promontoriis Uralensibus tractibusque confinibus observati. Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes. Moscou. V. 18. № 2.

- P. 489–516. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://www.biodiversitylibrary.org/page/45492429#page/3/mode/1up>
- Hutterer R., Ivanova T., Meyer-Cords C., Rodrigues L., 2005. Bat migration in Europe. A review of banding data and literature. Bonn: Federal Agency for Nature Conservation. 162 p.
- Matveev V.A., Kruskop S.V., Kramerov D.A., 2005. Revalidation of *Myotis petax* Hollister, 1912, and its new status in connection with *M. daubentonii* (Kuhl, 1817) (Vespertilionidae, Chiroptera) // *Acta Chiropterologica*. V. 7. № 1. P. 23–37.
- Sörensen T., 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content // *Kongelige Danske Videnskabernes Selskab. Biol. skrifter*. Bd. V. 4. P. 1–34.
- Strelkov P.P., 1969. Migratory and stationary bats (Chiroptera) of the European part of the Soviet Union // *Acta Zool. Cracoviensia*. № 14. P. 393–439.
- Zhigalin A., 2019. New data on David's myotis, *Myotis davidii* (Peters, 1869) (Mammalia, Chiroptera, Vespertilionidae), in Siberia and the Urals // *Biodiversity Data Journal*. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://www.researchgate.net/publication/332632530>

BATS (CHIROPTERA, VESPERTILIONIDAE) OF THE ORENBURG REGION

V. P. Snit'ko¹, *, L. V. Snit'ko¹

¹South Ural Scientific Centre of Mineralogy and Environmental Geology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Chelyabinsk Region, Miass, 456317 Russia

*e-mail: snitko@ilmeny.ac.ru

Information, both new and old, is summarized concerning all 16 species of bats recorded from the Orenburg Region, southern Urals, Russia, including the places and dates of records, the bat relative abundances and occurrences, the age and sex compositions, the ways of the stay, the distribution, and the environmental status. The species *Vespertilio murinus*, *Pipistrellus nathusii*, *Nyctalus noctula*, *Myotis dasycneme*, *M. daubentonii* and probably *Eptesicus serotinus* are especially widespread and abundant in the Orenburg Region, amounting to 92.1% of all bats trapped. Further two species, *Plecotus auritus* and *Myotis brandtii*, are widespread, but uncommon (3.6% of all captures). Four species, *Myotis davidii*, *Eptesicus nilssonii*, *Nyctalus leisleri* and *Pipistrellus kuhlii* (3.7%), are rare, distributed locally, whereas *Nyctalus lasiopterus*, *Myotis nattereri*, *Pipistrellus pygmaeus* and *Myotis mystacinus* (0.6%), are very rare. Compared to other Ural regions, the Orenburg Region supports a greater diversity of bats, which is primarily associated with a large variety of natural and landscape conditions and a more southerly location. The bat fauna of the Orenburg Region, as well as the faunas of the Volga region, cis-Urals and Urals, is a transboundary Eurasian version of the East European bat complex which includes, in addition to European species, Central Asian ones as well. The data obtained indicate that the territory of the Orenburg Region encompasses range limits of nine bat species. The southern distribution limits are being identified for *Myotis nattereri*, *M. mystacinus* and *Eptesicus nilssonii*, the northern ones for *Pipistrellus kuhlii*, *Eptesicus serotinus* and *Myotis davidii*, the eastern ones for *Nyctalus lasiopterus*, *N. leisleri* and *Pipistrellus pygmaeus*. All species living at the range borders are rare in the Orenburg Region and are recommended for inclusion in a regional Red Data Book.

