

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ТРОФИЧЕСКИХ НИШ *PIPISTRELLUS NATHUSII* И *EPTESICUS NILSSONII* (CHIROPTERA, VESPERTILIONIDAE) В УСЛОВИЯХ САМАРСКОЙ ЛУКИ

Аннотация.

Актуальность и цели. В условиях Самарской Луки два вида – *P. nathusii* и *E. nilssonii* – обитают совместно и демонстрируют сходные экологические потребности, что должно обуславливать определенный уровень их конкурентных отношений. Целью работы было изучение трофической экологии этих видов, а также выявление уровня перекрывания их экологических ниш в условиях Самарской Луки.

Материалы и методы. Работы проводили в июле 2010–2018 гг. на правом берегу Волги в пределах северной части Самарской Луки. В ночное время вели отлов рукокрылых и проводили учет с помощью ультразвуковых детекторов. Рацион питания устанавливали путем анализа фрагментов насекомых в экскрементах.

Результаты и выводы. За время проведения работ нами было отловлено 1469 особей *P. nathusii* и 744 особей *E. nilssonii*. В макроместообитаниях наибольшая встречаемость *P. nathusii* выявлена в островной пойме и береговой зоне, а *E. nilssonii* – в лиственных лесах, произрастающих по оврагам северных склонов Жигулевских гор. В микроместообитаниях, связанных с использованием определенных типов охотничьих пространств и охотничьего поведения, виды проявляют заметное сходство. Принципиальные отличия сводятся в использовании расширенного диапазона охотничьих пространств и проявляются в структуре пищевого рациона. В питании *P. nathusii* выявлено восемь категорий кормов, принадлежащих семи отрядам насекомых, у *E. nilssonii* – девять категорий, принадлежащих восьми отрядам. В диете *P. nathusii* преобладают Chironomidae, а у *E. nilssonii* – Lepidoptera. В целом для *P. nathusii* характерна меньшая ширина трофической ниши и более выраженная специализация в питании по сравнению со стратегией *E. nilssonii*. Более широкая ниша, вероятно, дает для последнего вида одно из преимуществ в конкуренции за ресурсы при доминировании по численности первого. Уровень перекрывания трофических ниш у обоих видов невелик.

Ключевые слова: рукокрылые, Chiroptera, *Pipistrellus nathusii*, *Eptesicus nilssonii*, питание, охотничьи пространства, трофические ниши.

**COMPARATIVE TROPHIC NICHE ANALYSIS
OF *PIPISTRELLUS NATHUSII* AND *EPTESICUS NILSSONII*
(CHIROPTERA, VESPERTILIONIDAE)
IN CONDITIONS OF SAMARSKAYA LUKA**

Abstract.

Background. In the conditions of Samarskaya Luka two species – *P. nathusii* and *E. nilssonii* – live together and demonstrate similar environmental needs, which should specify a certain level of their competitive relationships. The aim of the research is to study the trophic ecology of these species and to identify the degree of overlap between their ecological niches in Samarskaya Luka.

Materials and methods. Field works were in July since 2010 till 2018 on the right bank of the Volga within the northern part of Samarskaya Luka. Bats were caught and registered with the ultrasonic detectors at nights. The diet was identified by analysis of the insects fragments in excrement.

Results and conclusions. The highest occurrence of *P. nathusii* in macrohabitats is identified in the island floodplain and coastal zone, *E. nilssonii*, in the deciduous forests growing in the ravines on the northern slopes of the Zhiguli Mountains. Species demonstrate similarities in microhabitats associated with the use of certain types of hunting areas and hunting behaviors. The principal differences are in the use of extended hunting areas and food composition. There are 8 categories of feeding were identified in the diet of *P. nathusii* belonging to 7 orders of insects, *E. nilssonii* had 9 categories belonging to 8 orders. The representatives of Chironomidae are predominant in the diet of *P. nathusii*, and Lepidoptera is in the diet of *E. nilssonii*. In general, *P. nathusii* is characterized by narrower trophic niche and more pronounced food specialization compared to the strategy of *E. nilssonii*. A wider niche probably gives an advantage for the latter species in the competition for resources; with the numerical dominance of the first one. The degree of overlap of trophic niche between the species is low.

Keywords: bats, Chiroptera, *Pipistrellus nathusii*, *Eptesicus nilssonii*, diet, hunting areas, trophic niches.

При рассмотрении значения рукокрылых в экосистемах особое место занимают исследования трофической экологии. Наибольший интерес в них имеет сравнительный аспект, который позволяет оценить характер использования ресурсов при совместном обитании видов и выявить степень перекрытия их экологических ниш. В стабильных сообществах такие виды не могут быть ограничены одними и теми же ресурсами, что исключает их прямую конкуренцию [1–4]. Согласно существующим представлениям ключевыми факторами, по которым происходит разделение ресурсов и расхождение по трофическим нишам, являются разнообразие местообитаний, кормовое поведение и состав пищи [5–7].

В условиях Самарской Луки два вида – *Pipistrellus nathusii* (Keyserling, Blasius, 1839) и *Eptesicus nilssonii* (Keyserling, Blasius, 1839) – обитают совместно. Первый из них достигает наибольшей численности в лесах островной поймы р. Волги, второй – по облесенным северным склонам Жигулевских гор. В то же время в некоторых местах они придерживаются одних и тех же биотопов. Сходные экологические предпочтения в части суточной активно-

сти [8], используемых охотничьих пространств [9] и типов дневных убежищ [10, 11] должны обуславливать определенный уровень их конкурентных отношений. Некоторые результаты исследований питания рукокрылых, которые могли бы пролить свет на способ сосуществования этих видов и пути разделения их в экологическом пространстве, имеются лишь в небольшом количестве публикаций [12–15]. Поэтому достаточный материал, позволяющий рассматривать экологию видов в сравнительном аспекте, в настоящее время в литературе не представлен. Исходя из этого, целью нашей работы было изучение трофической экологии *P. nathusii* и *E. nilssonii*, а также определение уровня перекрывания их экологических ниш в условиях Самарской Луки.

