

УДК 599.4:591.5

## ОСОБЕННОСТИ РЕПРОДУКТИВНОГО И ГРУППОВОГО ПОВЕДЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РУКОКРЫЛЫХ (CHIROPTERA)

Денисова Е.В., Тыщенко В.Н.

### ВВЕДЕНИЕ

Рукокрылые — одна из наиболее интересных и наименее изученных групп позвоночных животных. Они составляют почти четвертую часть всех видов млекопитающих фауны Украины и являются неотъемлемой и чрезвычайно ценной частью биоразнообразия нашей страны.

Несмотря на значительную активизацию процесса всестороннего исследования рукокрылых, некоторые вопросы экологии этих животных остаются недостаточно изученными. Особенно малодоступными для изучения являются полевые этологические наблюдения.

Рукокрылые — редкие, в разной мере охраняемые животные. Поэтому их охрана является одним из приоритетных направлений в решении проблемы сохранения биоразнообразия. В этом аспекте актуально исследование экологии и этологии рукокрылых, в частности, поведения в период гибернации, брачного поведения, коллективного поведения, деторождения и т. п.

Литературные данные по этим вопросам немногочисленны.

В статье излагаются наши наблюдения, дополненные литературными данными.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал для данной статьи собран нами:

а) в 2002–2003 гг. в Крыму — путем визуальных наблюдений за рукокрылыми в домашних условиях, а также во время регулярных круглогодичных экскурсий в условиях городских построек г. Симферополя, в парках, у водоемов, в лесонасаждениях и в природных подземельях;

б) в летние периоды 1999–2001 гг. на территории природного заповедника (ПЗ) “Медоборы” в Тернопольской области во время проведения полевых хироптерологических исследований. Наблюдения проводились визуально и с помощью ультразвукового детектора Pettersson D-200 преимущественно на участках отловов рукокрылых паутиной сеткой, сачком или “карманной” ловушкой вблизи их убежищ.

Объектами исследований были группы и отдельные особи пяти видов рукокрылых: подковоносов большого (*Rhinolophus ferrumequinum* Schreber,

1774) и малого (*Rh. hipposideros* Bechstein, 1800), вечерницы рыжей (*Nyctalus noctula* Schreber, 1774), нетопыря-карлика (*Pipistrellus pipistrellus* Schreber, 1774) и ночницы водяной (*Myotis daubentonii* Kuhl, 1817).

Также были проанализированы литературные данные и Internet-ресурс.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

#### Репродуктивное поведение

Подковонос малый (*Rhinolophus hipposideros*). Как отмечает А.П. Кузякин [1], европейские виды летучих мышей в естественных условиях могут спариваться как поздним летом — осенью, так и весной. По нашим наблюдениям в сентябре 2003 г. в пещере Кизил-Коба, к моменту спаривания малые подковоносы формируют как минимум две колонии по половому признаку — самцов и самок. В “женскую” колонию входят, по-видимому, также сеголетки — еще не способные к размножению молодые животные текущего года рождения. Группы самцов и самок располагаются в разных частях пещеры, но недалеко друг от друга.

Половое поведение *Rh. hipposideros* включает ряд поведенческих реакций, к числу которых относится наблюдавшееся нами взаимное аудиальное опознавание половых партнеров путем “переклички”. Характер “брачных звуков опознавания” отличается от обычных сигналов звуковой коммуникации по высоте и иным акустическим характеристикам. Вслед за этим в убежище начинается половая полетная активность подковоносов, при которой самцы и самки летят навстречу друг другу, самец обнюхивает самку и после этого, как правило, происходит быстротечное спаривание. Наблюдение, проведенное в подземелье за легко отличимым зверьком (вследствие разрыва ушной раковины), показало, что за время одного такого лета самец спаривается с одной-пятью самками. Считается, что инициатива выбора полового партнера у подковоносов принадлежит самцу. Однако, наши наблюдения показали, что отчасти такая инициатива свойственна также и некоторым самкам.

Как и у большинства млекопитающих, важным информационным фактором в коммуникации рукокрылых является запах. Установлено, что самец метит свою территорию запахowymi и акустическими метками (слабо изучены [12]). Это, по-видимому, оказывает влияние на результаты выбора полового партнера. Наши наблюдения свидетельствуют о том, что самка может отогнать или просто не принять, “не понравившегося” ей самца.