Keywords: fauna, distribution, relative abundance, occurrence, South Urals

КРАТКОЕ СООБЩЕНИЕ

УДК 599.426

**ЗИМНИЕ И ВЕСЕННИЕ УЧЕТЫ РУКОКРЫЛЫХ
В КЕМЕРОВСКОЙ ОБЛАСТИ**© 2022 г. А. А. Маслов^{a, b, c, *}, А. В. Комолова^c^aФГБНУ “Федеральный исследовательский центр фундаментальной и трансляционной медицины”,
Новосибирск, 630060 Россия^bИнститут систематики и экологии животных СО РАН,
Новосибирск, 630091 Россия^cЭкспедиционный клуб “Образ жизни”,
Новосибирск, 630073 Россия

*e-mail: a.maslov.nsc@gmail.com

Поступила в редакцию 29.03.2021 г.

После доработки 26.01.2022 г.

Принята к публикации 13.02.2022 г.

На территории Кемеровской области в трех пещерах и одной штольне впервые проведены учеты рукокрылых, обнаружено пять видов летучих мышей. Район исследования находится на стыке Алтайского края, Новосибирской и Кемеровской областей. Этот участок Салаирского кряжа недостаточно хорошо изучен и при этом, возможно, играет большую роль в жизни рукокрылых региона как в период зимовки, так и в период летнего размножения. Приведена информация о видовом составе летучих мышей с указанием пола (в тех случаях, когда он был определен).

Ключевые слова: Vespertilionidae, распространение, Западная Сибирь, новая находка

DOI: 10.31857/S0044513422080086

Изучение рукокрылых сопряжено с рядом трудностей в планировании, организации и проведении работ. Скрытная зимовка в подземных полостях затрудняет зимние учеты летучих мышей. Многие пещеры и шахты сложно посещать в зимнее время года ввиду удаленности от очищенных дорог. Кроме того, внутри подземных полостей зверьки могут располагаться в узостях или на значительной высоте, что затрудняет определение вида и подсчет количества особей. Кроме того, вероятен систематический зимний недоучет зверьков, связанный с малоизученностью спелеологических участков и существованием некоторого количества неизвестных, неоткрытых пещер.

Район исследования находится в Кемеровской обл. вблизи границы с Новосибирской обл. (запад Промышленновского и Гурьевского районов Кузбасса) и является своеобразным “белым пятном” на карте фаунистических исследований юга Западной Сибири. Район расположен в пределах Салаирского кряжа, сведения о хироптерофауне которого к 2008 г. характеризовались как отрывочные и крайне неполные (Васеньков и др., 2008).

В последние 10–15 лет пещеры Салаирского кряжа были хорошо обследованы со стороны Но-

сибирской обл. (Васеньков, 2009), однако северо-восточный склон кряжа оставался неизученным. Также известно о находках рукокрылых в центральной части Кемеровской обл. и на Кузнецком нагорье, вблизи с границей с республикой Хакасия (Орлова и др., 1963; Шубин, 1971; Стуканова, 1976). В основном это обусловлено тем, что в этом регионе проводятся работы по изучению фауны млекопитающих. В районе нашего исследования по данным Красной книги Кемеровской обл. известны лишь единичные встречи рукокрылых в окрестностях оз. Танай (Ильяшенко, Лучникова, 2012; Скалон, Ильяшенко, 2012). Несмотря на то, что здесь имеются пещеры и действующие ООПТ, у нас нет информации о проведении на данной территории зимних учетов или летних отловов.

Цель данной работы – изучить население рукокрылых в пещерах северо-восточного склона Салаирского кряжа. Работа является частью проекта по изучению коронавирусов, циркулирующих в природных резервуарах на территории Сибири, их разнообразия и патогенного потенциала. Такие исследования сложно проводить, не имея данных о структуре и динамике популяций носителей этих вирусов, маршрутах их сезонных пере-