Материалы и методы

Район исследования. Работы проводили в Самарской области на правом берегу Волги в пределах Самарской Луки. Район исследований охватывает северную часть Жигулевских гор, склоны которых круто опускаются к Волге. В основании гор проходит узкая полоса береговой зоны. Горный рельеф здесь сильно расчленен большим количеством ущельеобразных оврагов на отдельные отроги, которые густо поросли лиственными лесами, а на хребтах – местами сосновыми борами. Климат умеренно-континентальный, немного смягчающийся за счет долины р. Волги.

Основные места обитания рукокрылых включают склоны оврагов, поросшие преимущественно липняками с примесью клена, осины, дуба и местами сосны, а также береговую зону и островную пойму с такими типами растительных сообществ, как: 1) старо- и 2) средневозрастные осокорники, 3) дубравы липово-кленовые, 4) липняки дубово-тополевые, 5) тальники, 6) ветляники осокорниковые, 7) ольшаники тополево-липово-осиновые и 8) луговые террасы. Прибрежная полоса на 70–80 % занята сельскими поселениями, дачными массивами и рекреационными зонами.

Сбор материала. Материал для настоящей работы собирали в июле с 2010 по 2018 г. Животных отлавливали в ночное время паутинными сетями [16]. В дневное время осуществляли поиск рукокрылых в дневных убежищах. У *E. nilssonii* для этой цели использовали метод телеметрии [11]. Для сбора пищевых проб пойманных зверьков в течение 3–5 ч передерживали в мешочках из хлопчатобумажной ткани, после чего выпускали в местах отлова. Для сравнения спектра питания рукокрылых с составом потенциальных кормовых объектов проводили ночной отлов насекомых на белый экран площадью 1×1 м, освещенный ДРЛ мощностью 300 Вт. Светоловушку размещали в местах наибольшей фуражировочной активности зверьков. Параллельно вели визуальные наблюдения за летающими в ранних сумерках животными и проводили учет с помощью ультразвуковых детекторов D-100 и D-230 (Pettersson Elektronik AB). Обработку сигналов проводили в программе BatSound 3.31.

Для оценки предпочтений видов к местам обитания использовали показатель *встречаемости*, который рассчитывали как выраженное в процентах отношение числа пойманных особей данного вида к общему числу пойманных в данном месте обитания особей обоих видов.

Анализ экскрементов. Рацион питания у *P. nathusii* и *E. nilssonii* устанавливали путем анализа фрагментов насекомых в экскрементах [17]. Фрагменты насекомых определяли с точностью до отряда, а в отдельных случаях до семейства по общепринятому руководству [18], а также путем сравнения с эталонной коллекцией насекомых, собранной в местах кормежки рукокрылых. Всего проанализировано 379 проб помета от 56 особей *P. nathusii* и 75 особей *E. nilssonii*. Для определения важности отдельных групп добычи в питании регистрировали их *частоту встречаемости* (F%), которую рассчитывали как отношение количества проб, в которых обнаружена данная категория пищи, к общему числу проб, выраженному в процентах [19, 20]. Для оценки избирательности видов к кормовым объектам мы проводили сравнения показателей относительного обилия основных таксонов насекомых, встречающихся в местах охоты обоих видов, с относительным обилием кормовых объектов в их пробах помета. *Относительное обилие* кормов рассчитывали как отношение количества проб, в которых был обнаружен данный кормовой объект к суммарному количеству проб по всем кормовым объектам. Зависимость между показателями устанавливали по коэффициенту ранговой корреляции Спирмена (R_s).

Для сравнительного анализа ширины трофической ниши между видами использован индекс Левинса [21]. Индекс варьирует от 1 (самая узкая ниша) до n , т.е. до максимального количества категорий жертв (максимально возможная ширина трофической ниши). Для оценки степени перекрывания рационов между изучаемыми видами использован индекс Морисита [22, 23], варьирующий от 0 (исключительные ниши) до 1 (полное перекрывание). Для выявления достоверности различия в структуре рационов использован χ^2 -test [24]. Кроме того, с целью установления ведущих факторов, определяющих степень перекрывания трофических ниш, с последующей визуализации данных, использовали пошаговый дискриминантный анализ [25]. Расчеты осуществляли с помощью пакетов программ Statistica® 6.0 и Past 1.8.

Результаты

Всего за время проведения работ нами было отловлено 2213 особей, из которых 1469 – *P. nathusii* и 744 – *E. nilssonii*.

Места обитания и охотничьи пространства. Из двух видов наибольшая численность в островной пойме ($\chi^2 = 302,4$; $p < 0,001$) и береговой зоне ($\chi^2 = 291,9$; $p < 0,001$) отмечена у *P. nathusii* (рис. 1). Напротив, *E. nilssonii* в этих местах демонстрирует низкую встречаемость, особенно это относится к волжским островам, где нам за все время удалось отловить лишь несколько зверьков ($n = 6$). Иная ситуация отмечена в лесах, произрастающих по склонам оврагов и спускающихся к побережью Волги. Здесь преимущественно встречается *E. nilssonii*, тогда как *P. nathusii* заметно уступает ему по численности ($\chi^2 = 82,0$; $p < 0,001$).

