

На правах рукописи

Васеньков Денис Алексеевич

**РУКОКРЫЛЫЕ (CHIROPTERA, MAMMALIA) НИЗКОГОРИЙ
ЮГО-ВОСТОКА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ**

03.00.08 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Новосибирск – 2009

Работа выполнена в Институте систематики и экологии животных СО РАН

Научный руководитель: кандидат биологических наук
Потапов Михаил Анатольевич

Научный консультант: доктор биологических наук, чл.-кор. РАН
Евсиков Вадим Иванович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Ильин Владимир Юрьевич
(Пензенский государственный педагогический университет)

доктор биологических наук
Юдкин Владимир Алексеевич
(Институт систематики и экологии животных СО РАН)

Ведущая организация: Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова РАН

Защита диссертации состоится 12 мая 2009 г. в 12:00, на заседании Диссертационного совета Д 003.033.01 при Институте систематики и экологии животных СО РАН по адресу: 630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11.

Отзыв на автореферат просим направлять по адресу: 630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11, Диссертационный совет.
Факс: (383) 217-0973, e-mail: dis@eco.nsc.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ИСиЭЖ СО РАН

Автореферат разослан 11 апреля 2009 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Л. В. Петрожицкая

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследований. В зоологии, как и в любой другой науке, первичное накопление фактического материала сменяется его систематизацией и анализом. Однако в силу ряда причин изученность разных групп животных существенно различается. Среди млекопитающих (Mammalia) слабоизученной группой остаются Рукокрылые (Chiroptera) – второй по видовому богатству отряд, включающий около 1000 видов и распространенный практически всесветно, исключая Арктику, Антарктику и некоторые океанические острова (Кулик, Кучерук, 1989; Mickleburgh et al., 2002).

Исследование рукокрылых осложняется методическими трудностями, связанными с их специфическим образом жизни. Многие виды отличаются небольшими размерами их представителей, что вместе с сумеречно-ночной активностью, практически бесшумным полетом и использованием труднодоступных для исследователя убежищ значительно затрудняет проведение непосредственных наблюдений за ними и диктует необходимость применения при изучении рукокрылых специального оборудования. Наиболее активно исследования биологических особенностей и экологии рукокрылых проводятся со второй половины XX века в Европе, Северной Америке и некоторых тропических странах (Altringham, 1996; Neuweiler, 2000; Evelyn, 2003; ter Hofstede, 2005; Chaverri, 2007 и др.). Однако на карте изученности рукокрылых остается еще много «белых пятен», к каковым можно отнести территорию России к востоку от Уральских гор (Стрелков, 1999), где слабо изучен не только фаунистический состав, но и экологические особенности летучих мышей.

Удобным полигоном для изучения рукокрылых на территории к востоку от Урала является юго-восточная часть Западной Сибири, где на стыке обширной Западно-Сибирской равнины и Алтае-Саянской горной страны формируется широкий спектр биотопов, пригодных для обитания видов рукокрылых с различными требованиями к среде. Последние работы, где были обобщены собранные к тому моменту сведения по фауне и некоторым аспектам биологии рукокрылых, частично захватывающие рассматриваемый нами регион, вышли в свет более 30 лет назад (Стуканова, 1976; Юдин и др., 1979). Таким образом, необходимость проведения исследований по распространению, экологии и особенностям зимовки рукокрылых в условиях континентального климата юго-востока Западной Сибири назрела давно.

Цель исследования – выявление характера пространственного распределения и особенностей экологии рукокрылых, обитающих в условиях низкогорий Западной Сибири.

Задачи исследования:

1. Уточнить видовой состав и распределение рукокрылых на исследуемой территории.
2. Определить встречаемость и относительное обилие рукокрылых в летний и зимний периоды. На основании этих данных уточнить природоохранный статус видов.
3. Оценить основные морфометрические характеристики рукокрылых

рассматриваемого региона.

4. Установить места зимовок рукокрылых на данной территории. На примере модельной пещеры (Барсуковская) изучить динамику микроклимата убежища в период зимовки рукокрылых.
5. На примере модельного вида (*Myotis petax*) изучить происходящие во время зимовки динамические процессы: изменения упитанности животных, половой структуры колонии и характера размещения особей в убежище в связи с изменением микроклиматических условий разных отделов пещеры.
6. Определить распределение половых групп модельного вида в репродуктивный период в пределах региона.

Научная новизна. В работе впервые представлены данные по распространению рукокрылых в низкогорьях Западной Сибири, полученные на основе массовых учетов, проведенных по единой методике, с определением видового и полового состава, в результате которых получены количественные оценки относительного обилия и встречаемости (Песенко, 1982; Стрелков, Ильин, 1990) видов. Впервые определены места массовых зимовок *M. blythii* в регионе, уточнены северо-западные границы ареалов *M. frater* и *M. ikonnikovi*. В данной работе впервые в России применен индекс физического состояния (упитанности) для оценки и сравнительного анализа состояния популяций рукокрылых. Впервые в Сибири для наиболее многочисленной колонии летучих мышей изучена динамика половой структуры и упитанности особей в течение зимовочного периода, выявлена связь этих показателей с характером размещения зверьков в убежище (одиночное или в плотных скоплениях).

Теоретическая и практическая значимость. Полученные в ходе проведенного исследования результаты вносят вклад в познание основ осуществления и регуляции жизнедеятельности рукокрылых в течение длительного периода зимнего переживания в районах с континентальным климатом. Полученные данные проливают свет на закономерности формирования пространственно-демографической структуры популяций гладконосых летучих мышей оседлых видов в репродуктивный период. Данные по распространению рукокрылых низкогорий Западной Сибири могут быть использованы как базовые для дальнейших фаунистических исследований, при составлении кадастровых карт хироптерофауны России. В результате проведенных исследований выявлен видовой состав и распространение рукокрылых на территории заповедников «Тигирекский» и «Кузнецкий Алатау». Полученные сведения могут быть использованы для планирования охраны нуждающихся в этом видов рукокрылых. Результаты исследования использованы при составлении региональных Красных Книг Новосибирской и Кемеровской областей, Алтайского края. Материалы исследования использованы при создании учебного фильма по программе «Природное наследие Новосибирской области» (ГОУ ВПО НГПУ).

Апробация работы. Материалы диссертации были доложены на VII и VIII съездах Териологического общества (Москва, 2003, 2007), «Сибирской зоологической конференции» (Новосибирск, 2004), конференциях «Изучение и

охрана горных экосистем Южной Сибири» (Барнаул, 2005), «Поведение и поведенческая экология млекопитающих» (Черноголовка, 2005), VIII, IX, X Пущинской школе-конференции молодых ученых «Биология – наука XXI века» (Пущино, 2004, 2005, 2006), «Экология: от генов до экосистем» (Екатеринбург; 2005), 6th International Zoo and Wildlife Research Conference on Behaviour, Physiology & Genetics (Berlin, 2007), а также на отчетной сессии института, межлабораторных семинарах и рабочих семинарах лаборатории экологических основ охраны генофонда животных и лаборатории структуры и динамики популяций животных ИСиЭЖ СО РАН.

Публикации. По материалам диссертации опубликована 20 работ, в том числе одна – в рецензируемом издании, рекомендованном ВАК для публикации основных материалов диссертации.

Объем и структура диссертации. Диссертация изложена на 147 страницах и состоит из введения, 5 глав, заключения, выводов, списка литературы (186 источников, из которых 57 – на иностранных языках) и двух приложений. Работа содержит 19 рисунков и 29 таблиц.