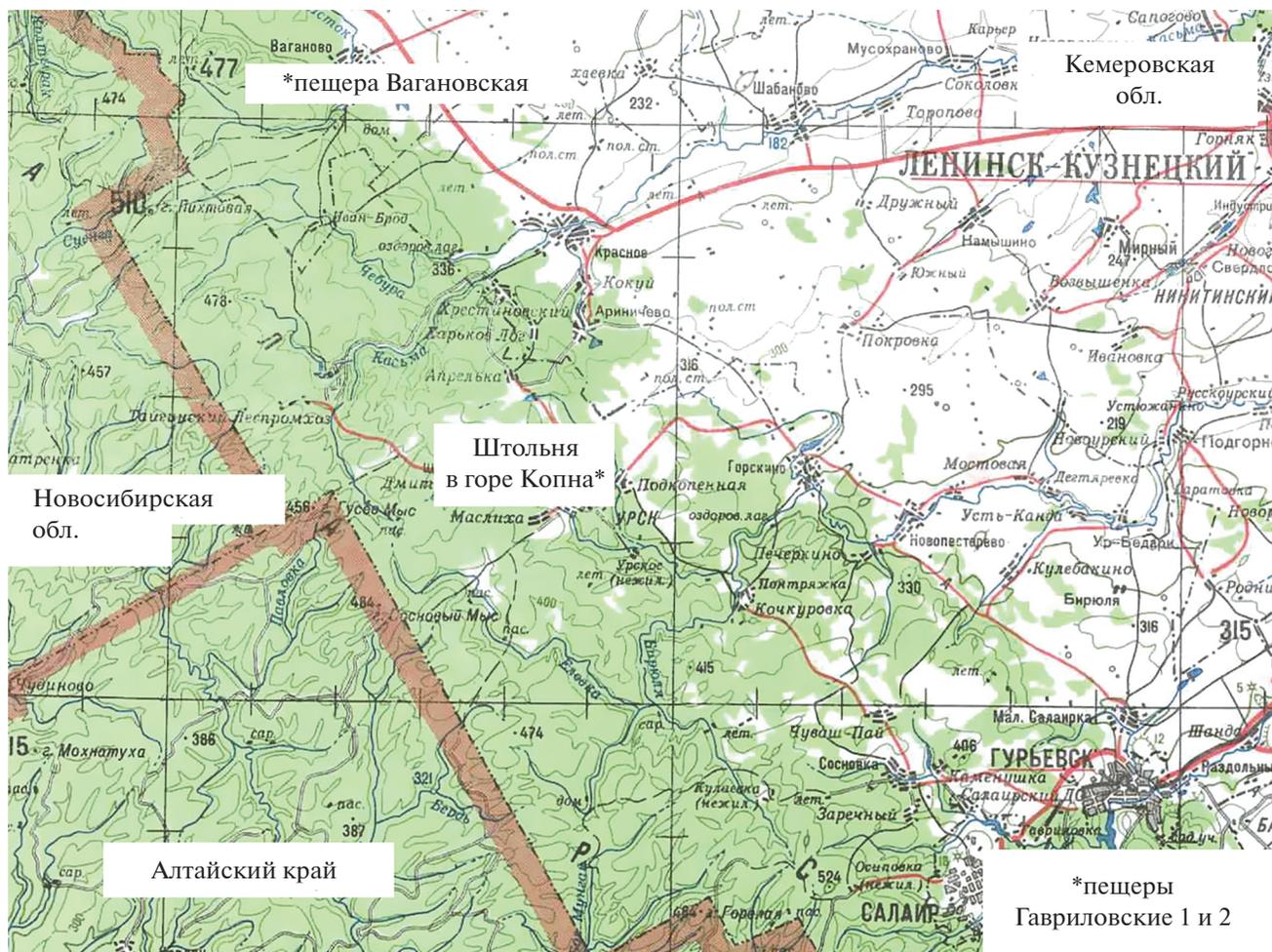


Рис. 1. Схема района работ.

мешений и, в случае рукокрылых, местах массовых зимовок.

Мы проводили исследования в Гурьевском и Промышленовском районах Кемеровской обл. в трех точках – пещера Гавриловская (18.11.2020 и 2.05.2021), пещера Гавриловская-2 (однократный учет 2.05.2021), штольня Копненского месторождения (18.11.2020, 5.01.2021 и 2.05.2021 г., причем учет проводился только в январе и мае) и безымянная пещера каньона р. Исток в окрестностях с. Ваганово (однократный учет 17.11.2020).