Подковонос большой (*Rhinolophus ferrumequinum*). Исследованиями зимующих в лабораторных условиях летучих мышей установлено, что спящих самок тревожат регулярно просыпающиеся для спаривания самцы [2]. Наблюдения, проведенные нами (шахта “Ход конем”, февраль 2003 г.), свидетельствуют о том, что и в естественных условиях во время зимовки наблюдается полетная активность некоторых особей большого подковоноса. Такая активность, вероятно, не связана с половым поведением и обус-

ловлена необходимостью “корректировать” суточный ритм популяционной активности и контролировать динамику внешних условий [3].

**Нетопырь-карлик** (*Pipistrellus pipistrellus*). По нашим наблюдениям (Симферополь, август 2003 г.), самцы нетопырей в брачный период ведут себя очень агрессивно. В одном дупле сидит не более одного самца. И если в аналогичной ситуации у рыжей вечерницы к токующему самцу могут подлетать другие самцы (которых он, в конечном счете, все-таки прогоняет), то к токующему нетопырю-карлику никто из конкурентов даже не подлетает из-за его жесткой агрессивности. Что касается самок, которые залетают в дупло к такому самцу, то за период наблюдений фактов их вылета через короткое время нами не наблюдалось. То есть брачная трель, которая в это время исполняется токующими самцами, служит сразу нескольким целям — привлекает самок, маркирует свой участок, отпугивает других самцов.

**Вечерница рыжая** (*Nyctalus noctula*). Наиболее полно изучено репродуктивное поведение рыжей вечерницы [1, 4, 5]. Период спаривания у этого вида начинается с августа и заканчивается в октябре–ноябре. В гоне принимают участие только половозрелые особи, сеголетки в это время живут отдельными колониями смешанного полового состава и в спаривании участия не принимают.

Элементом репродуктивного поведения рыжей вечерницы является брачный ритуал, который выражается в демонстрациях самцом территориального поведения с привлечением брачной трелью на занятый им участок самок для участия в спаривании. Обычно самец спаривается с 3–5 самками. Это явление достаточно полно изучено и описано в литературе [4, 6]. Наши наблюдения подтверждают имеющиеся данные и несколько дополняют их.

Схожие проявления брачного ритуала наблюдались нами в августе 1999 года на трёх участках в лесных массивах Краснянского и Викнянского лесничеств заповедника (уч. 1–3, табл. 1). Самцы рыжей вечерницы, находясь в дуплах, непериодически издают “трели” из громких и резких звуков, которые не похожи на обычные социальные звуки *N. noctula* в убежищах. Такие “брачные крики” бывают слышны задолго до общего вечернего вылета вечерниц и продолжаются с небольшими перерывами на протяжении всей ночи и даже после рассвета. Во время активизации акустической активности каждая “трель” продолжалась от 6 до 23 секунд с перерывами между ними в 1–2 секунды.

“Брачные крики” самцов *N. noctula* значительно учащаются и усиливаются при пролётах вблизи убежищ других вечерниц (такие пролёты наблюдались регулярно на протяжении всей ночи) или представителей иных видов рукокрылых. По всей вероятности, эти сигналы привлекают особей обоих полов, о чём свидетельствует их отлавливание на участках. Некоторые особи (предположительно самки), привлеченные звуками самца, подолгу кружат возле дупла, иногда подлетают к самому летку или забира-

ются в него. Так, на участке № 2 (табл. 1), привлечённая вечерница совершила 27 кругов вокруг дупла (со средним интервалом 1 облет/сек.) с подлетами к летку. Издающий “брачные трели” самец постоянно находится около летка, иногда высываясь из дупла. Перерывы в “брачной” акустической активности самцов наблюдались приблизительно спустя час после общего вечернего вылета, а также среди ночи. Можно предположить, что в это время самцы подкармливаются или спариваются с самками.

У содержащихся в домашних условиях *Nyctalus noctula* (Симферополь, ноябрь 2003 г.) было замечено интересное поведение самок, которое не описано в известных нам литературных источниках. Особенность их поведения в том, что именно самка проявляла инициативу в выборе партнера. По нашим впечатлениям, именно звуковое предпочтение имело здесь определяющее значение.

