

**МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ
И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ
ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«КАБАРДИНО-БАЛКАРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ им. Х.М. БЕРБЕКОВА»**

На правах рукописи



ХАШКУЛОВА МИЛАНА АНУАРОВНА

**ГЛАДКОНОСЫЕ ЛЕТУЧИЕ МЫШИ (CHIROPTERA,
VESPERTILIONIDAE) СЕВЕРНОГО КАВКАЗА (ФАУНА, ЭКОЛОГИЯ,
БИОРЕСУРСНЫЙ ПОТЕНЦИАЛ)**

1.5.20 – биологические ресурсы

Диссертация

на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
заслуженный деятель науки КБР,
доктор биологических наук,
профессор **Дзуев Р.И.**

ВЛАДИКАВКАЗ - 2021

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	5
ГЛАВА I. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	12
1.1. История эколого-географического изучения летучих мышей Кавказа.....	12
1.2. Цито- и молекулярно-генетические исследования млекопитающих, в том числе и рукокрылых	27
ГЛАВА II. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	36
ГЛАВА III. СТРУКТУРА АРЕАЛОВ ИЗУЧЕННЫХ ВИДОВ ГЛАДКОНОСЫХ ЛЕТУЧИХ МЫШЕЙ НА СЕВЕРНОМ КАВКАЗЕ И ИХ АНТРОПОГЕННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ.....	51
3.1. Распространения гладконосых летучих мышей на Северном Кавказе.....	53
3.1.1. Ночница остроухая – <i>Myotis blythii</i> Tomes, 1857.....	53
3.1.2. Ночница усатая – <i>Myotis mystacinus</i> Kuhl, 1817	58
3.1.3. Ушан горнокавказский – <i>Plecotus macrobullaris</i> Kuzyakin, 1950....	60
3.1.4. Нетопырь средиземноморский – <i>Pipistrellus kuhlii</i> Kuhl, 1817.	66
3.1.5. Нетопырь-карлик – <i>Pipistrellus pipistrellus</i> Schreber, 1774.....	70
3.1.6. Вечерница рыжая – <i>Nyctalus noctula</i> Schreber, 1775.....	73
3.1.7. Кожан двухцветный – <i>Vespertilio murinus</i> Linnaeus, 1758.....	78
3.1.8. Кожан поздний – <i>Eptesicus serotinus</i> Schreber, 1774.....	82
3.2. Особенности биотопической приуроченности изученных видов гладконосых летучих мышей на Северном Кавказе.....	86
3.3. Современные антропогенные изменения пространственной организации видового населения изученных гладконосых летучих мышей на Северном Кавказе	93
ГЛАВА IV. ХРОМОСОМНЫЕ НАБОРЫ И КАРИОТИПИЧЕСКАЯ ЭВОЛЮЦИЯ ГЛАДКОНОСЫХ ЛЕТУЧИХ МЫШЕЙ СЕВЕРНОГО КАВКАЗА	98

4.1. Кариотипы представителей семейства гладконосые летучие мыши.....	100
4.1.1. Ночница остроухая – <i>Myotis blythii</i> Tomes, 1857.....	100
4.1.2. Ночница усатая – <i>Myotis mystacinus</i> Kuhl, 1817.....	102
4.1.3. Ушан горнокавказский - <i>Plecotus macrobullaris</i> Kuzyakin, 1950.....	103
4.1.4. Нетопырь средиземноморский– <i>Pipistrellus kuhlii</i> Kuhl, 1817.....	104
4.1.5. Нетопырь-карлик – <i>Pipistrellus pipistrellus</i> Schreber, 1774	105
4.1.6. Вечерница рыжая – <i>Nyctalus noctula</i> Schreber, 1775.....	107
4.1.7. Кожан двухцветный – <i>Vespertilio murinus</i> Linnaeus, 1758.....	108
4.1.8. Кожан поздний – <i>Eptesicus serotinus</i> Schreber, 1774.....	109
4.2. Особенности хромосомной изменчивости гладконосых летучих мышей в условиях гор Северного Кавказа.....	110
4.3. Соотношение морфологической и хромосомной изменчивости представителей отряда Chiroptera в условиях гор Северного Кавказа... ..	114
4.4. Некоторые особенности кариотипической эволюции гладконосых летучих мышей в горах Северного Кавказа.....	119
ГЛАВА V. ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ТЕЛА И ЧЕРЕПА ИССЛЕДОВАННЫХ ВИДОВ РУКОКРЫЛЫХ... ..	123
5.1. Ночница остроухая – <i>Myotis blythii</i> Tomes, 1857	124
5.2. Вечерница рыжая – <i>Nyctalus noctula</i> Schreber, 1775.....	130
5.3. Нетопырь-карлик – <i>Pipistrellus pipistrellus</i> Schreber, 1774.....	135
5.4. Нетопырь средиземноморский– <i>Pipistrellus kuhlii</i> Kuhl, 1817	141
5.5. Кожан двухцветный – <i>Vespertilio murinus</i> Linnaeus, 1758.....	145
5.6. Кожан поздний – <i>Eptesicus serotinus</i> Schreber, 1774.....	151
ГЛАВА VI. ЗНАЧЕНИЕ ГЛАДКОНОСЫХ ЛЕТУЧИХ МЫШЕЙ СЕВЕРНОГО КАВКАЗА	156
ВЫВОДЫ	161
ПРЕДЛОЖЕНИЯ И РЕКОМЕНДАЦИИ.....	163