Схема района работ представлена на рис. 1.

Пещера Гавриловская – небольшая естественная полость глубиной около 15 м и протяженностью около 280 м, заложенная в известняках на расстоянии 2 км от д. Гавриловка Гурьевского р-на Кемеровской обл. Пещера Гавриловская-2 находится в 600 м к северо-востоку от Гавриловской (первой) пещеры и представляет собой узкую горизонтальную щель, переходящую в грот. Протяженность пещеры около 30 м, глубина – около

пяти. Здесь и далее под протяженностью пещеры имеется в виду суммарная длина ее ходов, а под глубиной – разница между высотой входа в пещеру и самой глубокой ее точкой.

Штольня в горе Копна, она же штольня Копненского месторождения, – горизонтальная искусственная полость протяженностью порядка 100 м, заложенная в наклонно падающих сланцах в 4 км от пос. Урск Гурьевского р-на Кемеровской обл. Это практически прямая геологоразведочная штольня сечением приблизительно 2.5×2.5 м с полузаваленным овальным входом размерами 0.5×1 м.

Безымянная пещера в каньоне р. Исток в некоторых источниках упоминается как Вагановская и расположена приблизительно в 2.5 км от с. Ваганово Промышленовского р-на Кемеровской обл. Пещера представляет собой небольшую (не более 20 м длиной) горизонтальную щель, слегка приподнимающуюся вверх и сужающуюся в конце.

Таблица 1. Результаты зимних и весенних учетов рукокрылых

Название полости и дата учета	<i>Myotis petax</i>	<i>Myotis sibiricus</i>	<i>Myotis dasycneme</i>	<i>Murina hilgendorfi</i>	<i>Plecotus ognevi</i>
Штольня в горе Копна (5.01.2021)	1 (М-, F-)	2 (М 2, F 0)	0	150+ (М 1, F 5)	1 (М 1, F 0)
Штольня в горе Копна (2.05.2021)	1	0	0	150 (М 0, F 1)	0
Пещера Гавриловская (18.11.2020)	61 (М 13, F 6)	10 (М 4, F 2)	1 (М 0, F 1)	0	2 (М 0, F 1)
Пещера Гавриловская (2.05.2021)	60 (М 1, F 0)	30 (М 2, F 0)	50	70	0
Пещера Гавриловская-2 (2.05.2021)	1	0	0	12	0
Пещера в каньоне р. Исток (17.11.2020)	0	0	1 (М 0, F 1)	0	0

Примечания. Для каждого вида указано общее количество учетных зверьков, в скобках приведено количество самцов (М) и самок (F) в тех случаях, когда пол зверьков был определен.

В осенне-зимнее время в п. Гавриловская, штольне горы Копна и пещере в каньоне р. Исток мы проводили визуальные учеты численности рукокрылых, некоторых зверьков снимали со стен пещеры для кольцевания и измерения и параллельно определяли пол животного. В остальных случаях пол не определяли. В весеннее время визуальные учеты рукокрылых проводили в п. Гавриловская, п. Гавриловская-2 и в штольне горы Копна. Пол не определяли, со стен пещеры для повторных измерений снимали только ранее окольцованных зверьков. Температуру воздуха измеряли только в ходе весенних учетов цифровым термометром WS-1500 с отдельно расположенным дополнительным датчиком. Измерения проводили на расстоянии не менее 30 м от входа в пещеру, при этом корпус термометра с встроенным датчиком располагали на уровне пола, а дополнительный датчик — на уровне крупных скоплений летучих мышей.