Таблица 1

Участки наблюдений и убежища *N. noctula*  
на территории ПЗ “Медоборы”

Место наблюдений		Дата наблюдений	Число отловл. особей	Размещение дупла		
№ уч.	лесничество, квартал			древесная порода	D, см*	h, м**
1	Краснянское, 35	18–19.08.99	12	<i>Cerasus avium</i>	47	7,3
2	Викнянское, 32	22–23.08.99	4	<i>Quercus robur</i>	58	10
3	Викнянское, 39	23–24.08.99	6	<i>Populus tremula</i>	35	5,6
4	Краснянское, 51	1.08.01	4	<i>Populus nigra</i>	40	6

На наш взгляд, “брачные дупла” самцов вечерниц можно характеризовать как временные или даже специализированные убежища. Об этом косвенно свидетельствует наблюдение необычной зараженности клещами самца *N. noctula* — “хозяина” дупла (уч. № 3, табл. 1): на предплечье, участках летательной и хвостовой перепонки животного выявлено больше сотни не специфических для рукокрылых эктопаразитов — клещей *Liponyssidae gen. sp.* (leg. О. Бобкова), которые, вероятно, являлись более постоянными обитателями этого дупла. Можно предположить, что длительное проживание вечерницы в таком убежище было бы невозможным. О временном использовании самцами дупел в этот период может свидетельствовать также наблюдение на этом же участке случая взаимодействия большого пестрого дятла (*Dendrocopos major* L.) с самцом рыжей вечерницы — временным хозяином дупла. Подлетев к осине с дуплом, дятел стал планомерно осматривать ствол дерева. Последовавшая затем уверенная попытка дятла заглянуть в дупло была встречена неожиданным для него агрессивным выпадом и криками самца *N. noctula*. Характер мгновенной реакции избегания опасности

птицей позволяет предположить, что факт заселённости дупла вечерницей оказался для дятла полной неожиданностью.

### Раннее деторождение

Известно, что гibernация — это необходимое условие для нормального размножения рукокрылых умеренных широт и в помете большинства из них бывает 1–2 детеныша [1, 4, 5].

Деторождение при нормальных условиях происходит в июне–июле, но развитие зародыша зависит от температуры внешней среды: есть указания, что путем переноса беременных самок в теплое помещение можно замедлить или ускорить процессы эмбрионального развития [4, 7]. Для некоторых видов рукокрылых ранние сроки родов регистрировались как в искусственных, так и в естественных условиях. Известен случай раннего деторождения у ушана (на 50 дней раньше естественного срока), это объясняется как результат переноса беременной самки в теплое помещение [4]. Описан также случай раннего деторождения в неволе у самки *Vespertilio murinus*, родившей детеныша 24 апреля, что примерно на 60 дней раньше обычных сроков [7].

В Симферополе мы наблюдали случай раннего деторождения у *N. noctula* в условиях зимовки на чердаке 4-этажного блочного жилого дома с деревянными конструкциями кровли. Самка *N. noctula* родила одного детеныша 28 марта 2003 г. При ремонте отопительной системы дома поблизости от места расположения гibernирующей самки в конце зимы была проложена труба теплопровода и в начале марта произошло заметное нагревание чердачного помещения. Возможно предположить, что именно по этой причине произошел преждевременный выход вечерницы из гibernации, что и спровоцировало раннее деторождение.

Интересные взаимоотношения между двумя самками — большого подковоноса и рыжей вечерницы — наблюдались при их содержании в неволе, в условиях относительной свободы (с возможностью полётов по квартире). Самка *Rh. ferrumequinum* в конце марта 2001 г. родила двух детенышей. Рыжая вечерница, которая до этого момента не демонстрировала и малейших проявлений агрессии, стала постоянно преследовать ее, пытаясь вытеснить с занимаемого места и как бы проявляя по отношению к самке с детёнышами нетерпимость и агрессию. Это, в конце концов, привело к тому, что *N. noctula* сбросила с матери одного детеныша, а затем — и второго. Самка подковоноса при этом вела себя довольно пассивно и старалась лишь уйти на другое место. Казалось бы, более естественным проявлением материнского поведения в ответ на неожиданную агрессию *N. noctula* было бы демонстрация самкой *Rh. ferrumequinum* защитных реакций или более активного избегания.

