

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 паутинными 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 Силянтьева (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 Шатрищенской (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 достигаемостью замена теоретического распределения генеральной совокупности многовыборочным распределением. Для смоделированных композиций индексов находили бутстреп-оценки смещения среднего, стандартного отклонения ин-

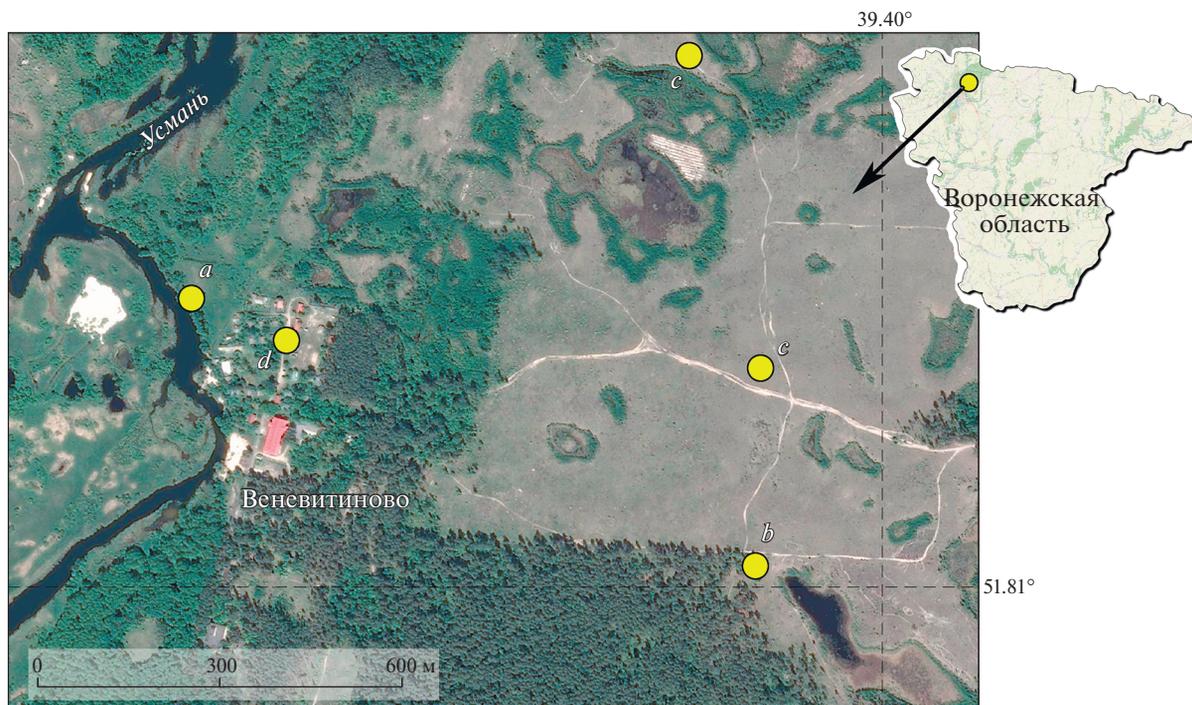


Рис. 1. Места ультразвуковой регистрации рукокрылых в окрестностях Биоцентра ВГУ «Веневитиново» в 2019–2020 гг. Биотопы: *a* – река, *b* – озеро, *c* – гарь, *d* – поселок.

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, осоки 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-