По характеру использования охотничьего пространства *P. nathusii* и *E. nilssonii* схожи [9]. Их наибольшая активность отмечена в ограниченных, но незамкнутых лесных пространствах: по опушкам, обширным по площади полянам, широким просекам и вдоль древесной растительности по берегам водоемов. Отличия сводятся к тому, что первый вид в своей охоте часто использует небольшие по площади поляны, прогалины, которые расположены

в глубине леса, а также скрытые под пологом пространства внутри сильно разряженных лесных участков узкие просеки и лесные дороги. Второй вид во всех этих местах либо отсутствует, либо встречается непродолжительное время, например, после вылета из дневного убежища или перед возвращением в него. Все это согласуется с данными, полученными в Швеции, где кормление животных под пологом леса никогда не наблюдали [14]. Важными местами охоты *E. nilssonii* служат открытые неограниченные пространства, где он нередко летает над кронами деревьев, лугами и над водной акваторией. Способы и манеры охоты у *P. nathusii* и *E. nilssonii* похожи. Животные чаще охотятся на высоте средних и верхних частей крон, иногда могут опускаться на высоту до 2–3 м. Транзитный полет относительно ровный, а охотящиеся за насекомыми зверьки постоянно меняют направления. Несмотря на сходный характер полета, траектория движения в воздухе у *P. nathusii* все же выглядит более сложной и маневренной, чем у *E. nilssonii*. Оба вида нередко пользуются планированием.

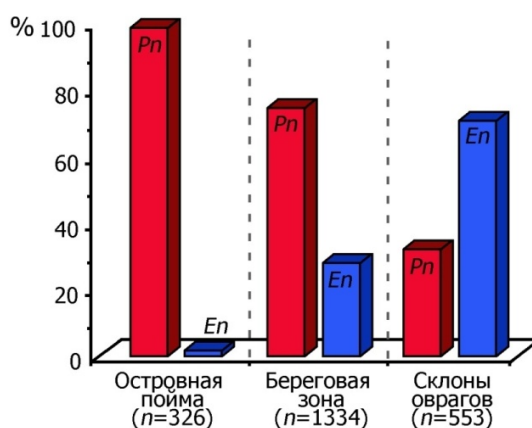


Рис. 1. Встречаемость (%) *Pipistrellus nathusii* (Pn) и *Eptesicus nilssonii* (En) в трех типах мест обитания: островная пойма, береговая зона правого берега Волги и склоны оврагов

Акустическую активность в процессе охоты можно представить следующим образом. Во время поиска добычи *P. nathusii* и *E. nilssonii* излучают FM–QCF эхолокационные сигналы со сходными параметрами их длительности ($10,4 \pm 0,2$ мс ($n = 165$) и $10,4 \pm 0,2$ мс ($n = 47$) соответственно) и частоты следования (5–12 имп/с и 7–11 имп/с соответственно). Отличаются эхолокационные сигналы значениями основной частоты, которая у *P. nathusii* составляет $38,1 \pm 0,3$ кГц, а у *E. nilssonii* – $29,8 \pm 0,1$ кГц.

Расхождение видов в нишевом пространстве может определяться сроками начала и продолжительностью охоты. Так, у *P. nathusii* время вечернего вылета из убежищ происходит в среднем через $43,8 \pm 2,2$ мин после захода солнца, а у *E. nilssonii* несколько раньше – через $35,2 \pm 2,2$ мин (рис. 2). Несмотря на статистически достоверные различия (t -тест = 2,287; $p = 0,013$), значения предельных величин достаточно широко перекрываются, что практически нивелирует имеющуюся незначительную разницу у этих видов, которые почти одинаково активны на протяжении ночи.

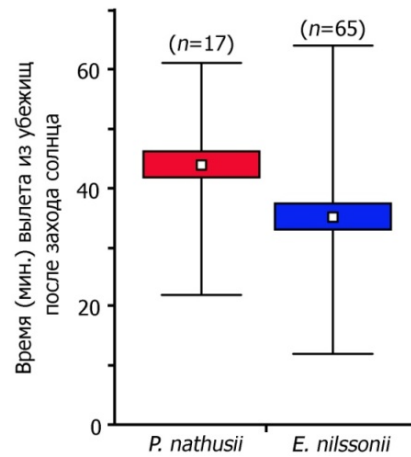


Рис. 2. Время вечернего вылета *Pipistrellus nathusii* и *Eptesicus nilssonii* из дневных убежищ после захода солнца. Значения визуализируются в виде средней арифметической величины (квадрат), стандартной ошибки (прямоугольник), min и max (вертикальная линия)

В ходе анализа экскрементов в питании *P. nathusii* было обнаружено восемь категорий пищевых объектов, принадлежащих семи отрядам насекомых (рис. 3,а; 4,а–в). Основную часть рациона этого вида составляют Chironomidae из отряда Diptera. Нередко объектами питания становятся представители отрядов Coleoptera, чуть реже Lepidoptera, Trichoptera и Homoptera, однако доля каждого из них в рационе не превышает 30 %. Кроме того, в некоторых экскрементах нами были обнаружены паразитические членистоногие из отрядов Siphonaptera (Insecta) и Acari (Arachnida) (рис. 4,к).