Благодарности. Работа выполнена под руководством к. б. н. М. А. Потапова, которому автор выражает глубокую и искреннюю признательность за всестороннюю поддержку и участие на всех этапах исследования. Автор признателен научному консультанту чл.-кор. РАН, д. б. н. В. И. Евсикову, чей интерес к теме и объекту исследования и поддержка позволили автору выполнить данную работу. Особую благодарность автор приносит А. А. Томиленко, вдохновившему на изучение рукокрылых и предоставившему часть своих неопубликованных данных за 2000–2004 годы, за неоценимую помощь в экспедиционных исследованиях и ряд ценных идей и замечаний в процессе работы. Автор благодарит к. б. н. Н. В. Сидорчук за помощь при сборе материала и поддержку при подготовке диссертации. Автор признателен за ценные советы специалистам-хироптерологам: к. б. н. Е. И. Кожуриной, к. б. н. С. В. Крускопу, А. М. Хританкову, к. б. н. В. В. Росиной, к. б. н. В. П. Снитько, к. б. н. А. С. Влащенко. Автор благодарит сотрудников лаборатории экологических основ охраны генофонда животных ИСиЭЖ СО РАН, в особенности – к. б. н. С. А. Абрамова за помощь и ценные критические замечания при подготовке диссертации. За содействие при подготовке и проведении исследований на территории заповедников автор признателен директору к. б. н. П. В. Голякову и сотрудникам заповедника «Тигирекский», директору к. б. н. А. А. Васильченко и зам. директора по НИР С. Г. Бабиной заповедника «Кузнецкий Алатау». Автор признателен А. В. Дубынину и И. Э. Смелянскому за существенную поддержку исследований на их начальном этапе, И. Ю. Чечулину, А. В. Зайковской, А. А. Котлову, студентам НГУ за помощь при сборе полевого материала, а также всем, кто содействовал выполнению данной работы. Значительная часть исследования выполнена благодаря поддержке грантами РФФИ (05-04-49257-а, 05-04-63149-э_к), Президента РФ (НШ-1038.2006.4), программы «Происхождение и эволюция биосферы» Президиума РАН.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Территория представляет стык Западно-Сибирской равнины (Городецкая, Лазуков, 1975) и Алтае-Саянской горной страны, или области (Схема ..., 1963; Алтайский край, 1978; Окишев, Петкевич, 1988). Обследованные участки относятся к следующим физико-географическим провинциям: равнинная часть

относится к Кулундинской провинции, низкогорные участки к северной части Алтая (Северо-западная алтайская провинция, Северо-алтайская провинция, Северо-восточная алтайская провинция) (Алтайский край, 1978), а также к провинции Салаирский кряж и провинции Кузнецкий Алатау и Горная Шория (Схема ..., 1963). В главе приводится характеристика исследованных провинций по наиболее важным для обитания рукокрылых параметрам (климат, рельеф, гидрологические условия, растительность).

ГЛАВА 2. ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ РУКОКРЫЛЫХ В УСЛОВИЯХ КОНТИНЕНТАЛЬНОГО КЛИМАТА И ИСТОРИЯ ИХ ИЗУЧЕНИЯ НА ЮГО-ВОСТОКЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

В главе рассматриваются особенности жизненного цикла рукокрылых континентального климата в летний и зимний периоды и история изучения рукокрылых юго-востока Западной Сибири. Приводится обзор литературы по таким аспектам экологии рукокрылых как размножение и пространственное распределение половозрастных групп в летний период; адаптации рукокрылых к зимней спячке, включая явление периодического пробуждения зверьков и феномен их объединения в скопления.

Анализ опубликованных работ по рукокрылым региона показал, что сведения об этих животных неполны и получены преимущественно «попутно», при изучении других групп животных. Последние работы, где были обобщены собранные к тому моменту сведения по фауне и некоторым аспектам биологии рукокрылых, частично захватывающие рассматриваемый нами регион, вышли в свет более 30 лет назад (Стуканова, 1976; Юдин и др., 1979). Достаточно полных и подробных исследований рукокрылых на зимовке в регионе практически не проводилось, лишь отдельные сведения могут быть почерпнуты из ряда опубликованных работ (Шубин, 1970; Оводов, 1972; Стуканова, 1976; Орлова и др., 1983; Томиленко, 2002; Росина, 2005).

ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал по теме диссертационной работы собран автором в период с марта 2001 г. по август 2008 г. на юго-востоке Западной Сибири. Получены сведения о рукокрылых из 47 мест отлова в Западной Сибири, расположенных между 80°08' – 88°42' с. ш. и 50°57' – 54°55' в. д. (рис. 1). В их число входит 18 пещер и 29 мест отлова вне пещер.

В летний период для обнаружения мест локализации рукокрылых и первичной идентификации видов по акустическим сигналам использовали ультразвуковой детектор D-100 (Pettersson Elektronik). Зверьков отлавливали в местах охоты и у входов в пещеры стандартным методом, с помощью паутинных сетей (5×10 м, размер ячеей 2×2 см) (Борисенко, Крускоп, 2003), что, как правило, позволяет получить более надежные оценки половой структуры популяций, чем регистрация зверьков в убежищах (Стрелков, 1999а). Дополнительно рукокрылых отлавливали при помощи мобильной ловушки (Борисенко, 1999) а также при осмотре потенциальных мест их дневного отдыха (постройки, дупла и полости под отставшей корой деревьев). Последние два метода являлись вспомогательными, с их помощью отловлено менее 1% всех учтенных в летнее время особей.

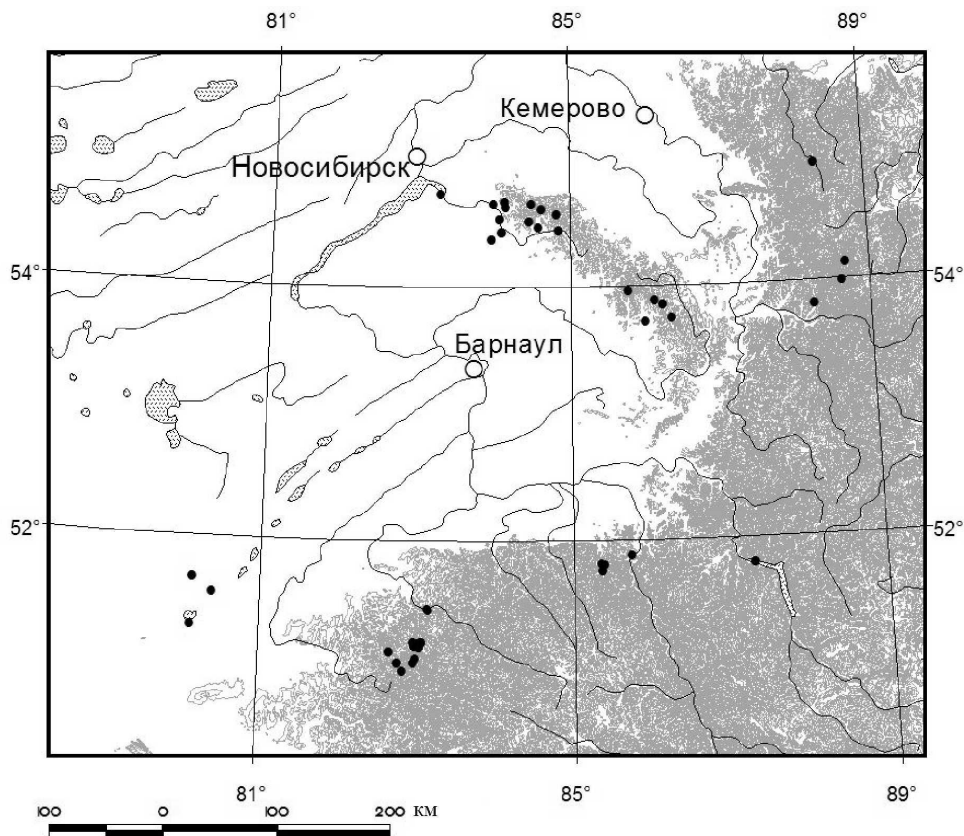


Рис. 1. Места сбора материала. – горные области выше 350 м н. у.

- – места отлова рукокрылых
- – города, центры субъектов РФ

В период зимовки рукокрылых обследовали пещеры Салаирского кряжа и Северо-Западного Алтая, использовали также данные по четырём пещерам Северного Алтая, любезно предоставленные А. А. Томиленко. В пещерах проводили визуальный учёт численности, отмечали характер размещения зверьков (одиночно или в агрегациях). Часть зверьков отбирали для уточнения видовой принадлежности, определения пола, промеров, взвешивания и кольцевания. Для минимизации беспокойства зверьков, неизбежного при стандартных манипуляциях, каждую пещеру посещали, как правило, не более чем дважды за зимний период. Долговременные наблюдения за ходом зимовки рукокрылых в условиях юго-востока Западной Сибири проводили в выбранной в качестве модельной Барсуковской пещере, где находится крупнейшая из известных для Сибири зимовочная колония (Томиленко, 2002).

Основными прижизненно регистрируемыми морфометрическими показателями особей служили масса тела (m) и длина предплечья (R). Массу тела определяли с помощью электронных весов ($\pm 0,1$ г). В летний период зверьков взвешивали через 12–18 часов после поимки для снятия эффекта разной наполненности пищеварительного тракта. В качестве основного показателя линейных размеров тела использовали длину предплечья (Борисенко и др., 2001), измеряемую с помощью штангенциркуля ($\pm 0,1$ мм). После проведения измерений и кольцевания летучих мышей выпускали в местах отлова. Для оценки физического состояния особей предложен и использован в данной работе индекс упитанности (BCI, body condition index), рассчитываемый на основе регрессии, отражающей линейную зависимость массы тела от показателя объема – куба длины предплечья (Васеньков,

Потапов, 2007). За «стандарт», т. е. за значение индекса, равное единице, для каждого вида рукокрылых принято среднее значение, отражающее физическое состояние взрослых самцов в летний (июнь–июль) период, когда оно наиболее стабильно, с соответствующим вычислением коэффициента регрессии.