### Групповое поведение

Особый интерес представляют также некоторые формы группового поведения позвоночных, которые, по мнению ряда авторов, могут классифицироваться как альтруистические [8, 9]. Классическим примером такого

поведения у рукокрылых может служить “делёж пищей” (food sharing) в колониях десмодусов (*Desmodus rotundus*) — особи, не нашедшие жертву, по возвращении в убежище издают сигнал и производят действия, призывающие и заставляющие более удачливых соплеменников “делиться” с ними кровью, запасенной в специальном глоточном выпячивании [10].

В данном аспекте, заслуживают внимания элементы социального поведения вечерниц рыжих и ночниц водяных, которые наблюдались нами во время отловов рукокрылых на территории ПЗ “Медоборы” и которые также можно классифицировать как проявления альтруистического поведения. Во время вечернего вылета вечерниц из дупла на участке № 4 (табл. 1) были пойманы три молодых самца и одна взрослая самка *N. noctula*. Один из самцов был посажен в полотняный мешочек для последующего осмотра. Время от времени он шевелился и, вероятно, издавал определённые специфические ультразвуковые сигналы. Вслед за этим на участке появились 2–3 вечерницы, которые кружили на высоте 1,5–2 м, подлетая к самому мешочку. Позже аналогичное поведение наблюдалось и во время поимки самки *N. noctula* в этом же дупле. Она была немного оглушена при попадании в сачок и после осмотра отпущена на ствол дерева. Сидя на стволе, самка стала активно издавать, по всей вероятности, тревожные ультразвуковые сигналы, что было заметно по характерным движениям головы и изменением мимической мускулатуры. Вскоре здесь появились несколько вечерниц, которые стали кружить вокруг дерева на небольшой высоте, издавая ультразвуковые сигналы и близко подлетая к отпущенной самке — как бы побуждая её к движению и сопровождая вверх по стволу. При этом они не пугались наших движений и светового луча фонаря. Отпущенная самка вскоре уверенно и быстро поползла вверх по стволу, а затем взлетела с дерева.

Можно предположить, что в обоих случаях появление в месте отлова свободно летающих вечерниц было вызвано тревожными сигналами пленённых или пострадавших особей. Такое появление было необычным, поскольку вечерницы в это время предположительно должны были находиться в местах кормёжки и до этого момента не регистрировались поблизости УЗ-детектором. Следует также отметить, что этот лесной участок (№ 4, табл. 1) характеризуется “закрытостью”, формируемой довольно высокой полнотой древостоя, что порождает определённую дискомфортность для полётов вечерниц.

Аналогичные наблюдения на других участках исследований и анализ динамики отловов *N. noctula* позволяют утверждать, что тревожные крики вечерниц, попавших в паутистую сеть, привлекали на участок других свободно летающих представителей своего вида.

Подтверждением высказанных выше предположений относительно альтруистического поведения могут служить также наблюдения группового поведения *M. daubentonii*, которые проводились во время исследований позднелетних скоплений рукокрылых в подземельях на территории

заповедника. В частности, во время проведения таких исследований возле пещеры Хрыстынка (Городницкое л-во) рукокрылые отлавливались на протяжении ночи (12–13.08.2000 г.) с помощью паутиной сети. При массовом попадании водяных ночниц в сетку, мы были вынуждены помещать часть животных в полотняные мешочки (по несколько особей) до момента обследования каждой особи. Пленённые таким образом ночницы в общем вели себя спокойно, но периодически активизировались — двигаясь и, вероятно, издавая определённый ультразвуковой сигнал, реагируя на дискомфорт или на внешние раздражители. Вслед за этим наблюдалась незамедлительная концентрация и “роение” на участке множества свободно летающих поблизости *M. daubentonii*, которые слетались и концентрировались около мешочка, кружась на небольшой высоте. Некоторые из них даже садились на мешочек с пленёнными особями или на наши руки, а также подлетали к самому пламени горящих свечей, задувая их. Такое явление повторялось неоднократно на протяжении ночи. Можно предположить, что таким образом проявлялись свойства «сопереживания» — альтруистического поведения, направленного на повышение общей приспособленности групп, на попытки взаимопомощи в коллективной защите.