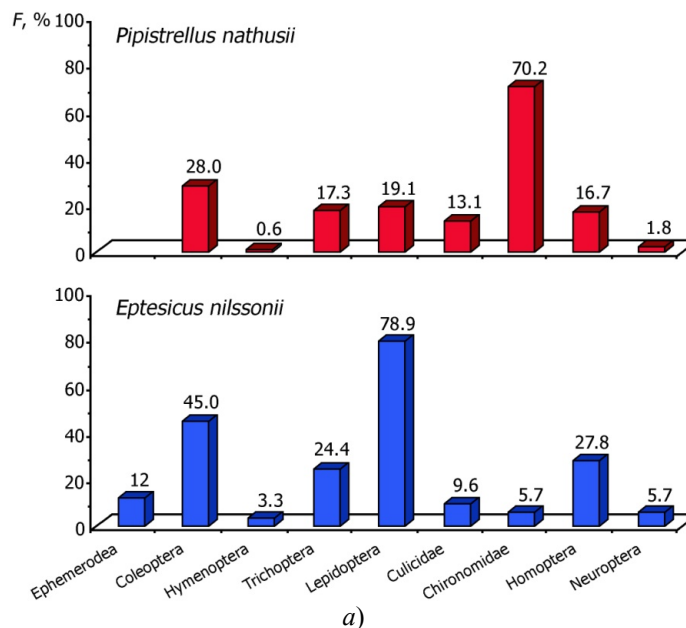


Рис. 3. Частота встречаемости (F%) кормовых объектов (а) и их распределение по относительному обилию (б) в пробах помета *Pipistrellus nathusii* (Pn) и *Eptesicus nilssonii* (En) (начало)

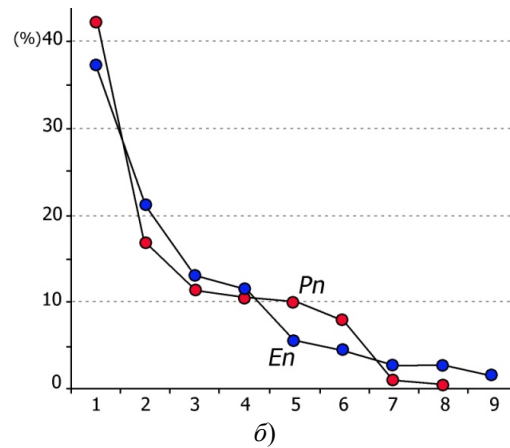


Рис. 3. Частота встречаемости ($F\%$) кормовых объектов (а) и их распределение по относительному обилию (б) в пробах помета *Pipistrellus nathusii* (Pn) и *Eptesicus nilssonii* (En) (окончание)

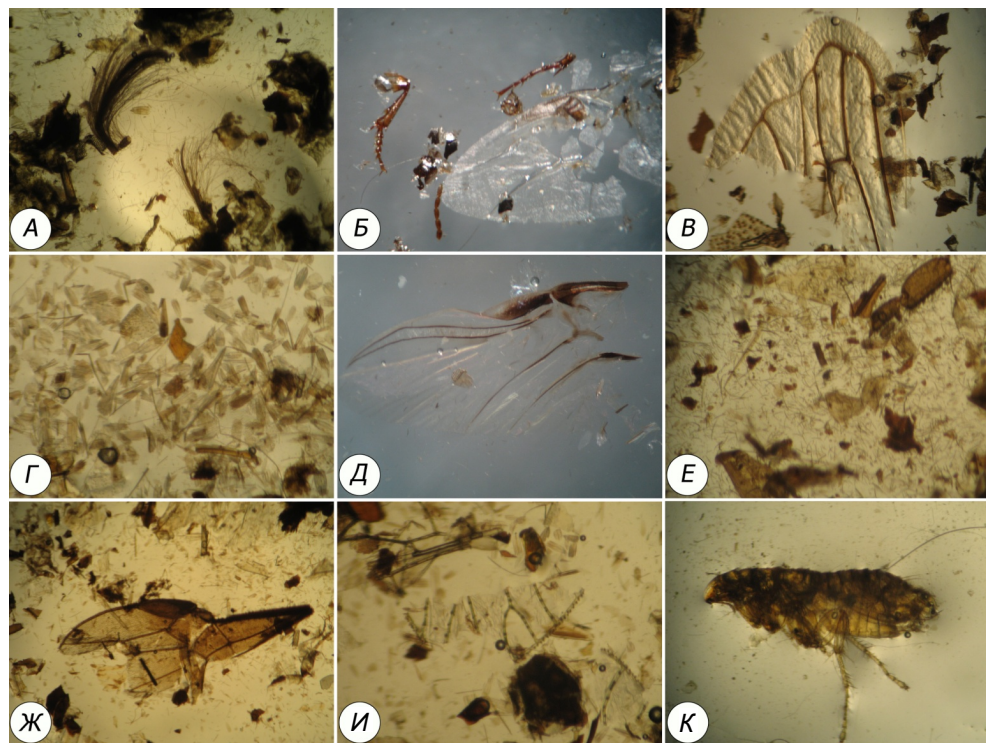


Рис. 4. Фрагменты насекомых в экскрементах *Pipistrellus nathusii* (а, б, в, к) и *Eptesicus nilssonii* (г, д, е, ж, и): а – Chironomidae (усики); б и д – Coleoptera (крылья и конечности); в – Homoptera (крыло); г – Lepidoptera (чешуйки); е – Trichoptera; ж – Hymenoptera (крыло); и – Neuroptera (крыло); к – Siphonaptera

В питании *E. nilssonii* обнаружено девять категорий из восьми отрядов насекомых. Самыми предпочитаемыми объектами питания являются представители Lepidoptera и Coleoptera (рис. 4, г–и). К важным компонентам рациона также относятся Trichoptera и Homoptera. Представители остальных отрядов насекомых в пробах экскрементов этого вида встречаются редко.

Распределения кормовых объектов по их относительному обилию (значимости) в пищевых пробах обоих видов имеют незначительные, но достоверные отличия ($\chi^2 = 20,94$; $p < 0,007$) (см. рис. 3,б). Характер распределения у *P. nathusii* демонстрирует наибольшее соответствие теоретической модели геометрического ряда ($\chi^2 = 1,86$; $p < 0,93$), а у *E. nilssonii* – модели разломанного стержня ($\chi^2 = 7,52$; $p < 0,28$).