Для индивидуального мечения рукокрылых использовали алюминиевые кольца серий VS, XK, XS, в соответствии с размерами зверьков (Панютин, 1980). Для подтверждения находок и уточнения видового определения 70 экземпляров после обработки передали на хранение в коллекцию зоомузея ИСиЭЖ СО РАН. Видовую принадлежность животных определяли с помощью определителей (Стрелков, 1963; Павлинов и др., 2002). Возрастные категории выделяли по способности к самостоятельному существованию и степени достижения дефинитивных размеров (Борисенко, 2000). В качестве основного определительного признака возрастных категорий (juv, sad, ad) использовали степень окостенения хрящевых прослоек в местах сочленения метакарпальных костей и фаланг передней конечности (Стрелков, 1963). У самок по состоянию сосков определяли наличие опыта лактации (Борисенко, 2000). Беременность определяли путем пальпации брюшной полости самок. Относительное обилие (доля особей вида среди всех учтенных особей) и встречаемость (доля числа мест регистрации вида от общего числа мест учета) рассчитывали по принятой методике (Песенко, 1982; Стрелков, Ильин, 1990).

За время работы сделано 7237 регистраций рукокрылых 11 видов: 5203 в зимнее время, 2034 в летнее время, 49 – весной и осенью. У 4998 особей определен пол, у 2949 – длина предплечья, у 2548 – масса тела. Окольцовано 1763 особи.

Для выяснения микроклиматических условий зимовки рукокрылых (температура, влажность) в четыре основных грота Барсуковской пещеры (привходовой отдел, верхний грот, нижний грот I и нижний грот II) были установлены гигрохроны DS1923-F5 (Dallas Semiconductor Corp.). Приборы укрепляли в потолочной части в расщелинах вблизи спящих зверьков. Всего за 140 суток наблюдений сделано 13440 измерений температуры и влажности.

Статистическая обработка проведена с помощью пакета Statistica 6.0 (StatSoft Inc., 2001). Методы анализа выбирали соответственно характеру распределения с проверкой по критерию Колмогорова-Смирнова.

ГЛАВА 4. ФАУНА РУКОКРЫЛЫХ ЮГО-ВОСТОКА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

4.1. Список видов рукокрылых юго-востока Западной Сибири

На основе анализа музейных коллекций, данных литературы и собственных материалов установлено, что на рассматриваемой территории обитает 11 видов рукокрылых, относящихся к 6 родам одного семейства (Павлинов, 2006):

Семейство Vespertilionidae Gray, 1821 – гладконосые рукокрылые

I. Род *Myotis* Каур, 1829 – ночницы

1. *Myotis blythii* (Tomes, 1857) – остроухая ночница
2. *Myotis frater* G. Allen, 1923 – длиннохвостая ночница
3. *Myotis brandtii* (Eversmann, 1845) – ночница Брандта
4. *Myotis ikonnikovi* Ognev, 1912 – ночница Иконникова

5. *Myotis petax* Hollister, 1912 – восточная ночница
6. *Myotis dasycneme* (Boie, 1825) – прудовая ночница
- II. Род *Plecotus* E. Geoffroy, 1818 – ушаны
 7. *Plecotus auritus* Linnaeus, 1758 – бурый ушан
- III. Род *Nyctalus* Bowdich, 1825 – вечерницы
 8. *Nyctalus noctula* (Schreber, 1774) – рыжая вечерница
- IV. Род *Eptesicus* Rafinesque, 1820 – кожаны
 9. *Eptesicus nilssonii* (Keyserling et Blasius, 1839) – северный кожанок
- V. Род *Vespertilio* Linnaeus, 1758 – двухцветные кожаны
 10. *Vespertilio murinus* Linnaeus, 1758 – двухцветный кожан
- VI. Род *Murina* Gray, 1842 – трубконосы
 11. *Murina leucogaster* Milne-Edwards, 1872 – сибирский (большой) трубконос

4.2. Характеристика видов рукокрылых (видовые очерки)

Приводимые в диссертации видовые очерки включают русское и латинское названия вида, фотографию, замечания по систематике, общее описание ареала вида, известные находки в регионе, новые места находок в регионе (выявленные автором), карту находок, описание находок в смежных регионах, особенности распространения. Для взрослых особей приведены основные измерения (масса тела, длина предплечья) а также соотношение полов. Представленность видов отражена показателями относительного обилия и встречаемости (Песенко, 1982; Стрелков, Ильин, 1990). Указан природоохранный статус видов в регионе и в России (Рукокрылые России ..., 2001).

4.3. Видовой состав и распределение рукокрылых на юго-востоке Западной Сибири

В результате наших исследований получены новые данные по распространению видов рукокрылых в регионе. Впервые в Западной Сибири обнаружена массовая зимовка *M. blythii*, для *M. ikonnikovi* и *M. frater* существенно расширены известные границы ареалов за счет находок в северных низкогорных провинциях: Салаирском кряже и Кузнецком Алатау.

Максимальное видовое разнообразие рукокрылых отмечено на Северо-Западном Алтае, где обнаружены все 11 видов, зарегистрированных для юго-востока Западной Сибири (табл. 1). Для остальных провинций число обнаруженных видов варьирует от 4 (Кулунда) до 10 (Салаирский кряж). Только один вид, *M. petax*, был отмечен во всех провинциях региона.

Если не брать в расчет *N. noctula*, охотящуюся высоко над кронами деревьев и потому часто недоучитываемую при отлове паутинными сетями, то самым малочисленным видом по результатам наших учетов в регионе является *M. frater*. Этот вид встречен во всех низкогорных провинциях, однако везде редок. Среди отловленных нами особей этого вида большинство составляли самцы (80%). Сходное соотношение полов получено В. В. Росиной (2004г) для этого вида в пещерах Северного Алтая. Как в наших отловах, так и у В. В. Росиной самки были представлены исключительно особями, не имевшими опыта выкармливания детенышей. Таким образом, условия и места

размножения длиннохвостой ночницы в регионе остаются неизвестными. *M. frater*, как редкий вид, требует специальных мер охраны.

Таблица 1

Видовой состав рукокрылых в физико-географических провинциях региона

Вид	Провинции					
	Салаир	Кузнецкий Алатау	С.-В. Алтай	С. Алтай	С.-З. Алтай	Кулунда
<i>M. blythii</i>	–	–	–	–	+	–
<i>M. frater</i>	+	+	+	+	+	–
<i>M. brandtii</i>	+	+	+	+	+	–
<i>M. ikonnikovi</i>	+	+	+	+	+	–
<i>M. petax</i>	+	+	+	+	+	+
<i>M. dasycneme</i>	+	–	+	+	+	+
<i>P. auritus</i>	+	+	+	+	+	–
<i>N. noctula</i>	+	–	+	–	+	+
<i>E. nilssonii</i>	+	+	+	+	+	–
<i>V. murinus</i>	+	+	–	–	+	+
<i>Mu. leucogaster</i>	+	+	+	+	+	–
Всего видов:	10	8	9	8	11	4

Другой вид рукокрылых, нуждающийся в специальных мерах охраны – *M. blythii*. Указанный вид обнаружен только на Северо-Западном Алтае и для него на юго-востоке Западной Сибири известна единственная, хотя и многочисленная, выводковая колония (Стрелков, 1963; Горетовская и др., 2002). Высока вероятность, что других выводковых колоний, обеспечивающих воспроизводство этого вида, в регионе не существует. Для успешного существования популяции *M. blythii* на юго-востоке Западной Сибири требуется сохранение этой колонии.

В большинстве обследованных провинций доминирующим видом в летний период по относительному обилию является *M. petax* (табл. 2). Содоминантом в большинстве провинций является *M. brandtii*.

Для юго-востока Западной Сибири находки рукокрылых в зимний период известны в пещерах и подобных им убежищах с небольшими положительными температурами (Оводов, 1972а, б; Ботвинкин, Вахрушев, 1982; Горетовская и др., 2002; Томиленко, 2002; Росина, 2005). Зимой в обследованных убежищах нами обнаружено восемь видов летучих мышей из одиннадцати, отмеченных в регионе в летнее время (табл. 3). Наиболее массовым видом является *M. petax*, ее доля составляет более половины всех учтенных особей. Самые крупные зимовочные колонии летучих мышей обнаружены в относительно небольших пещерах Салаирского кряжа, что, по всей видимости, обусловлено наличием здесь и на прилегающих равнинных территориях лишь малого числа пригодных для зимовки убежищ. Это вызывает концентрацию зверьков и рост численности колоний по сравнению с Алтаем, где рукокрылые распределяются по большому числу известных пещер, в результате чего численность колоний невелика (Оводов, 1972а, б; Малков, 1993; Горетовская и др., 2002; Росина, 2005).