За время работ в трех пещерах и одной штольне Кемеровской обл. учли не менее 370 летучих мышей пяти видов: ночница восточная (*Myotis petax* (Hollister 1912)), ночница сибирская (*M. sibiricus* (Kastschenko 1905)), ночница прудовая (*M. dasycneme* (Boie 1825)), трубконос сибирский (*Murina hilgendorfi* (Peters 1880)) и ушан сибирский (*Plecotus ognevi* (Kishida 1927)). Насколько известно авторам, в этих естественных и искусственных полостях учеты рукокрылых проводятся впервые. Мы окольцевали 34 зверька, у 35 особей определили пол. Результаты зимних и весенних учетов представлены в табл. 1. В пещере Гавриловская мы также обнаружили гуано в боковом ответвлении привходовой части пещеры, при этом ни осе-

нию, ни весной летучие мыши не были отмечены в этой части пещеры.

При повторных учетах в этих полостях мы обнаружили ранее окольцованных зверьков: одну восточную ночницу и двух сибирских ночниц в пещере Гавриловская и трех сибирских трубконосов в штольне горы Копна. В пещере Гавриловская 2.05.2021 на входе обнаружили один труп прудовой ночницы, в остальных учетах трупы рукокрылых не встречали. Температура воздуха на уровне пола 2.05.2021 в пещере Гавриловская 4.5°C, в штольне горы Копна 5.5°C. Температура воздуха на уровне крупных скоплений летучих мышей (0.7–2.0 м от пола в пещере Гавриловская и 1.5–2.1 м в штольне в г. Копна) колебалась от 4.4–4.6 до 5.3–5.6°C соответственно, т.е. существенно не отличалась от температуры на уровне пола. Вероятно, в этих полостях температура остается положительной в течение всей зимы и в дальнейшем можно проверить это с помощью автономных логгеров температуры. Согласно этим данным зимовки мышей в пещерах Гавриловская и Гавриловская-2, а также в штольне горы Копна следует считать успешными.

Роль этих полостей в летнем размножении и осеннем роении рукокрылых, особенности формирования зимовочных колоний только предстоит изучить. Так, пещера Гавриловская по размеру и строению сравнима с пещерой Барсуковская. В Барсуковской пещере располагается самая многочисленная за Уралом зимовочная колония летучих мышей, насчитывающая не менее двух тысяч зверьков (Васеньков, 2009). При этом в Гавриловской пещере учтено чуть более двух сотен рукокрылых. Комплексное сравнение данных

пещер может стать хорошей моделью для сравнения населения рукокрылых северо-западной части (Новосибирская обл.) и северо-восточного склона (Кемеровская обл.) Салаирского хребта, южная часть которого доходит до Алтайского края. Характер расположения гуано позволяет предположить также формирование летней выводковой колонии в этой пещере, хотя без специальных исследований нельзя исключить роль летне-осеннего роения колонии рукокрылых в накоплении обнаруженного гуано. Стоит отметить, что при повторном весеннем учете в пещере Гавриловская мы обнаружили больше рукокрылых, чем осенью. Количество учтенных сибирских трубконосов и прудовых ночниц увеличилось на 70 и 49 зверьков соответственно. Количество учтенных сибирских ночниц отличается меньше, а восточных — практически не отличается. Поскольку мы проводили осенний учет 18.11.2020 после установления снежного покрова, следует объяснить изменение численности учтенных зверьков перемещениями летучих мышей внутри пещеры в ходе зимовки. Следует отметить, что данные зимнего и весеннего учетов в штольне в горе Копна практически совпадают. Это можно объяснить тем, что данная полость представляет собой практически прямую горную выработку. В штольне не так много недоступных взгляду учетчика щелей и скрытых полостей, которыми обычно богаты природные пещеры.

Наоборот, сибирский ушан в обоих дважды исследованных полостях был встречен только осенью или зимой. Вероятно, это связано с ранним пробуждением зверьков этого вида, однако для проверки этой гипотезы необходимы дополнительные исследования.