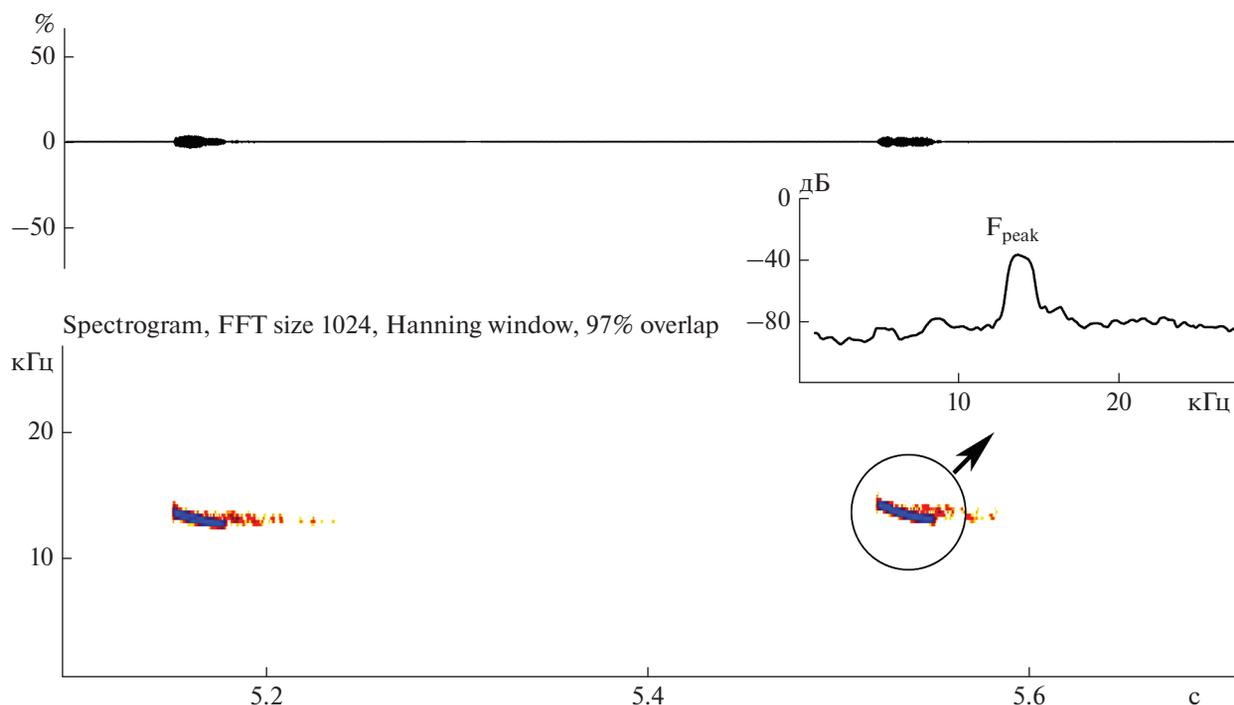


Рис. 2. Осциллограмма и сонограмма фрагмента записи *Nyctalus lasiopterus*, сделанной 15.06.2019 г. в Усманском бору (открытое пространство).

новых элементов ландшафта — частотномодулированные 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 частотномодулированные 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)