Результаты анализа стратегии питания показывают, что ширина трофической ниши у *P. nathusii* (индекс Левинса 2,68) меньше, чем у *E. nilssonii* (индекс Левинса 3,54), что свидетельствует о большей специализации *P. nathusii* в отношении потребляемых кормов. В целом степень перекрытия пищевых рационов у двух видов невелика (индекс Морисита 0,302), несмотря даже на то, что различия между ними статистически достоверны ($\chi^2 = 292,58$; $p < 0,0001$).

Более наглядную картину перекрытия трофических ниш двух видов рукокрылых дают результаты дискриминантного анализа (рис. 5). В процессе пошаговой процедуры из обработки были исключены Ephemeroidea, Neuroptera и Hymenoptera как малозначимые. Значения λ -Уилкса свидетельствуют о хорошей дискриминации лишь у первой функции, на которую приходится значительная часть объясненной дисперсии (табл. 1). По первой дискриминантной функции отмечается расхождение центров и умеренная трансгрессия эллипсов рассеяния, что демонстрирует соответствующий уровень перекрытия их трофических ниш. Максимальные факторные нагрузки по оси этой функции приходятся на Lepidoptera и Chironomidae, которые к тому же имеют обратно зависимые значения своих показателей. Вторая дискриминантная ось описывает небольшой процент дисперсии и показывает полное перекрытие эллипсов, что не позволяет использовать эту функцию для надежного разделения видов по кормовым предпочтениям. В целом область перекрытия ниш для *P. nathusii* составляет около 40 % видовой ниши, а число правильных отнесений 75,0 %, для *E. nilssonii* – 25 и 88,1 % соответственно. При этом наблюдаемая узость ниши у *P. nathusii* указывает на то, что в его рационе доминирует ограниченная группа кормов, тогда как у *E. nilssonii* рацион более широк по его набору.

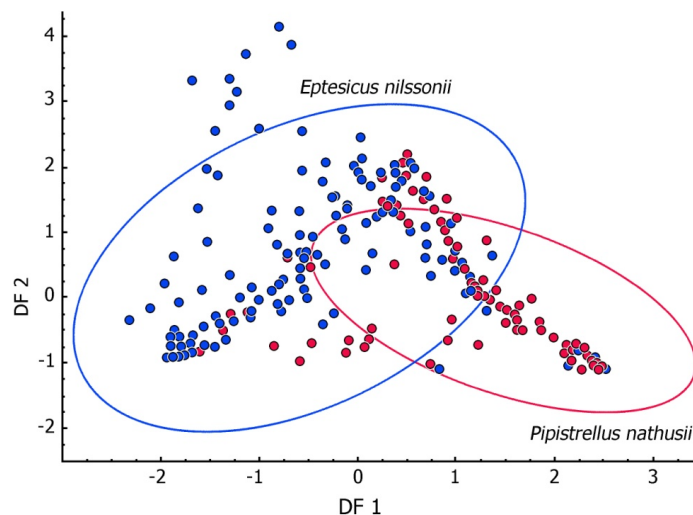


Рис. 5. Расположение эллипсов трофических ниш *Pipistrellus nathusii* и *Eptesicus nathusii* в пространстве дискриминантных функций (DF-1, DF-2)

Результаты пошагового дискриминантного анализа,
проведенного по показателям относительного обилия насекомых
в экскрементах *Pipistrellus nathusii* и *Eptesicus nathusii*

Насекомые	DF 1	DF 2
Lepidoptera	–0,8078	–0,5660
Chironomidae	0,6267	–0,5104
Ephemeroidea	–0,0874	0,4449
Coleoptera	0,0205	0,4902
Trichoptera	0,0467	0,3803
Neuroptera	–0,0453	0,2188
Показатели статистики		
Собственные числа	1,516	0,223
λ -Уилкса	0,325	0,818
χ^2 -тест	495,02	88,61
Степень свободы	12	5
Объясненная дисперсия, %	87,18	12,82
Каноническая регрессия	0,776	0,427
<i>p</i> -уровень	<0,001	<0,001

Обсуждение

В ходе исследований было установлено, что у совместно обитающих в условиях Самарской Луки *P. nathusii* и *E. nilssonii* наблюдается дифференциация ниш по пространственным и трофическим факторам. Сравнительный анализ местообитаний этих видов позволил выявить специфические показатели их пространственного распределения и разделить их на макро- и микро-местообитания. Первые из них определяют деление ниш по биотопической приуроченности. Показано, что *E. nilssonii* наиболее предпочитает кленово-липовые леса паркового типа, произрастающие по склонам, и спускающиеся в долину Волги овраги [11]. Местообитания *P. nathusii*, наоборот, связаны в основном с островной поймой и береговой зоной, где он является одним из самых массовых и доминирующих по численности видом среди встречающихся тут рукокрылых. Для охоты *E. nilssonii* активно использует береговую зону, но он все же существенно уступает здесь первому виду по численности.

В пределах островной поймы и береговой зоны виды охотятся в широком круге биотопов. Их ночная активность была зарегистрирована в семи из восьми ранее выделенных растительных сообществ [26]. Общими для двух видов являются шесть: старовозрастные и средневозрастные осокорники, дубравы, ветляники, ольшаники и луковые террасы. Наибольшая приуроченность *P. nathusii* выявлена к тальникам и ветляникам, а *E. nilssonii* – к средневозрастным осокорникам и дубравам. В это же время первый вид полностью избегает охоты в липняках, тогда как второй – в тальниках.