Таблица 2

Относительное обилие рукокрылых в физико-географических провинциях в летний период, %

Вид	Провинции						
	Салаир (n = 240)	С. Алтай (n = 43)	Кулунда (n = 158)	С.-В. Алтай (n = 189)	С.-З. Алтай (n = 525)	Кузнецкий Алатау (n = 167)	Всего (n = 1322)
<i>M. frater</i>	–	2,3	–	3,2	2,3	2,4	1,7
<i>M. brandtii</i>	19,2	48,8	–	11,1	18,3	35,3	18,5
<i>M. ikonnikovi</i>	1,3	4,7	–	3,2	7,0	10,2	4,9
<i>M. petax</i>	15,8	<u>41,9</u>	55,1	66,7	65,0	41,9	51,5
<i>M. dasycneme</i>	10,0	2,3	<u>20,3</u>	7,9	1,0	–	5,8
<i>P. auritus</i>	0,4	–	–	1,6	1,1	0,6	0,8
<i>N. noctula</i>	1,7	–	0,6	–	0,4	–	0,5
<i>E. nilssonii</i>	<u>20,8</u>	–	–	2,1	1,3	6,6	5,4
<i>V. murinus</i>	30,4	–	24,1	–	1,7	1,2	9,2
<i>Mu. leucogaster</i>	0,4	–	–	4,2	1,9	1,8	1,7

Примечание: жирным шрифтом выделен наиболее многочисленный вид в провинции, подчеркиванием – второй по численности вид в провинции; n – число учтенных особей.

Таблица 3

Видовой состав, численность и относительное обилие рукокрылых в убежищах в зимний период

Вид	зимовочные пещеры												Относительное обилие, %
	Салаир				Северо-Западный Алтай				Северный Алтай				
	Барсуковская	Верх-Икская	Егорьевская	дренажный тоннель	Ящур	Мрачная	Древняя	Драгунская	Большая Кырлынская	Малая Кырлынская	Каторжная	Пролетарская	
<i>M. blythii</i>	–	–	–	–	76	2	2	–	–	–	–	–	3,0
<i>M. frater</i>	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,04
<i>M. brandtii</i>	32	7	20	2	–	–	–	–	4	20	–	–	3,1
<i>M. petax</i>	1105	295	59	–	10	8	1	–	7	0	–	2	55,1
<i>M. dasycneme</i>	61	36	–	–	2	1	1	–	–	–	–	–	3,7
<i>P. auritus</i>	8	2	–	–	2	1	–	2	5	2	3	7	1,2
<i>E. nilssonii</i>	–	–	–	–	–	1	–	–	2	1	–	–	0,1
<i>Mu. leucogaster</i>	387	400	46	43	21	2	2	2	3	2	–	2	33,7
n, экз.	<u>1594</u>	740	125	45	111	15	6	4	21	25	3	11	

Примечание: жирным шрифтом выделен наиболее многочисленный вид в регионе, подчеркиванием – крупнейшая зимовочная колония рукокрылых; «–» – вид не обнаружен; n – число учтенных особей

Крупнейшая известная на сегодняшний день в Сибири зимовочная колония рукокрылых обитает в Барсуковской пещере (Томиленко, 2002), использованной нами в качестве модельной для изучения процессов, происходящих с рукокрылыми на зимовке. В данном убежище доминирующим по численности видом является *M. petax*, ставшая модельным объектом в этом

исследовании.

ГЛАВА 5. ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ РУКОКРЫЛЫХ ЮГО-ВОСТОКА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ НА ПРИМЕРЕ ВОСТОЧНОЙ НОЧНИЦЫ (*Myotis petax*)

Особенности экологии рукокрылых в условиях указанного региона рассмотрены на примере *M. petax*, наиболее массового и широко распространенного вида. Кроме того, *M. petax* в ранг вида выделена лишь недавно (Павлинов, 2006; Matveev et al., 2005), что делает необходимым описание основных ее характеристик. Ранее данный вид рассматривали в качестве подвида водяной ночницы *M. daubentonii*, и при его описании нередко использовали характеристики последней, распространенной к западу от Омской области (Юдин и др., 1979; Павлинов и др., 2002). Данное обстоятельство затрудняет сравнение экологии этих внешне схожих, но географически разобщенных видов (Matveev et al., 2005). Детальные работы по различным аспектам биологии *M. petax* практически отсутствуют. Все вышесказанное обусловило выбор *M. petax* в качестве модельного вида для изучения экологии рукокрылых региона.

5.1. Особенности существования рукокрылых в зимнее время

Зимовка – наиболее критический период в жизни летучих мышей северных широт. В условиях юго-востока Западной Сибири она продолжается около семи месяцев, с октября по апрель. В это время рукокрылые лишены возможности питаться и переживают этот период в состоянии зимней спячки в убежищах (как правило, в естественных пещерах), защищающих их от негативных внешних воздействий.

Зимняя спячка проходит в чередовании длительных периодов оцепенения при температуре тела, близкой к температуре окружающей среды, и пробуждений, во время которых зверьки разогреваются и могут перемещаться по убежищу (Стрелков, 1971). Показано, что каждое пробуждение летучих мышей энергетически весьма затратный процесс, на который расходуется большая часть внутренних запасов энергии, используемой во время зимовки (Speakman et al., 1991; Thomas, 1995). Длительность периода между пробуждениями у рукокрылых может варьировать от нескольких дней до нескольких месяцев (Стрелков, 1971). Существует несколько гипотез, объясняющих пробуждение зверьков (Park et al., 2000), которые можно разделить на две группы по обуславливающим его причинам, биотической и абиотической природы.

I. Пробуждения, провоцируемые действием абиотических факторов:

1. Поиск оптимальных температурных условий (Boyles et al., 2006).
2. Компенсация потерь влаги (из-за дыхания и испарения через кожные покровы) в убежищах с недостаточной влажностью воздуха (Thomas, Cloutier, 1992; Thomas, Geiser, 1997).

II. Пробуждения, провоцируемые действием биотических факторов:

3. Избавление от побочных продуктов метаболизма (Park et al., 2000).
4. Участие в размножении (спаривание) (Boyles et al., 2006).
5. Питание (актуально для районов с мягким климатом) (Avery, 1985; Brigham, 1987).

5.2. Динамика численности *Myotis petax* в зимовочном убежище, связь с микроклиматическими показателями

Исследование включало проверку возможного влияния на летучих мышей и их активность во время зимовки факторов абиотической природы. Динамика основных микроклиматических параметров (влажности, температуры) зимовочного убежища была изучена на примере Барсуковской пещеры. Барсуковская пещера – коридорно-лабиринтового типа карстового происхождения. Часть ходов в силу своей узости недоступна для обследования человеком. Ранее А. А. Томиленко (2002, личн. сообщ.) отметил нарастание численности *M. petax* в процессе зимовки в доступной для наблюдения части пещеры. Изменение численности рукокрылых в разных частях убежищ в течение зимнего периода отмечено и другими исследователями (Стрелков, 1971; Ильин, 1992; Rehak et al., 1994). В областях с мягкой зимой изменение численности летучих мышей возможно за счет перемещения между убежищами (Мазинг, 1987). В условиях холодных зим перелеты рукокрылых между удаленными убежищами маловероятны, и изменение численности зверьков определяется их перераспределением между разными отделами внутри пещеры.

Для оценки влияния температуры и влажности на динамику размещения рукокрылых соответствующие показатели регистрировали в гротах-расширениях (привходовом отделе, в верхнем гроте, нижнем гроте I и нижнем гроте II) Барсуковской пещеры, где во время зимовки сосредоточена основная часть регистрируемых животных.

Во всех отделах пещеры влажность воздуха в течение зимовки оставалась стабильной и практически равной 100% (рис. 2). В условиях стопроцентной влажности воздуха, окружающего зимующих зверьков, потери влаги через испарение сведены к минимуму. Таким образом, в условиях Барсуковской пещеры необходимость компенсации потерь влаги не является фактором, определяющим пробуждение и перемещение *M. petax*.

Температурные колебания в верхнем гроте, нижнем гроте I и нижнем гроте II были незначительны и не превышали 0,7°C (рис. 2). Существенно большие колебания, более 5°C, зафиксированы в привходовом отделе. Ранее не было обнаружено зависимости распределения рукокрылых в Барсуковской пещере от температуры воздуха (Томиленко, 2002). Согласно полученным нами данным, рост численности *M. petax* в течение зимы в доступной для наблюдения части пещеры не связан с динамикой температуры в верхнем гроте, нижнем гроте I и нижнем гроте II, где концентрируется основная масса регистрируемых зверьков, однако обратно скоррелирован с температурой в привходовом отделе ($r_s = -0,9$, $p < 0,05$) (рис. 3). Вероятно, перемещение рукокрылых в наблюдаемую часть пещеры происходит из отделов, недоступных для обследования и сходных с привходовым отделом по динамике температурного режима.