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	164
ПРИЛОЖЕНИЕ.....	183

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. Летучие мыши до настоящего времени относятся к наименее изученной группе среди млекопитающих Кавказа, в том числе Северного Кавказа. Давно известно, что, питаясь насекомыми-вредителями, они приносят существенную пользу сельскому и лесному хозяйству. Как известно, на Северном Кавказе, особенно на территории северного макросклона Центрального Кавказа, почти все пригодные для возделывания земли используются для сельскохозяйственных культур (особенно для интенсивного садоводства: под посевы кукурузы, ячменя, подсолнечника, пшеницы и др.), поэтому, на современном этапе актуальны комплексные методы борьбы с вредителями сельскохозяйственных растений.

В то же время, недостаток данных по количеству и местам локализации ограничивает возможность проведения природоохранных мероприятий, направленных на сохранение этих уникальных и полезных животных, биоресурсный потенциал которых за последние десятилетия повсеместно снизился [59-61, 63-69, 34-44]. Целенаправленные и комплексные исследования на Российском Центральном Кавказе до настоящего времени фактически не проводились. Имеющиеся в научной литературе сведения были собраны в основном попутно при изучении других групп животных; они неполные, отрывочные, противоречивые и касаются отдельных видов рукокрылых, в основном из смежных территорий. В связи с этим, до настоящего времени, остаются слабо изученными видовой состав, хромосомный набор, особенности морфометрических параметров, биоресурсный потенциал, экология, место и роль в природных биоценозах гладконосых летучих мышей (*Vespertilionidae*) на Северном Кавказе.

Фактически после специальных исследований *Chiroptera* Кавказа, проведенных в начале двадцатого столетия, С.И. Огневым и А.П. Кузякиным, эта группа оставалась вне поля зрения териологов Северного Кавказа и в целом Российской Федерации. Это привело к слабой разработанности систематики

рукокрылых, в целом, и *Vespertilionidae*, в частности. В определителях млекопитающих фауны России число родов гладконосых летучих мышей изменяется от 7 до 11, а количество видов – от 17 до 25. Плохо разработана проблема внутривидовой, в том числе и хромосомной изменчивости. Вместе с тем, именно Кавказ, характеризующийся значительной контрастностью условий существования в отдельно взятых локалитетах, на наш взгляд, позволит глубже понять пределы изменчивости видов, разработать таксономические вопросы, выявить особенности экологии и биоресурсный потенциал *Vespertilionidae*.

С учетом изложенного выше, мы провели комплексное изучение гладконосых (обыкновенных) летучих мышей северного макросклона Центрального Кавказа. Работа велась в соответствии с направлением НИР кафедры биологии, геоэкологии и молекулярно-генетических основ живых систем Института химии и биологии Кабардино-Балкарского госуниверситета «Экологические основы эволюции и охраны растительного и животного мира Кавказа».