Разделение ниш по микроместообитаниям у рукокрылых происходит в связи с использованием определенных типов охотничьих пространств и проявлением охотничьих форм активности, включающих время вечернего

вылета, особенности полета и эхолокационную составляющую сигналов. По большинству из этих показателей *P. nathusii* и *E. nilssonii* демонстрируют заметное сходство, что нивелирует разграничение их экологических ниш. Например, их близкие особенности кормового поведения, во многом обусловленные схожей морфологией летательного аппарата [9], определяют большое сходство видов по предпочтительности типов охотничьих пространств. Экологическая сегрегация происходит за счет использования их расширенного диапазона. Так, в отличие от *P. nathusii*, *E. nilssonii* крайне редко кормится под пологом леса и часто встречается в открытых неограниченных пространствах. Кроме того, расхождение по нишам обеспечивается различиями в значениях основной частоты сигналов как ключевой характеристикой при добыче корма и самим составом пищи.

Анализ пищевых предпочтений показал, что, несмотря на относительно сходный спектр рациона питания, в качестве основных пищевых объектов виды потребляют совершенно разные корма. Для *P. nathusii* в рационе преобладают Chironomidae, тогда как для *E. nilssonii* – Lepidoptera. Важным кормом для обоих видов также являются Coleoptera, однако наибольшие показатели числа и частоты обнаружения в пробах помета хитиновых фрагментов представителей этого отряда насекомых отмечаются только у *E. nilssonii*. Обладая немного большими размерами тела, челюстей и относительно высокой интенсивностью эхолокационных сигналов, *E. nilssonii* может ориентироваться на чуть более грубую и крупную добычу, чем *P. nathusii*. Результаты анализа пищевых фрагментов, встречающихся в экскрементах двух видов рукокрылых, подтверждают эту точку зрения. Так, размеры насекомых, используемые ими в качестве кормов, не превышают 3 см, а размер добычи самого потребляемого класса составляет 0,5–1 см. При этом у *E. nilssonii* в пробах помета насекомые размером более 1 см встречаются значительно чаще, чем у *P. nathusii*. Сведения о такой способности первого вида поедать объекты величиной более 1 см подтверждаются и литературными данными [14].

У обоих видов неодинакова и избирательность к объектам питания (табл. 2). Как показали исследования, в среде богатой пищевыми ресурсами *P. nathusii* ориентируется на самые легкодоступные и массовые виды кормов, игнорируя малочисленные. При такой оппортунистической стратегии вид тратит меньше времени и энергии на поиск и поимку основной жертвы, проявляя в высокопродуктивной среде (с высокой плотностью пищи) специализацию только к определенному объекту (Chironomidae). Количество остальных объектов питания в рационе уменьшается пропорционально уменьшению их обилия в самой среде ($R_s = 0,820$; $p < 0,05$), что логично подтверждает соответствие распределения по значимости основных категорий кормовых объектов в диете модели геометрического ряда, при которой явление доминирования одной из категорий выражено очень сильно. Расширение диеты в этом случае возможно только за счет новых, как правило, малочисленных и (или) менее ценных типов пищи, что крайне невыгодно с точки зрения экономии времени и энергии. Такие корма могут оказаться в диете лишь случайно. У *E. nilssonii* прослеживается иная пищевая стратегия. Используя ту же среду, вид выбирает из всей совокупности не самые многочисленные типы кормов, что в наших исследованиях подтверждается отсутствием корреляции их относительного обилия в пищевых пробах и в среде обитания ($R_s = 0,248$;

$p > 0,05$). При такой стратегии расширения диеты за счет малочисленных или случайных кормов становится более вероятным, что и наблюдаем мы на примере более широкого рациона *E. nilssonii*. Это объясняет соответствие распределения значимости кормовых объектов в диете этого вида модели геометрического ряда, демонстрирующей большее разнообразие используемой пищи. Отсутствие в питании исследуемых видов рукокрылых части кормовых объектов, которые представлены в среде не крайне низко по значениям показателей обилия (например, Cecidomyiidae, Brachycera), может быть объяснимо либо их слабой доступностью, либо малой ценностью.

Таблица 2

Относительное обилие (%) основных таксонов насекомых, встречающихся в местах охоты *Pipistrellus nathusii* и *Eptesicus nathusii* и в качестве кормовых объектов в пробах помета этих видов

Таксон насекомых	В местах охоты	<i>P. nathusii</i>	<i>E. nilssonii</i>
1. Lipidoptera	13,2	11,4	37,2
2. Coleoptera	6,4	16,8	21,0
3. Culicidae	9,1	7,9	4,5
4. Tipulidae	0,3	—	—
5. Chironomidae	36,7	42,1	2,7
6. Psychodidae	0,1	—	—
7. Cecidomyiidae	6,7	—	—
8. Brachycera	3,2	—	—
9. Neuroptera	0,2	1,1	2,7
10. Psocoptera	0,3	—	—
11. Hymenoptera	0,3	0,4	1,6
12. Ephemeroptera	0,2	—	5,6
13. Trichoptera	20,7	10,4	11,5
14. Heteroptera	0,1	—	—
15. Homoptera	2,5	10,0	13,1

Степень перекрытия трофических ниш у обоих видов оценивается как небольшая. В целом для *P. nathusii* характерна меньшая ширина трофической ниши и более выраженная специализация в питании по сравнению с *E. nilssonii*. Более широкая ниша, вероятно, дает последнему виду одно из преимуществ в конкуренции за ресурсы при доминировании по численности первого.