5.3. Динамика упитанности *Myotis petax* в зимовочный период

Пробуждение летучих мышей и перемещение по зимовочному убежищу связаны с повышенным расходом энергетических запасов организма

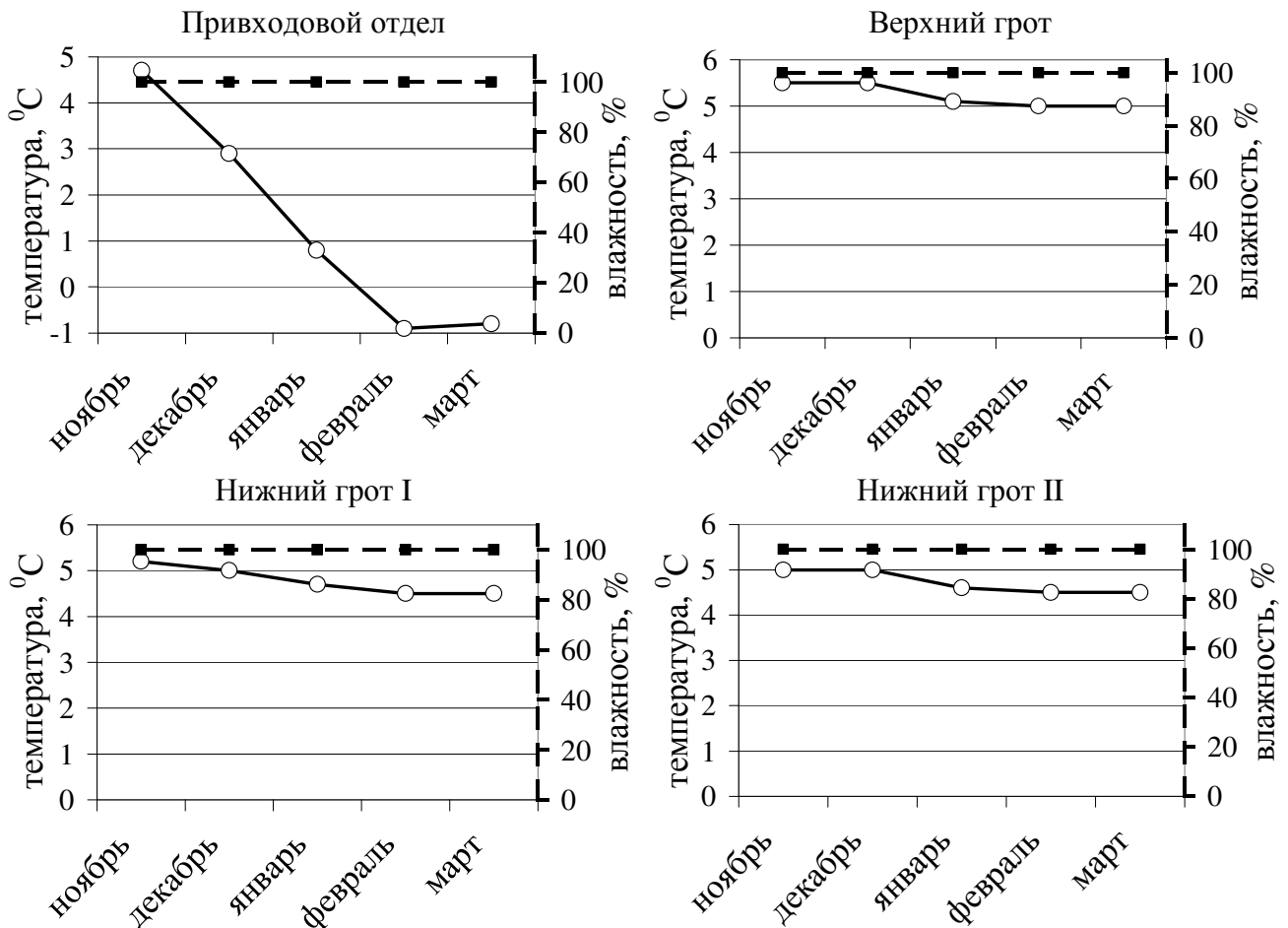


Рис. 2. Динамика температуры (сплошные линии) и влажности (пунктир) воздуха в отделах Барсуковской пещеры

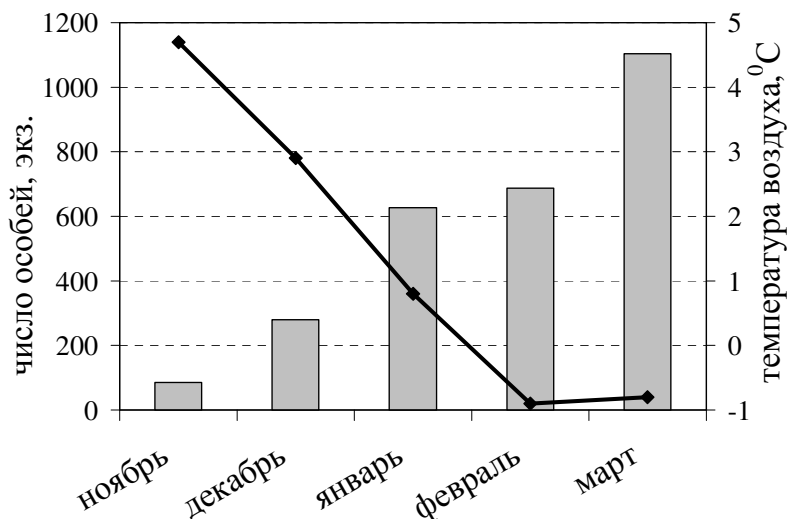


Рис. 3. Изменение температуры воздуха в привходовом отделе (график) и численности *M. retax* (гистограмма) в течение зимовки в доступной для наблюдения части Барсуковской пещеры.

(Thomas, 1995). Для оценки изменения физического состояния (упитанности) особей *M. retax* в течение зимовки мы использовали индекс упитанности (Васеньков, Потапов, 2007). Примененная нами методика расчета использована в применении к рукокрылым впервые. Всего индекс определен для 655 особей.

В процессе зимовки в условиях отсутствия питания средние значения

индекса упитанности *M. petax* снижаются (ANOVA: $F = 110,9$, $df = 4$, $p < 0,0001$) (рис. 4). Значение этого показателя у самок в зимний период превышает таковое у самцов (ANOVA: $F = 38,6$, $df = 1$, $p < 0,0001$). Уже в марте и у самцов, и у самок индекс упитанности принимает значения, меньшие единицы. В апреле происходит дальнейшее снижение этого показателя. Вылет с зимовки и возможность питаться у рукокрылых в условиях юго-востока Западной Сибири появляются преимущественно лишь в мае (Юдин и др., 1979). Это значит, что при естественной изменчивости популяции по упитанности некоторая часть зверьков, имеющих наименьшие значения индекса, попадает в «зону риска» и погибает от истощения, не дожив до окончания бескормного периода. Так как каждое пробуждение рукокрылых – энергозатратный процесс (Thomas, 1995), то беспокойство, причиняемое колонии в зимний период, ускоряет расходование зверьками энергетических резервов организма и увеличивает вероятность гибели животных до вылета, что необходимо учитывать при проведении исследований и планировании охранных мероприятий.

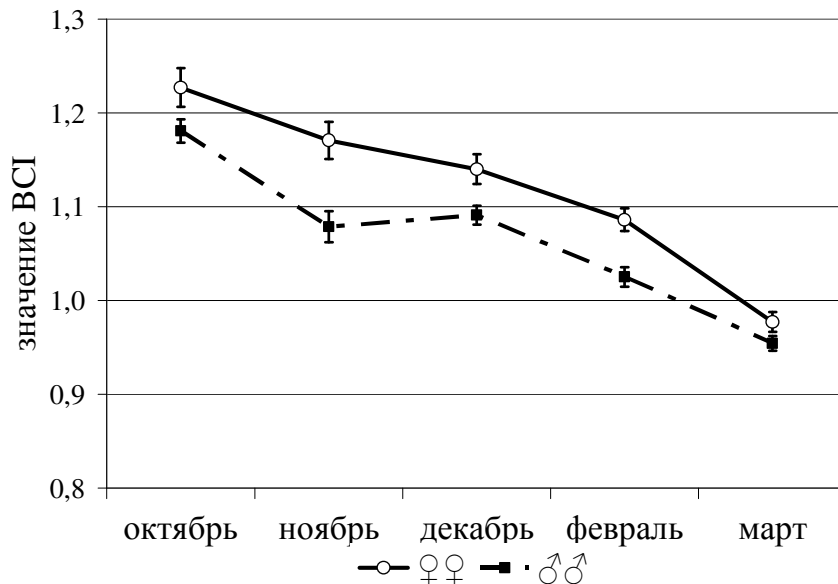


Рис. 4. Динамика упитанности *M. petax* BCI ($M \pm SE$) в течение зимовки в доступной части Барсуковской пещеры.