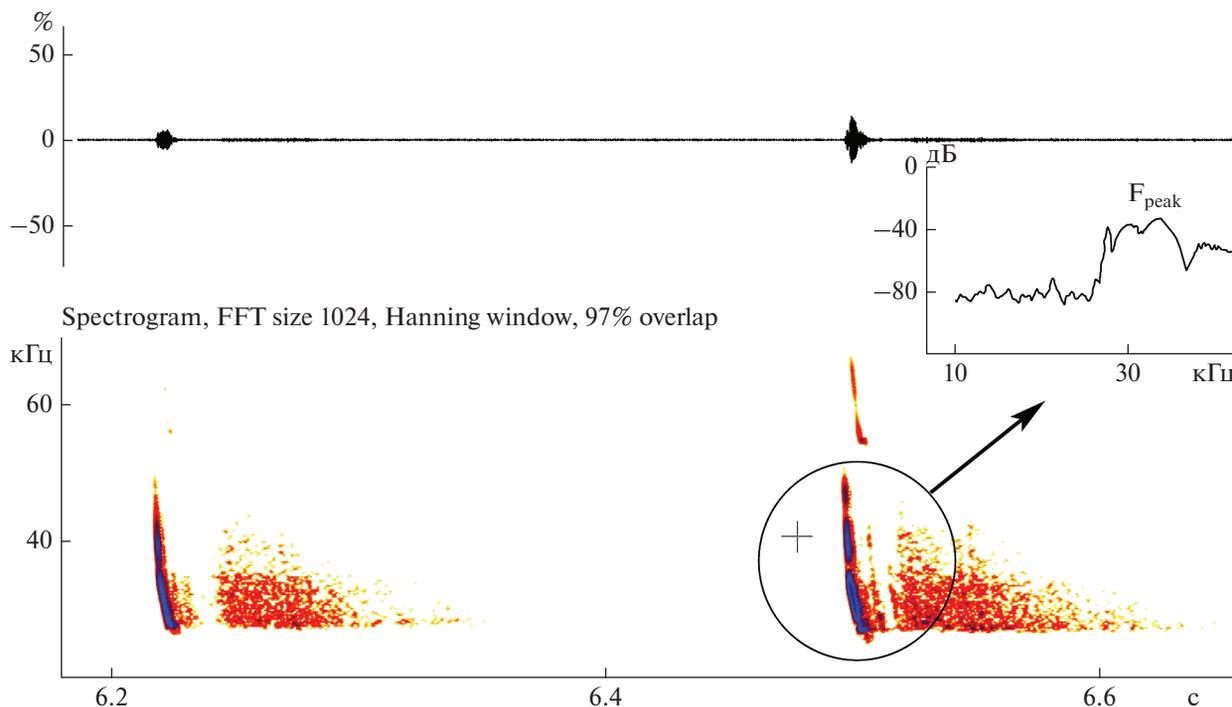


Рис. 3. Осциллограмма и сонограмма фрагмента записи *Eptesicus nilssonii*, сделанной 14.07.2019 г. в Усманском бору (около фоновых структур).

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

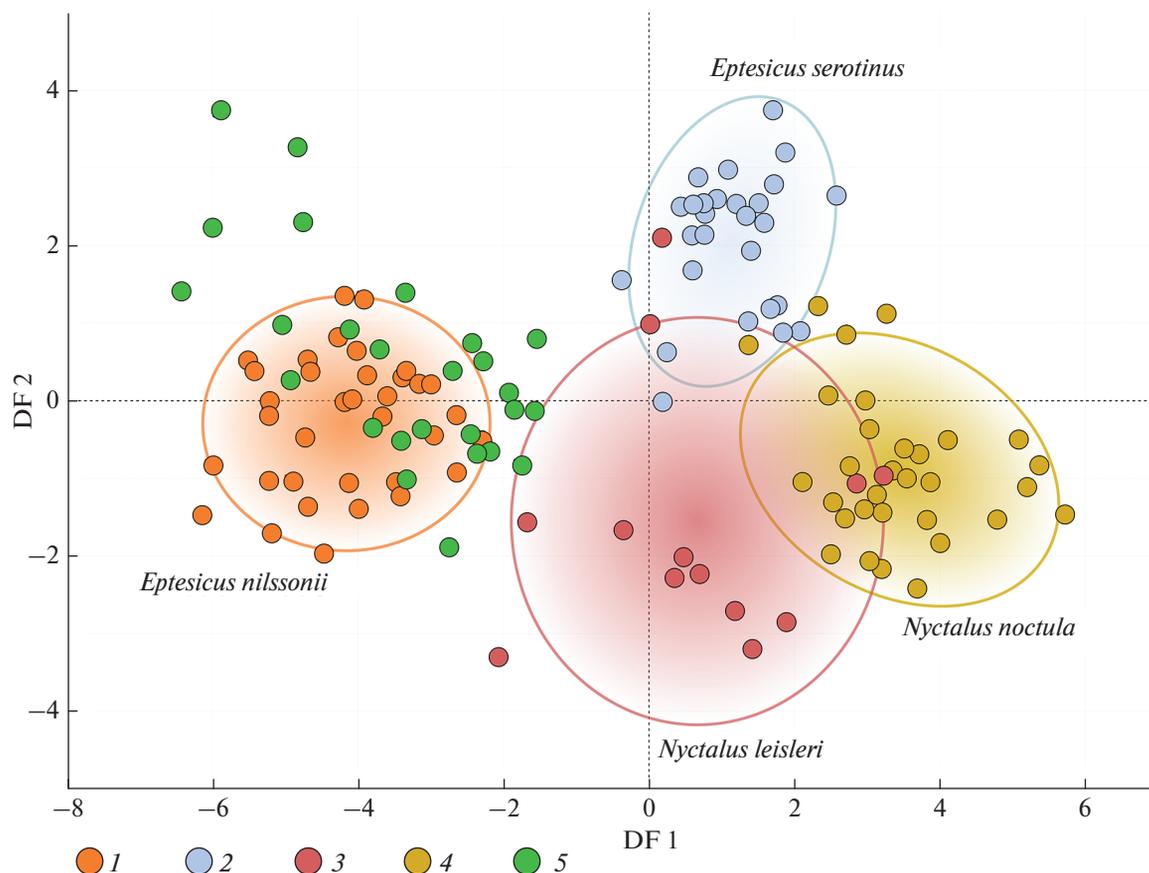


Рис. 4. Распределение ваучерных выборок *Eptesicus nilssonii* (1), *E. serotinus* (2), *Nyctalus leisleri* (3) и *N. noctula* (4), а также положение обучаемой выборки *E. nilssonii* (5) в пространстве двух дискриминантных функций.