Степень разработанности темы. Несмотря на более 250-летнее исследование фауны млекопитающих Северного Кавказа, начатое К.Н. Россиковым [125], в его изучении остаются пробелы. В частности, не проводился комплексный анализ систематики, биогеографии, цитогенетики, закономерностей популяционной изменчивости видовых параметров, состояние биоресурсного потенциала рукокрылых, в том числе и *Vespertilionidae*. Недостаточно полно исследованы закономерности динамики численности, лимитирующие факторы, образ жизни, и другие видовые параметры.

Цель и задачи исследования. Целью настоящего исследования являлось изучение биоресурсного потенциала гладконосых летучих мышей (*Vespertilionidae*) на основе исследования внутривидовой изменчивости, цитогенетических и морфо-краниометрических параметров, а также их распространения в условиях высотно-поясной структуры гор Северного Кавказа, с учетом антропогенных трансформаций природных экосистем.

Для достижения названной цели решались следующие задачи:

- выявить пределы изменчивости и уточнить систематику гладконосых летучих мышей северного макросклона Центрального Кавказа на основе изучения габитуальных признаков, отдельных морфологических структур, в том числе кариотип и особенностей экологии в различных ландшафтных условиях;
- исследовать особенности хромосомного набора и его изменчивость на всем протяжении ареала;
- выявить особенности морфометрических и краниометрических параметров, изученных гладконосых летучих мышей северного макросклона Центрального Кавказа;
- выявить закономерности видового размещения в условиях высотно-поясной структуры гор Северного Кавказа;
- определить основные тенденции изменения ареалов под влиянием антропогенных факторов;
- изучить биоресурный потенциал избранных видов гладконосых летучих мышей в условиях Северного Кавказа.

Научная новизна и теоретическая значимость. Впервые исследовано состояние биоресурсного потенциала и для этого проведено комплексное изучение внутри – межпопуляционной изменчивости гладконосых летучих мышей на северном макросклоне Центрального Кавказа. Выявлен размах изменчивости кариотипов, окраски меха, отдельных морфологических структур тела и черепа; изучены экологические особенности избранных видов гладконосых летучих мышей. Выявлена сопряженность пространственной организации видового населения от высотно-поясной структуры горных ландшафтов; показана зависимость распространения и численности от современных тенденций антропогенных изменений природных экосистем. Обосновано существование в пределах северного макросклона Центрального Кавказа 20 видов гладконосых летучих мышей.

Практическая значимость результатов и их реализация. Выявленные характерные черты экологии изучаемых видов рукокрылых, их ответные реакции

на инновационные тенденции антропогенных изменений регионов могут стать абстрактной базой по регулированию численности рукокрылых, а также существенным вкладом при подготовке Кадастра животного мира Северного Кавказа и различных определителей. Обнаруженные закономерности ландшафтной приуроченности единичных конфигураций рукокрылых учитываются при исследовании и разработке мероприятий по совершенствованию защиты генофонда фауны Северного Кавказа.

Кроме того, данные диссертационной работы были учтены при подготовке второго издания Красной книги КБР, а также используются в лекционных курсах, читаемых на биологическом отделении Института химии и биологии КБГУ, в различных экологических проектах и конференциях, проводимых зоологическим центром совместно с Министерством экологии КБР.

Методология и методы исследования. Настоящая работа основана на комплексном подходе к исследованию гладконосых летучих мышей на территории Северного Кавказа. Планирование работы, полевые и экспериментальные исследования и анализ полученных результатов основаны на общепринятой методологии при комплексном подходе.

На защиту выносятся следующие положения:

– Семейство Vespertilionidae на территории КБР представлено 20 видами: *ночница остроухая* – *Myotis bluthii* Tomes, 1857; *ночница трехцветная* – *Myotis emarginatus* Geoffroy, 1806; *ночница водяная* – *Myotis daubentonii* Kuhl, 1817; *ночница прудовая* – *Myotis dasycneme* Boie, 1825; *ночница усатая* – *Myotis mystacinus* Kuhl, 1817; *ночница Хаммерпера* – *Myotis nattereri* Kuhl, 1817; *вечерница рыжая* – *Nyctalus noctula* Schreber, 1774; *вечерница малая* – *Nyctalus leisleri* Kuhl, 1817; *вечерница гигантская* – *Nyctalus lasiopterus* Schreber, 1780; *непоньрь средиземноморский* – *Pipistrellus kuhlii* Kuhl, 1817; *непоньрь-карлик* – *Pipistrellus pipistrellus* Schreber, 1774; *непоньрь Натузиуса* – *Pipistrellus nathusii* Keyserling, Blasius, 1839; *непоньрь-пигмей* – *Pipistrellus pygmaeus* Leach, 1825; *кожан поздний* – *Eptesicus serotinus* Schreber, 1774; *кожан двухцветный* –