5.4. Связь упитанности особей *Myotis petax* с объединением в агрегации

Ранее показано, что в процессе зимовки параллельно процессу перемещения особей *M. petax* в доступную для наблюдения часть Барсуковской пещеры происходит объединение зверьков в плотные скопления (агрегации), причем, в отличие от *M. daubentonii* (Стрелков, Ильин, 1990; Смирнов и др., 1999), *M. petax* образует более многочисленные (до 90 особей) агрегации (Томиленко, 2002). Объединение в скопления – поведенческий феномен с важным физиологическим и экологическим значением для зимоспящих организмов (Boyles et al., 2008). Однако изучение зимней спячки обычно ограничено описательными полевыми наблюдениями, либо лабораторными физиологическими исследованиями, в которых недостает экологического контекста.

Объединение летучих мышей в плотные скопления (агрегации) на зимовке чаще всего объясняют сокращением расходования энергии зверьками

на теплоотдачу в окружающую среду (Орлова и др., 1983). Однако, поскольку температура тела зверьков, находящихся в состоянии зимней спячки, близка к температуре окружающей среды (Geiser, 2004a), то потери тепла во внешнюю среду минимальны, и, соответственно, экономия энергии от объединения в агрегации также будет незначительна.

Показано, что преимущества объединения рукокрылых в агрегации могут обуславливаться уменьшением потерь тепла на разогрев при пробуждении зверьков (Boyles et al., 2008). В качестве следствия авторы предположили, что стремление к образованию агрегаций будет более выражено у животных с относительно меньшей упитанностью. Мы использовали полученные нами данные по упитанности особей *M. petax* в Барсуковской пещере для проверки этого предположения. Проведено сравнение упитанности зверьков, расположенных в пещере одиночно и объединенных в агрегации (табл. 4). Для самцов не выявлено различий по упитанности между особями, размещающимися одиночно и в скоплениях. Для самок такие различия обнаружены только в марте. Однако в этом месяце самки в скоплениях более упитаны, чем располагающиеся одиночно. Таким образом, предположение об отрицательной связи упитанности зверьков со стремлением к образованию агрегаций (Boyles et al., 2008) на нашем материале не подтвердилось. Вероятно, для изучаемой нами популяции *M. petax* объединение зверьков в скопления обусловлено другими причинами, для выявления которых требуются дополнительные исследования.

Таблица 4

Различия в упитанности одиночных и объединенных в агрегации особей *M. petax* в Барсуковской пещере в зимний период (критерий Манна-Уитни; для сопоставления упитанности самок в октябре и ноябре недостаточно данных для анализа)

Пол		октябрь	ноябрь	декабрь	март	апрель
самцы	уровень значимости p	0,1	0,075	0,2	0,94	0,43
	значение U-критерия	48	53,5	1260	1292	51
	n, экз.	25	27	109	117	24
самки	уровень значимости p	–	–	0,25	<0,01	0,1
	значение U-критерия	–	–	118	138	36
	n, экз.	–	–	48	77	32

Примечание: жирным шрифтом выделены различия, достигающие достоверного уровня

5.5. Половой состав в агрегациях и среди одиночных особей *Myotis petax*

Анализ соотношения полов не показал статистически достоверных отличий между агрегациями и одиночно размещенными особями *M. petax* в начале зимовочного периода (октябрь: $\chi^2=0,02$; $p=0,87$) (рис. 5). В середине и конце зимы соотношение полов среди одиночных особей и в агрегациях различается (декабрь: $\chi^2=13,63$; $p<0,001$; март: $\chi^2=12,46$; $p<0,001$). Среди одиночных особей преобладают самцы, в то время как в агрегациях наблюдается близкое к равному соотношение полов. Таким образом, изначально сходное распределение полов в агрегациях и среди одиночных особей в начале зимовки сменяется к ее середине преобладанием самцов среди одиночных особей при практически равном соотношении полов в агрегациях.

Следовательно, существуют какие-то не выявленные нами факторы, обуславливающие большее стремление самцов к одиночному размещению по сравнению с самками. Различий в физическом состоянии (упитанности) самцов в агрегациях и среди одиночных особей, как было показано выше, нами не обнаружено. Скорее всего, диспропорция в соотношении полов среди одиночных особей и в скоплениях объясняется поведенческими различиями самцов и самок при выборе места для размещения в зимовочном убежище. К пока еще не изученным факторам, способным сказываться на соотношении полов среди одиночных особей и в агрегациях, можно отнести половое поведение (спаривание) в зимнее время. Не исключено, что большая доля самок в агрегациях связана с восстановлением к весне инстинкта стадности, который затухает в начале зимовки (Стрелков, 1971).

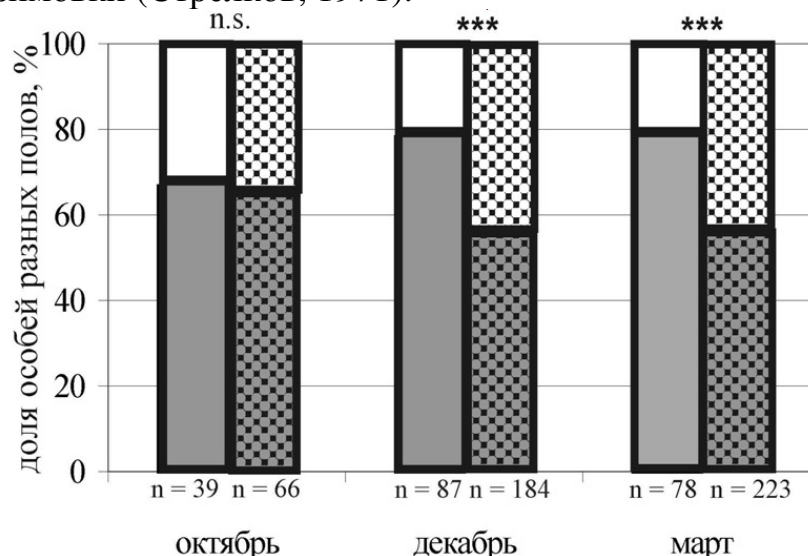


Рис. 5. Соотношение полов среди одиночных особей и в агрегациях *M. petax* в Барсуковской пещере. *** – достоверные отличия (тест χ^2).

одиночные животные

животные в скоплениях



5.6. Динамика наблюдаемого полового состава *Myotis petax* в течение зимовки

В целом, за весь период зимовки, самцы в Барсуковской пещере численно преобладают (55,6%), соотношение полов статистически достоверно отличается от 1:1 ($n=2265$; $\chi^2=14,4$ $df=1$; $p<0,001$) (рис. 6). Преобладание самцов в доступной для наблюдения части пещеры, отмечаемое в октябре (64,5%, $n=121$; $\chi^2=5,19$, $df=1$; $p<0,05$), к весне уменьшается, и в апреле соотношение полов становится практически равным (49,8%, $n=311$). Видимо, в начале зимовки самки в большей степени, чем самцы предпочитают размещаться в недоступной для обследования части пещеры.

Для многих видов летучих мышей среди нелетных детенышей наблюдается близкое к равному соотношение полов (Лихачев, 1980; Рахматулина, 2000). Для зимующих популяций оседлых видов в условиях холодного климата, как правило, отмечают доминирование самцов (Орлова и др., 1983; Стрелков, Ильин, 1990; Ефанова, 2004), что совпадает с результатами нашего исследования. Вероятно, для оседлых видов это связано с большей

смертностью и меньшей продолжительностью жизни самок (Хританков, Оводов, 2001), обусловленной большими энергетическими нагрузками на организм матери при вынашивании и выкармливании детенышей (Kurta et al., 1989).