В ходе исследований нами не было отмечено случаев прямых столкновений и агрессивных контактов этих видов. Как правило, при встрече в одних и тех же местах кормления они легко расходятся, а при доминировании одного из видов второй быстро ретируется и покидает общую охотничью территорию. За счет выявленных в наших исследованиях качественных и количественных особенностей питания у двух изученных видов рукокрылых достигается дополнительное ослабление их конкуренции, что в результате приводит к расхождению экологических ниш и благополучному сосуществованию их популяций в одних и тех же местах обитания.

Библиографический список

1. Уиттекер, Р. Сообщества и экосистемы / Р. Уиттекер. – М. : Прогресс, 1980. – 327 с.
2. Bagchi, S. Niche relationships of an ungulate assemblage in a dry tropical forest / S. Bagchi, S. P. Goyal, K. Sankar // J. Mammal. – 2003. – Vol. 84. – P. 981–988.
3. Siemers, B. M. Echolocation signals reflect niche differentiation in five sympatric congeneric bat species / B. M. Siemers, H. U. Schnitzler // Nature. – 2004. – Vol. 429. – P. 657–661.
4. Tschapka, M. Energy density patterns of nectar resources permit coexistence within a guild of Neotropical flower-visiting bats / M. Tschapka // Journal of Zoology. – 2004. – Vol. 263. – P. 7–21.
5. Пианка, Э. Эволюционная экология / Э. Пианка. – М. : Мир, 1981. – 400 с.
6. Одум, Ю. Экология : в 2 т. / Ю. Одум. – М. : Мир, 1986. – Т. 2. – 375 с.
7. Schoener, T. W. Resource partitioning in ecological communities / T. W. Schoener // Science. – 1974. – Vol. 185. – P. 27–39.
8. Смирнов, Д. Г. Организация сообществ и популяций рукокрылых (Mammalia: Chiroptera) в условиях умеренно-континентального климата России : дис. ... д-ра биол. наук / Смирнов Д. Г. – Пенза, 2013. – 236 с.
9. Смирнов, Д. Г. Связь морфологии летательного аппарата с выбором типа охотничьего пространства в сообществе рукокрылых Поволжья / Д. Г. Смирнов, В. П. Вехник // Известия Пензенского государственного педагогического университета им. В. Г. Белинского. Естественные науки. – 2011. – № 25. – С. 247–257.
10. Стрелков, П. П. Рукокрылые (Chiroptera. Vespertilionidae) юга Среднего и Нижнего Поволжья / П. П. Стрелков, В. Ю. Ильин // Фауна. Систематика и эволюция млекопитающих: Рукокрылые. грызуны. – Л. : Зоологический ин-т РАН, 1990. – С. 112–237.
11. Смирнов, Д. Г. Использование кормовых участков и убежищ *Eptesicus nilssonii* на Самарской Луке / Д. Г. Смирнов, В. П. Вехник, Н. М. Курмаева, Ф. З. Баишев // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2013. – № 4 (4). – С. 69–75.
12. Курсков, А. Н. Роль рукокрылых в уничтожении насекомых вредителей лесного и сельского хозяйства / А. Н. Курсков // Беловежская пушча. – Минск : Урожай, 1968. – С. 147–155.
13. Сологор, Е. А. К изучению питания рукокрылых (Chiroptera) Среднего Приднепровья / Е. А. Сологор, А. А. Петрусенко // Вестник зоологии. – 1973. – № 3. – С. 40–45.
14. Rydell, J. Feeding territoriality in female northern bats, *Eptesicus nilssonii* / J. Rydell // Ethology. – 1986. – Vol. 72. – P. 329–337.
15. Smirnov, D. G. Ecology of nutrition and Differentiation of the Trophic Niches of Bats (Chiroptera: Vespertilionidae) in Floodplain Ecosystems of the Samara Bend / D. G. Smirnov, V. P. Vekhnin // Biology Bulletin. – 2014. – Vol. 41, № 1. – P. 60–70.
16. Смирнов, Д. Г. К изучению рукокрылых (Chiroptera) на востоке Крыма / Д. Г. Смирнов, Н. М. Курмаева, А. Н. Иваницкий // Plecotus et al. – 2017. – № 20. – С. 17–29.
17. Smirnov, D. G. Trophic ecology and predation of the Greater noctule bat (*Nyctalus lasiopterus*) in Russia / D. G. Smirnov, V. P. Vekhnin // Biology Bulletin. – 2013. – Vol. 40, № 2. – P. 206–212.
18. Shiel, C. Identification of arthropod fragments in bat droppings / C. Shiel, C. McAney, C. Sullivan, J. Fairley // The Mammal Society. – 1997. – № 17. – 56 p.
19. Kronwitter, F. Population structure, habitat use and activity patterns of the Noctule bat, *Nyctalus noctula* Schreb., 1774 (Chiroptera: Vespertilionidae) revealed by radio-tracking / F. Kronwitter // Myotis. – Bonn, 1988. – Vol. 26. – P. 23–85.

20. **McAney, C.** The Analysis of Bat Droppings / C. McAney, C. Shiel, C. Sullivan, J. Fairley // The Mammal Society. – 1991. – № 14. – 48 p.
21. **Levins, R.** Evolution in changing environments / R. Levins. – Princeton : Princeton University Press, 1968. – 120 p.
22. **Morisita, M.** Measuring of interspecific association and similarity between communities / M. Morisita // Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. Ser. E (Biol.). – 1959. – № 3. – P. 65–80.
23. **Krebs, C. J.** Ecological methodology / C. J. Krebs. – New York : Addison-Welsey Education Publishers Inc., 1998. – 620 p.
24. **Sokal, R. R.** Biometry: the principles and practice of statistics in biological research / R. R. Sokal, F. J. Rohlf. – New York : W. H. Freeman and Co., 1995. – 887 p.
25. **Шенброт, Г. И.** Экологические ниши. Межвидовая конкуренция и структура сообществ наземных позвоночных / Г. И. Шенброт // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. – М. : ВИНТИ, 1986. – Т. 14. – С. 5–70.
26. **Смирнов, Д. Г.** Биотопическая структура сообщества рукокрылых пойменных экосистем Самарской Луки / Д. Г. Смирнов, В. П. Вехник // Известия Самарского научного центра РАН. – 2012. – Т. 14, № 1. – С. 177–180.