Полученные данные также важны для разработки и проведения природоохранных мероприятий, так как три из пяти встреченных видов рукокрылых внесены в Красную книгу Кемеровской области (прудовая ночница, сибирский ушан, сибирский трубконос). Для сибирского трубконоса это самая северная точка обнаружения на территории Кемеровской обл. Согласно Красной книге Кемеровской области, на зимовке сибирский трубконос может встречаться в количестве нескольких десятков особей (Оводов, 1972; Скалон, Ильяшенко, 2012). Обнаруженная нами зимовочная колония в штольне горы Копна насчитывает не менее 150 особей, таким образом ее можно считать крупнейшей известной зимовочной колонией этого вида на территории Кемеровской области. Примечательно, что эта колония расположена в искусственной полости. Это говорит о важности изучения рукокрылых в заброшенных и действующих горных выработках.

Таким образом, в Кемеровской обл. впервые проведены учеты рукокрылых в четырех подземных полостях. Обследованные нами пещеры и штольня представляют большой интерес и дополняют наши представления о распространении, сезонных перемещениях, местах летнего размножения и зимовки летучих мышей Западной Сибири, включая редкие виды. Данный район является неизученной частью Салаирского кряжа. Здесь необходимо проводить дополнительные исследования с целью мониторинга известных и обнаружения новых мест зимовок и летнего размножения рукокрылых.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны членам экспедиционного клуба “Образ жизни” Всеволоду Ефременко и Антону Васильеву за работу в экспедициях и ценные замечания по тексту.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект 20-04-60010 Вирусы).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Васеньков Д.А.*, 2009. Рукокрылые (Chiroptera, Mammalia) низкогорий юго-востока Западной Сибири. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск. 22 с.
- Васеньков Д.А., Томиленко А.А., Потапов М.А.*, 2008. Находки рукокрылых (Chiroptera, Mammalia) на Салаирском кряже // Зоологические исследования. Сборник трудов зоологического музея МГУ. Т. 49. С. 256–264.
- Ильяшенко В.Б., Лучникова Е.М.*, 2012. Красная книга Кемеровской области. Т. 2. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных. 2-е изд., перераб. и дополн. Кемерово: “Азия принт”. С. 164.
- Оводов Н.Д.*, 1972. Пещерные зимовки летучих мышей в южных районах Сибири. Новосибирск: Наука. С. 439–440.
- Орлова Н.Г., Дмитриев В.Е., Рыбаков С.А.*, 1963. Условия зимовок рукокрылых на восточном склоне Кузнецкого Алатау. Экология наземных позвоночных Сибири. Томск: Изд-во ТГУ. С. 53–59.
- Скалон Н.В., Ильяшенко В.Б.*, 2012. Красная книга Кемеровской области. Т. 2. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных. 2-е изд., перераб. и дополн. Кемерово: “Азия принт”. С. 171–172.
- Стуканова Т.Е.*, 1976. К экологии рукокрылых юго-востока Западной Сибири // Проблемы экологии. Томск: Изд-во ТГУ. Т. 4. С. 183–189.
- Шубин Н.Г.*, 1971. О рукокрылых Западной Сибири // Зоологический журнал. Т. 50. Вып. 8. С. 1262–1264.

WINTER AND SPRING RECORDS OF BATS FROM THE KEMEROVO REGION**A. A. Maslov^{1, 2, 3, *}, A. V. Komolova³**

¹*Federal State Budgetary Scientific Institution “Federal Research Center for Fundamental and Translational Medicine”,
Novosibirsk, 630060 Russia*

²*Institute of the Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences,
Novosibirsk, 630091 Russia*

³*“Lifestyle” Expeditionary Club, Novosibirsk, 630073 Russia*

**e-mail: a.maslov.nsc@gmail.com*

Bat surveys in three caves and one adit in the Kemerovo Region, Western Siberia, reveal five species. The study area covers a part of the Salair Mountain Ridge located at the junction of the Altai Territory, and the Novosibirsk and Kemerovo regions, still being insufficiently well studied for bats. At the same time, this area may be important for bats in the study region, both during the wintering period and during the summer breeding season. Information on the bat species composition is provided, sexed when determined.

Keywords: Vespertilionidae, distribution, Western Siberia, new records