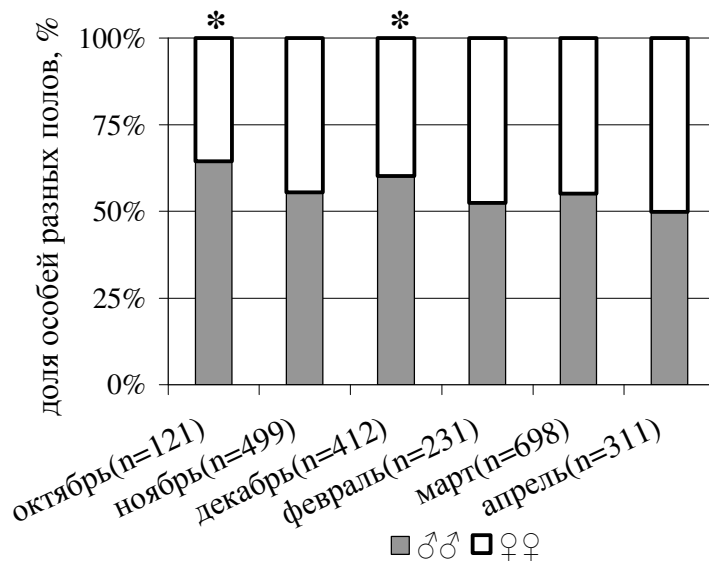


Рис. 6. Динамика соотношения полов *M. petax* в Барсуковской пещере в зимний период (* – достоверные отклонения от соотношения полов 1:1, тест χ^2).

5.7. Пространственно-временная динамика полового состава *Myotis petax* в местах летнего обитания

Окончание зимовки рукокрылых в условиях юго-востока Западной Сибири наблюдается в апреле – конце мая (Юдин и др., 1979). Повышение наружной температуры воздуха, появление насекомых позволяют летучим мышам вернуться к активному образу жизни вне зимовочного убежища. Вылет рукокрылых с мест зимовки происходит постепенно, интенсивность его зависит от погодных условий года (Стрелков, 1971; Ильин, 1992).

Уже в начале лета (8–9 июня) нами обнаружены беременные самки *M. petax* в равнинной части рассматриваемого региона, в Кулунде, на удалении от известных пещерных мест массовых зимовок, расположенных в низкогорьях юго-востока Западной Сибири. Соотношение полов среди отловленных в это время в Кулунде животных было существенно смещено в сторону самок (табл. 5), доля самцов составляла всего 8,9% ($n=79$; $\chi^2=31,4$; $df=1$; $p<0,001$). Среди же животных, отловленных в июне на местах охоты в низкогорьях Северо-Восточного Алтая, обнаружена лишь одна самка, все остальные особи были самцами – 97,0% ($n=33$; $\chi^2=17,83$; $df=1$; $p<0,001$).

Таблица 5

Соотношение полов среди взрослых особей *M. petax* в июне в равнинной и низкогорной провинциях

Провинция	Доля ♂♂, %	Всего, экз.	χ^2	p
Кулунда	8,9	79	31,4	<0,001
Северо-Восточный Алтай	97,0	33	17,83	<0,001

Рукокрылые в летнее время регистрируются как в местах охоты, так и у пещер, в том числе тех, в которых зимуют. Среди особей *M. petax*,

отлавливаемых в июле в местах охоты на низкогорных участках, отмечено значительное преобладание самцов (табл. 6). Самцы также преобладают в это время среди зверьков, отлавливаемых в пещерах или на залете в них, хотя в этом случае отклонение в соотношении полов от 1:1 выражено в меньшей степени.

В августе половой состав среди взрослых особей *M. petax* в низкогорных районах выравнивается как в местах охоты, так и в пещерах (табл. 7). Из обследованных в это время провинций лишь в Северо-Западном Алтае в местах охоты отклонения от соотношения полов 1:1 достигают статистически достоверного уровня. Вклад Северо-Западного Алтая обуславливает итоговую статистически достоверную диспропорцию в половом составе в пользу самцов для низкогорных районов в августе.

Таблица 6

Соотношение полов среди взрослых особей *M. petax* в июле в низкогорных провинциях

	Провинция	Доля ♂♂, %	Всего, экз.	χ^2	p
Места охоты	Кузнецкий Алатау	100,0	15		
	Салаир	86,4	22	5,13	<0,05
	Северо-Восточный Алтай	100,0	80		
	Северо-Западный Алтай	99,2	125	77,15	<0,001
	Итого:	98,3	242	145,13	<0,001
Пещеры	Салаир	79,8	124	24,24	<0,001
	Северо-Западный Алтай	100,0	4		
	Итого:	80,5	128	26,2	<0,001
Всего:		92,2	370	159,99	<0,001

Таблица 7

Соотношение полов среди взрослых особей *M. petax* в августе в низкогорных провинциях

	Провинция	Доля ♂♂, %	Всего, экз.	χ^2	p
Места охоты	Кузнецкий Алатау	54,5	33	0,13	0,71
	Салаир	50	4		
	Северный Алтай	72,2	18	1,05	0,31
	Северо-Восточный Алтай	50	10		
	Северо-Западный Алтай	92,3	26	9,37	<0,01
	Итого:	68,1	91	5,43	<0,05
Пещеры	Салаир	56,2	130	0,99	0,32
	Северо-Западный Алтай	100	2		
	Итого:	56,8	132	1,23	0,26
Всего:		61,4	223	5,9	<0,05

Таким образом, для юго-востока Западной Сибири показано значительное преобладание размножающихся самок *M. petax* в равнинной части региона в начале летнего периода. В июне и в июле в низкогорных провинциях, где расположены известные зимовочные убежища, отлавливаются преимущественно самцы. В августе в этих провинциях доля самок возрастает, видимо за счет их притока с прилегающих равнинных территорий.

Пространственное разобщение половых групп в репродуктивный период впервые было показано для мигрирующих видов летучих мышей (Стрелков, 1970, 1971а, 2001, 2002; Стрелков, Ильин, 1990). Для оседлых видов подобное

сезонное разделение половых групп по зонам зимовки и зонам размножения было на качественном уровне отмечено для рукокрылых южного Урала (Снитько, 2004). Методическая избирательность учетов в предшествовавших исследованиях, когда рукокрылых в летнее время регистрировали преимущественно в колониях, зачастую образованных самками, приводила к занижению доли самцов. Последние в силу своего одиночного и более скрытного, чем у самок, образа жизни реже попадали в поле зрения исследователей. Такая избирательность летних учетов ограничивала возможности исследователей в интерпретации полученных количественных данных (Стрелков, Ильин, 1990; Рахматулина, 2003). Используемая нами методика отловов рукокрылых с помощью паутинных сетей позволяет с равной вероятностью учитывать самцов и самок (Стрелков, 1999а). Собранный по единой методике материал позволил провести статистический анализ полового состава в рассматриваемых провинциях региона. Полученные нами данные хорошо согласуются с гипотезой о пространственном разобщении половых групп оседлых видов рукокрылых (Снитько, 2004). Таким образом, для юго-востока Западной Сибири впервые на количественном материале показано пространственное разобщение половых групп оседлых видов в период вывода потомства.

Явление разобщения половых групп, вероятно, носит общий характер как для оседлых (Снитько, 2004; Влащенко, 2008), так и для мигрирующих видов (Стрелков, 2001, 2002). Скорее всего, это явление определяется повышенной потребностью самок в период вынашивания и выкармливания детенышей в легкодоступном и обильном корме (Kurta et al., 1989; Rydell, 1989; Encarnacao, Dietz, 2006), которую для разных видов могут удовлетворить кормовые станции, в разной мере удаленные от зимовочных убежищ.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В разделе подведены краткие итоги исследования; определено место полученных результатов и новых сведений о распространении, фауне и экологии летучих мышей в структуре имеющегося научного знания о рукокрылых умеренных широт континентальной зоны северной Евразии.

ВЫВОДЫ

1. Фауна рукокрылых юго-востока Западной Сибири представлена 11 видами семейства *Vespertilionidae*. Из них на зимовке встречается 8 видов. В пределах региона наибольшим разнообразием характеризуется Северо-Западный Алтай – 11 видов, наименьшим – Кулунда – 4 вида.
2. Самым многочисленным видом в регионе, отличающимся наибольшим относительным обилием как в летних местообитаниях, так и на зимовке, является *Myotis petax*. По встречаемости в летний период *M. petax* делит первое место с *M. brandtii*, а в зимний – уступает лишь *Murina leucogaster* и *Plecotus auritus*.
3. К редким и нуждающимся в специальных мерах охраны на территории региона относятся *M. blythii* и *M. frater*.
4. В пределах исследуемого региона самые многочисленные зимовочные колонии рукокрылых обитают в пещерах Салаирского края.