В качестве ещё одного примера рассматриваемого типа поведения рукокрылых может быть приведен случай, который наблюдался 16.08.2000 г. при отлове водяных ночниц с помощью паутиной сети на их пролётном пути к местам кормления (Городницкое л-во, кв. 43). Самец *M. daubentonii* был пойман в 21 ч. 25 мин. и изъят для более подробного осмотра в помещении кордона, который находится в пределах пролётного пути, а спустя полчаса — отпущен. Во время выпуска ночницы она, не слетая с руки, стала активно издавать ультразвуковые сигналы, которые мы регистрировали с помощью УЗ-детектора. Вскоре к месту выпуска прилетела ещё одна водяная ночница, кружившая вблизи кордона до тех пор, пока выпускаемый нами самец *M. daubentonii* не взлетел. Такое появление ночницы было необычным, поскольку оно не согласовывалось с данными предыдущих исследований на этом участке. Неоднократные наблюдения здесь пролёта водяных ночниц свидетельствовали о чётком следовании единственной группы *M. daubentonii* этим участком маршрута в определённое время (примерно спустя полчаса после захода Солнца) и последующем их кормлении (в указанное время выпуска ночницы) на пруду, находящемся за 1,5 км от места отлова [11].

Описанные поведенческие акты, вероятно, являются популяционной адаптацией рукокрылых, которая имеет для них важное оборонительное значение и формируется под влиянием группового отбора. Существование подобных групповых защитных адаптаций, по всей видимости, обусловлено высокой уязвимостью многих видов в “критические” периоды жизненного цикла и неспособностью к эффективной индивидуальной защите. Подобные групповые защитные действия у других представителей

позвоночных классифицируются в научной литературе как явления “эффекта смущения” хищника многочисленностью жертв, “дезориентации хищника” или явления “коллективной мимикрии” [8].

Имеющихся данных, к сожалению, недостаточно для выяснения типа альтруистического поведения — взаимного (реципрокного) или родственного. Надеемся, что дальнейшие специальные исследования и анализ накопленного материала позволят объективно классифицировать подобные формы поведения рукокрылых.

## ВЫВОДЫ

Таким образом, анализ приведенных оригинальных материалов наблюдений за пятью видами рукокрылых из двух регионов Украины позволяет заключить:

— исследованиями более полно изучены особенности прохождения брачного периода у вечерницы рыжей, подковоноса малого и нетопыря-карлика, а также установлено/подтверждено, что в процессе выбора половых партнеров важное значение наряду с дистантными сигналами средствами (звуковое оповещение) имеют место также ольфакторные сигналы или хемокоммуникация;

— результаты исследований свидетельствуют об активной роли самок *N. noctula* и *Rh. hipposideros* в выборе половых партнеров;

— описанный случай раннего деторождения у вечерницы рыжей подтверждает определяющее значение температурных условий периода вынашивания в сокращении срока гibernации и активизации эмбриогенеза;

— при исследовании рукокрылых *ex situ* выявлены необычные взаимоотношения между самками *N. noctula* и *Rh. ferrumequinum*, а также отсутствие защитных реакций последней в ответ на агрессию вечерницы;

— описанные формы группового поведения у вечерниц рыжих и ночниц водяных могут классифицироваться как проявления альтруистического поведения и, вероятно, имеют важное защитное значение для популяций. Последующие исследования аналогичных форм поведения будут иметь существенное значение для понимания механизмов отбора в популяциях и вопросах эволюции рукокрылых;

— этологические наблюдения важны для понимания роли рукокрылых в экосистемах и для сохранения разнообразия этих животных. Лабораторные и полевые хироптерологические исследования целесообразно всегда сопровождать регистрацией поведенческих актов рукокрылых.

## Список литературы

1. Кузякин А.П. Летучие мыши. — М.: Сов. Наука, 1950. — 443 с.
2. Кожурина Е.И., Газарян С.В., Варзарева В.Г. Предварительные сведения о рукокрылых г. Майкопа // Тр. научно-практич. конф. “Животные в городе”. — М., 2000.