Vespertilio murinus Linnaeus, 1758; ушан горнокавказский – *Plecotus macrobullaris* Kuzyakin, 1950; ушан бурый, – *Plecotus auritus* Linnaeus, 1758; широкоушка азиатская – *Barbastella leucomelas* Cretzschmar, 1826; широкоушка европейская – *Barbastella barbastellus* Schreber, 1774; длиннокрыл обыкновенный – *Miniopterus schreibersii* Kuhl, 1817.

– Все изученные параметры видов гладконосых летучих мышей в разной степени несут отпечаток высотно-поясной структуры горных ландшафтов Северного Кавказа.

– Хромосомный набор родо- и видоспецифичный.

– Внутрипопуляционная изменчивости морфометрических показателей тела и черепа большинства избранных видов Vespertilionidae характеризуется отсутствием полового диморфизма.

– Отдельные виды изученных гладконосых летучих мышей отрицательно реагируют на антропогенно трансформированные природные экосистемы, а некоторые синантропы – положительно; и те, и другие в ряде районов Северного Кавказа становятся малочисленными, особенно в районах сельскохозяйственного возделывания земель.

– Перспективным в целях сохранения структуры популяции и видового состава гладконосых летучих мышей в условиях горных экосистем, являются введение и сохранение заповедного режима на характерные места скопления и зимовок рукокрылых на северном макросклоне Центрального Кавказа.

– Центральная часть Северного Кавказа является центром разнообразия и ресурсного потенциала гладконосых летучих мышей.

Апробация и степень достоверности работы. Материалы диссертационной работы докладывались и обсуждались на ежегодных научно-практических семинарах кафедры биологии, геоэкологии и молекулярно-генетических основ живых систем и научно-исследовательской лаборатории горной экологии КБГУ (Нальчик, 2007, 2008, 2009, 2010, 2011), Международной конференции «Биологическое разнообразие Кавказа» (Махачкала, 2010-2020);

научно-практической конференции «Современные проблемы науки и образования» (Махачкала, 2016); Всероссийской научной конференции «Юность, космос, наука» (Обнинск, 2019); Республиканской научной конференции, посвященной летучим мышам «Проблемы сохранения и биологическое разнообразие летучих мышей Северного Кавказа» (Нальчик, 2019).

Публикации результатов исследований. По данным диссертационной работы опубликовано 19 научных работ, в том числе одна входит в базу Web of Sciens, Scopus, одна статья входит в Chemical Abstracts, 6 – в изданиях, рекомендуемых ВАК РФ.

Теоретико-методологическую основу диссертационной работы составили полевые и лабораторные исследования с использованием общепринятых морфологических, цитогенетических, биогеографических, экологических и статистических методов. Лабораторные исследования выполнялись в соответствии с общепринятыми методиками и указаниями, как отечественных, так и зарубежных авторов. Обработка полученных материалов проводилась методами математической статистики с использованием компьютерной программы Statistica Microsoft Excel.

Личный вклад автора. Диссертационная работа является обобщением научных исследований, проведенных автором лично с 2007 по 2019 гг, или при его непосредственном участии в качестве руководителя или ответственного исполнителя, в том числе в ходе его руководства курсовыми и квалификационными работами магистров. Личное участие автора заключается в обосновании и разработке программы исследований и их проведении: непосредственном участии в экспедиционных, стационарно-полевых и лабораторных исследованиях; обобщение и анализ результатов исследований; разработка технологии сохранения биологического разнообразия, а также научной основы стратегии и тактики развития гладконосых летучих мышей на Северном Кавказе.

Объем и структура диссертации. Материалы диссертационной работы изложены на 188 страницах машинописного текста и состоит из введения, обзора

литературы, материала и методов исследований, результатов исследований и их обсуждения, выводов, библиографии. Диссертация включает 13 таблиц, 34 рисунка. Список литературы включает 203 наименования, в том числе 35 иностранных источника.