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-

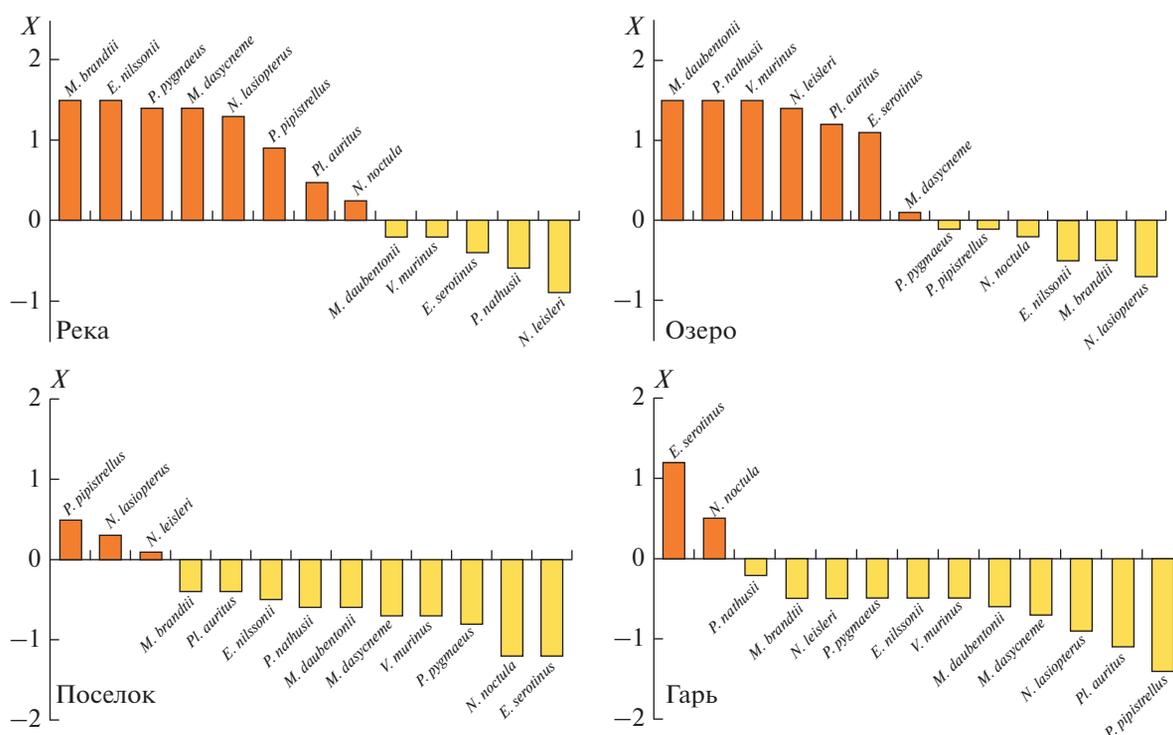


Рис. 5. Степень приуроченности (X) 13 видов рукокрылых к разным биотопам. Оранжевые столбцы – положительная приуроченность, желтые – отрицательная.

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

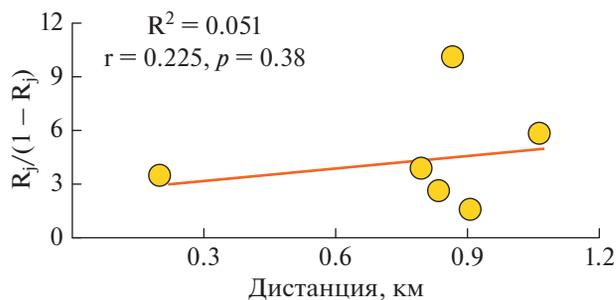


Рис. 6. Корреляция между значениями географической дистанции и бета-разнообразием при попарном сравнении биотопических выделов. Линия – оптимальная линейная регрессия; приведены коэффициент детерминации (R^2), коэффициенты корреляции теста Мантеля (r) и уровни статистической значимости (p).

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, Blumenbath, 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.
- Puechmaile 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