3. Постава Т. Миграционная активность рукокрылых в период гибернации // Миграційний статус кажанів в Україні / Novitates Theriologicae. Pars 6. — Київ, 2001. — С. 37–40.
4. Курсков А.Н. Рукокрылые Белорусской СССР // Автореферат канд. дисс. — Минск: БГУ, 1967. — С. 1–20.
5. Панютин К.К. О размножении рыжей вечерницы // Учёные записки МОПИ. — 1963. — Т. 76. Зоология. — В. 6. — С. 63–66.
6. Gaisler J., Hanak V., Dungal J. A contribution to the population ecology of *Nyctalus noctula* (Mammalia: Chiroptera) // Acta Sc. Nat. Brno. — 1979. — 13 (1). — P. 1–38.
7. Tyschenko V.M. Some biological with ethological peculiarities of parti-coloured bat (*Vespertilio murinus*) in captivity // Materials of 3-rd international symposium on physiology with ethology of Wild with Zoo Animals. — Berlin, 2000. — P. 55.
8. Мантейфель Б.П. Экология поведения животных. М.: Наука, 1980. — С. 59–102.
9. Дьюсбери Д. Поведение животных: Сравнительные аспекты. — М.: Мир, 1981. — С. 337–362.
10. Wilkinson G.W. Reciprocal food sharing in the vampire bat. *Nature*. — 1984. — 308:181–184.
11. Тищенко В.М. Сучасний стан та екологічні особливості нічниць водяної (*Myotis daubentonii*) на Поділлі // Вісн. Луганськ. держ. пед. ун-ту ім. Т. Шевченка. — 2001. — № 12. — С. 132–140.
12. **Список электронных источников:**
  1. [Russian\\_bats.glossary.ru](http://Russian_bats.glossary.ru)
  2. <http://bio.ISeptembr.ru/article>

УДК 581.46:581.162.3(477)

### АНАЛИЗ ХАРАКТЕРА ОПЫЛЕНИЯ БЕЗНЕКТАРНЫХ ОРХИДЕЙ (ORCHIDACEAE) В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ИХ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАЗМЕЩЕНИЯ

Иванов С.П., Холодов В.В.

Все виды орхидей Крыма занесены в Красную книгу Украины, и каждый из них заслуживает всестороннего изучения и тщательной охраны [1, 2, 3]. Большинство орхидей безнектарны и используют для привлечения опылителей различные способы обмана [4, 5, 6]. Эта специфическая особенность опыления орхидей накладывает отпечаток на весь комплекс адаптаций, обеспечивающий их семенное воспроизводство. В частности, безнектарные виды орхидей характеризуются большой продолжительностью цветения цветков, повышенной семенной продуктивностью, обладают исключительным разнообразием форм и окраски цветков, приспособленными к опылению лишь небольшого круга опылителей [7, 8, 9]. В большинстве работ, посвященных изучению анэкологии орхидей и, в частности, эффективности их опыления, рассматриваются вопросы морфологического соответствия цветков орхидей и агентов их опыления, совпадения периода лета опылителей и времени цветения орхидей, исследуются механизмы привлечения опылителей [10, 11, 12, 13, 14].

Приспособительное значение пространственного размещения орхидей не так часто является предметом специальных исследований. Хотя кажется достаточно очевидным, что такие хорошо известные особенности энтомофильных растений как периодическое аспектированное цветение, характер их пространственного размещения по территории обитания, распределение цветков в пределах одного растения имеют самое прямое отношение к эффективности их опыления. Для безнектарных видов орхидей к условиям успешного опыления добавляются оптимальная удаленность цветущих орхидей от места цветения модельного растения и обязательность определенного соотношения численности собственных цветков и цветков модели [7, 15, 16]. Таким образом, для успешного плодообразования орхидей необходимо благоприятное сочетание многих условий. Возможно, поэтому в природных популяциях безнектарных орхидей периодически отмечается крайне низкий уровень опыления [11, 15].

Цель настоящих исследований — дать сравнительную оценку опыления орхидей в зависимости от характера их пространственного распределения на примере трех безнектарных видов: *Orchis mascula* L. (L.), *O. picta* Loisel., *Dactylorhiza romana* (Seb. et Mauri). Задача исследований — выявить