5. Упитанность зверьков *M. petax* в убежище снижается в течение зимовки. В марте и апреле индекс упитанности опускается ниже значений, характерных для зверьков в летнее время. Упитанность самок выше упитанности самцов.
6. Наблюдаемое увеличение численности *M. petax* в доступной части пещеры в процессе зимовки обратно скоррелировано с изменением температуры в привходовом отделе.
7. В доступной для наблюдения части зимовочной колонии *M. petax* в начале зимовки преобладают самцы, к концу сезона соотношение полов приближается к равному.
8. В начале зимовки соотношение полов в агрегациях и среди одиночных особей *M. petax* не отличается. Начиная с середины зимовки среди одиночных особей доля самцов превышает таковую в агрегациях.
9. На территории юго-востока Западной Сибири наблюдается пространственное разобщение половых групп *M. petax* в период вывода потомства. В это время в равнинных районах наблюдается значительное преобладание самок, а в низкогорных – самцов. В конце лета соотношение полов среди взрослых особей в низкогорных районах выравнивается.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Томиленко, А. А. К изучению рукокрылых Салаирского Кряжа / А. А. Томиленко, Д. А. Васеньков // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд Териологического общества). Мат-лы Междунар. совещ. 6–7 февраля 2003 г., Москва. – Москва, 2003. – С. 355.
2. Васеньков, Д. А. Соотношение полов у водяной ночницы, *Myotis daubentonii* (Chiroptera, Mammalia), на зимовке / Д. А. Васеньков, А. А. Томиленко // Биология – наука XXI века: 8-я Междунар. Пущинская школа-конф. мол. уч. (Пущино, 17–21 мая 2004 г.). Сб. тез. – Пущино, 2004. – С. 192.
3. Томиленко, А. А. Особенности распределения водяной ночницы, *Myotis daubentonii* Kuhl (Chiroptera, Mammalia) в зимовочных убежищах / А. А. Томиленко, Д. А. Васеньков // Биология – наука XXI века: 8-я Междунар. Пущинская школа-конф. мол. уч. (Пущино, 17–21 мая 2004 г.). Сб. тез. – Пущино, 2004. – С. 229–230.
4. Васеньков, Д. А. Демографические аспекты зимовки рукокрылых на юге Западной Сибири / Д. А. Васеньков, А. А. Томиленко, Ю. Г. Швецов, М. А. Потапов // Сибирская зоологическая конференция. Тез. докл. Всерос. Конф., посв. 60-летию ИСиЭЖ СО РАН, 15–22 сентября 2004 г., Новосибирск. – Новосибирск, 2004. – С. 234–235.
5. Васеньков, Д. А. Рукокрылые (Chiroptera) Тигирекского заповедника / Д. А. Васеньков, А. А. Томиленко // Горные экосистемы Южной Сибири: изучение, охрана и рациональное природопользование. Мат-лы I межрегион. науч.-практ. конф., посв. 5-летию организации Тигирекского заповедника. Труды ГПЗ «Тигирекский». – Вып. 1. – Барнаул: Изд-во «Алтайские страницы», 2005. – С. 55–56.
6. Васеньков, Д. А. Видовой и половой состав летнего населения рукокрылых (Chiroptera, Mammalia) Тигирекского заповедника / Д. А. Васеньков // Биология – наука XXI века: 9-я Междунар. Пущинская школа-конф. мол. уч. (Пущино, 18–22 апреля 2005 г.). Сб. тез. – Пущино, 2005. – С. 262.
7. Васеньков, Д. А. Некоторые аспекты пространственно-временного распределения рукокрылых (Chiroptera, Mammalia) в зимовочных пещерах юго-востока Западной Сибири / Д. А. Васеньков, А. А. Томиленко // Экология: от генов до экосистем: Мат-лы конф. мол. уч., 25–29 апреля 2005 г. – Екатеринбург: Изд-во «Академкнига», 2005. – С. 24–28.
8. Васеньков, Д. А. Группирование водяной ночницы (*Myotis daubentonii* Kuhl.) (Chiroptera) в зимовочном убежище на юго-востоке Западной Сибири / Д. А. Васеньков,

- А. А. Томиленко, М. А. Потапов // Поведение и поведенческая экология млекопитающих. Мат-лы науч. конф. – Москва: Т-во научных изданий КМК, 2005. – С. 135–137.
9. Зайковская, А. В. Мониторинг лиссавирусов, связанных с рукокрылыми на территории Новосибирской области и Алтайского края / А. В. Зайковская, В. А. Терновой, В. И. Аксенов, **Д. А. Васеньков**, М. А. Потапов, Ю. Н. Рассадкин, А. М. Шестопалов // Тр. Всерос. науч. конф. «Эпидемиология, лабораторная диагностика и профилактика вирусных инфекций». – Санкт-Петербург, 2005. – С. 132–133.
 10. Першикова, Н. Л. Выделение микобактерий нетуберкулезного комплекса у мелких млекопитающих и летучих мышей в благополучных по туберкулезу районах / Н. Л. Першикова, Н. А. Донченко, А. В. Зайковская, Ю. В. Кононова, Т. А. Дупал, **Д. А. Васеньков**, М. А. Потапов, А. М. Шестопалов // Сб. мат-лов конф. «Проблемы инфекционной патологии в регионах Сибири, Дальнего Востока и Крайнего Севера». – Новосибирск, 2006. – С. 159–160.
 11. **Васеньков, Д. А.** Применение индекса упитанности для сравнения популяций рукокрылых (Mammalia, Chiroptera) северо-восточного и северо-западного Алтая / Д. А. Васеньков // Биология – наука XXI века: 10-я Междунар. Пущинская школа-конф. мол. уч. (Пущино, 17–21 апреля 2006 г.). Сб. тез. – Пущино, 2006. – С. 262.
 12. **Васеньков, Д. А.** Рукокрылые (Mammalia, Chiroptera) модельных участков северо-восточного и северо-западного Алтая / Д. А. Васеньков // Биология – наука XXI века: 10-я Междунар. Пущинская школа-конф. мол. уч. (Пущино, 17–21 апреля 2006 г.). Сб. тез. – Пущино, 2006. – С. 262.
 13. Зайковская, А. В. Изучение участия рукокрылых (Mammalia, Chiroptera), обитающих в Западной Сибири, в циркуляции возбудителей зоонозов потенциально опасных для человека / А. В. Зайковская, **Д. А. Васеньков**, Н. Л. Першикова, В. А. Терновой, А. М. Шестопалов, Н. А. Донченко, М. А. Потапов // **Вестник КрасГУ. – 2006.** – Вып. 5/1. – С. 98–103.
 14. **Васеньков, Д. А.** Применение индекса упитанности в изучении экологии рукокрылых (Mammalia, Chiroptera) / Д. А. Васеньков, М. А. Потапов // Териофауна России и сопредельных территорий (VIII съезд Териол. об-ва). Мат-лы Междунар. совещ. – Москва, 2007. – С. 67.
 15. **Vasenkov, D. A.** Spatial-temporal structure of hibernating colony of *Myotis petax* (Chiroptera, Mammalia) in natural conditions / D. A. Vasenkov, A. A. Tomilenko, M. A. Potapov // 6th International Zoo and Wildlife Research Conference on Behaviour, Physiology & Genetics. – Berlin, 2007. – P. 236.
 16. **Васеньков, Д. А.** Пространственно-временная организация зимовочной колонии восточной (водяной) ночницы, *Myotis petax* Hollister, 1912 (Chiroptera, Mammalia) / Д. А. Васеньков, А. А. Томиленко, М. А. Потапов // Мат-лы IV Всерос. конф. по поведению животных. Сб. тез. – М., 2007. – С. 351.
 17. **Васеньков, Д. А.** Применение индекса упитанности в изучении экологии рукокрылых (Mammalia, Chiroptera) / Д. А. Васеньков, М. А. Потапов // *Plecotus et al.* – 2007. – № 10. – С. 21–31.
 18. **Васеньков, Д. А.** Рукокрылые (Mammalia, Chiroptera) Дарвинского заповедника / Д. А. Васеньков, Н. В. Сидорчук // *Plecotus et al.* – 2007. – № 10. – С. 32–35.
 19. **Васеньков, Д. А.** Фауна рукокрылых (Mammalia, Chiroptera) черневой тайги Кузнецкого Алатау / Д. А. Васеньков, А. М. Хританков, А. А. Томиленко, М. А. Потапов // Науч. тр. Ассоциации заповедников и национальных парков Алтае-Саянского экорегиона: Вып. 1: Мониторинг биоразнообразия на особо охраняемых природных территориях Алтае-Саянского экорегиона / отв. ред. Е. С. Анкипович. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. – С. 34–38.
 20. **Васеньков, Д. А.** Находки рукокрылых (Chiroptera, Mammalia) на Салаирском кряже / Д. А. Васеньков, А. А. Томиленко, М. А. Потапов // Зоологические исследования. Сб. тр. зоологического музея МГУ. – Т. 49 – М.: Изд-во МГУ, 2008. – С. 256–264.