References

1. Uitteker R. *Soobshchestva i ekosistemy* [Communities and ecosystems]. Moscow: Progress, 1980, 327 p.
2. Bagchi S., Goyal S. P., Sankar K. *J. Mammal.* 2003, vol. 84, pp. 981–988.
3. Siemers B. M., Schnitzler H. U. *Nature.* 2004, vol. 429, pp. 657–661.
4. Tschapka M. *Journal of Zoology.* 2004, vol. 263, pp. 7–21.
5. Pianka E. *Evolutsionnaya ekologiya* [Evolutionary ecology]. Moscow: Mir, 1981, 400 p.
6. Odum Yu. *Ekologiya: v 2 t.* [Ecology: in 2 volumes]. Moscow: Mir, 1986, vol. 2, 375 p.
7. Schoener T. W. *Science.* 1974, vol. 185, pp. 27–39.
8. Smirnov D. G. *Organizatsiya soobshchestv i populyatsiy rukokrylykh (Mammalia: Chiroptera) v usloviyakh umerenno-kontinental'nogo klimata Rossii: dis. d-ra biol. nauk* [Organization of communities and populations of chiroptera (Mammalia: Chiroptera) in the temperate-continental climate of Russia: dissertation to apply for the degree of the doctor of biological sciences]. Penza, 2013, 236 p.
9. Smirnov D. G., Vekhnik V. P. *Izvestiya Penzenskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta im. V. G. Belinskogo. Estestvennye nauki* [Proceedings of Penza State Pedagogical University named after V. G. Belinsky. Natural sciences]. 2011, no. 25, pp. 247–257.
10. Strelkov P. P., Il'in V. Yu. *Fauna. Sistematika i evolyutsiya mlekopitayushchikh: Rukokrylye. Gryzuny* [Fauna. Taxonomy and evolution of mammals: Chiroptera. Rodents]. Leningrad: Zoologicheskii in-t RAN, 1990, pp. 112–237.
11. Smirnov D. G., Vekhnik V. P., Kurmaeva N. M., Baishev F. Z. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki* [University proceedings. Volga region. Natural sciences]. 2013, no. 4 (4), pp. 69–75.
12. Kurskov A. N. *Belovezhskaya pushcha* [Belovezhskaya Pusha dense forest]. Minsk: Urozhay, 1968, pp. 147–155.
13. Sologor E. A., Petrusenko A. A. *Vestnik zoologii* [Bulletin of zoology]. 1973, no. 3, pp. 40–45.
14. Rydell J. *Ethology.* 1986, vol. 72, pp. 329–337.
15. Smirnov D. G., Vekhnik V. P. *Biology Bulletin.* 2014, vol. 41, no. 1, pp. 60–70.
16. Smirnov D. G., Kurmaeva N. M., Ivanitskiy A. N. *Plecotus et al.* 2017, no. 20, pp. 17–29.
17. Smirnov D. G., Vekhnik V. P. *Biology Bulletin.* 2013, vol. 40, no. 2, pp. 206–212.
18. Shil C., McAney C., Sullivan C., Fairley J. *The Mammal Society.* 1997, no. 17, 56 p.
19. Kronwitter F. *Myotis.* Bonn, 1988, vol. 26, pp. 23–85.

20. McAney C., Shiel C., Sullivan C., Fairley J. *The Mammal Society*. 1991, no. 14, 48 p.
21. Levins R. *Evolution in changing environments*. Princeton: Princeton University Press, 1968, 120 p.
22. Morisita M. *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. Ser. E (Biol.)*. 1959, no. 3, pp. 65–80.
23. Krebs C. J. *Ecological methodology*. New York: Addison-Welley Education Publishers Inc., 1998, 620 p.
24. Sokal R. R., Rohlf F. J. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. New York: W. H. Freeman and Co., 1995, 887 p.
25. Shenbrot G. I. *Itogi nauki i tekhniki. Zoologiya pozvonochnykh* [Results of science and technology. Zoology of vertebrates]. Moscow: VINITI, 1986, vol. 14, pp. 5–70.
26. Smirnov D. G., Vekhnik V. P. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN* [Proceedings of Samara Scientific Center of RAS]. 2012, vol. 14, no. 1, pp. 177–180.

Смирнов Дмитрий Григорьевич

доктор биологических наук, профессор,
кафедра зоологии и экологии,
Пензенский государственный
университет (Россия, г. Пенза,
ул. Красная, 40)

E-mail: eptesicus@mail.ru

Smirnov Dmitriy Grigor'evich

Doctor of biological sciences, professor,
sub-department of zoology and ecology,
Penza State University (40 Krasnaya street,
Penza, Russia)

УДК 599.426(470.43):591.32/591.52

Смирнов, Д. Г.

Сравнительный анализ трофических ниш *Pipistrellus nathusii* и *Eptesicus nilssonii* (Chiroptera, Vespertilionidae) в условиях Самарской Луки / Д. Г. Смирнов // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2018. – № 4 (24). – С. 28–41. – DOI 10.21685/2307-9150-2018-4-4.