Благодарности. Особую благодарность хочу выразить моему научному руководителю – д.б.н., профессору, заслуженному деятелю науки КБР Дзуеву Руслану Исмагиловичу, посвятившему всю свою сознательную жизнь исследованию млекопитающих Кавказа. Его энтузиазм, организационные способности и неиссякаемый интерес к познанию териофауны региона позволили определить круг моих научных интересов, разработать план полевых и экспериментальных исследований и довести их до логического завершения – написания настоящей диссертационной работы. Особую благодарность хочу выразить хироптериологу Л.А. Хамизову за предоставленный теоретический и практический материал. Искренне признательна за поддержку, советы и всестороннюю помощь при выполнении работы директору НОЦ «Ботанический сад» З.Х. Шерхову, заведующему кафедры биологии, геоэкологии и молекулярно-генетических основ живых систем КБГУ А.Ю. Паритову, сотрудникам кафедры и друзьям за постоянную моральную поддержку и настрой.

Я очень благодарна своим родителям и всем членам моей семьи за их бесконечное терпение и поддержку. Я признательна руководству КБГУ за то, что предоставило мне возможность заниматься научной работой, как в условиях научно-исследовательской лаборатории горной экологии, так и в зоологическом музее КБГУ.

ГЛАВА I. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. История эколого-географического изучения летучих мышей Кавказа

Первые сведения по фауне млекопитающих центральной части Северного Кавказа содержатся в записках Г. Шоберта, посетившего район Пятигорья в 1713 г. для исследования минеральных источников [162]. Хотя он специально не занимался изучением фауны, сведения его представляют исторический интерес. По данным этого исследователя, минеральные источники в лесах этого района встречались в «изобилии», так же, как и различная дичь, в том числе летучие мыши.

Первые научные исследования фауны Кавказа, в том числе его Центральной части, относятся к 70-м годам XVII в., когда русская академия наук организовала экспедицию во главе с И.А. Гюльденштедтом и с С.Г. Гмелиным для изучения естественно-исторических условий юго-восточных районов Европы и Кавказа. И.А. Гюльденштедт посетил территорию КБР два раза: Малую Кабарду в июле и августе 1771 г и Большую Кабарду – в мае-июле 1773 г. В работе И.А. Гюльденштедта «Reisen durch Russland und im Caucasischen Yeburge» дается обобщение результатов экспедиции для Северного Кавказа и Грузии.

В 1830-м году Е. Menetrie исследовал Кавказ, в том числе окрестности Прохладного, долину реки Малка и районы Эльбруса. Он приводит краткие сведения по 29 видам млекопитающим и распределению этих видов по двум выделенным им поясам: «предгорий» и «зональный».

Самые ранние сведения о летучих мышах Кавказа содержатся в трудах участников русских академических экспедиций и их последователей. Почти до конца XIX века вся информация о летучих мышах в регионе была в основном инвентаризационной. Для нас эти данные представляют интерес для познания закономерностей динамики структуры территории за последние полтора столетия и понимания роли различных антропогенных факторов в этом процессе. Значимость такой информации усиливается тем, что в резко контрастной

ландшафтной структуре Северного Кавказа влияние хозяйственной деятельности человека весьма существенно преломляется через высотно-зональную структуру горных регионов.

Работа академика К.Н. Россикова «Обзор млекопитающих долины реки Малки» [125] положила начало изучению рукокрылых Северного Кавказа. До 1886 года мало кто интересовался летучими мышами Северного Кавказа. В данной работе автор приводит два вида летучих мышей – *Vesperugo serotinus* Schreb. – нетопыри, *Vespertilio murinus* L. – летучая мышь.

К.Н. Россиков [125] отметил, что в данном регионе *Vesperugo serotinus* Schreber встречается от «плоскости до плато» и ее здесь можно отнести к наиболее распространенным видам гладконосых летучих мышей.

В своих исследованиях ученый выявил, что первый, то есть летучая мышь, является наиболее распространенным видом семейства *Vespertilionidae* в описываемом пространстве. Он также отмечает, что горизонтальное и вертикальное распространение этого вида колеблется от «плоскости до плато». По данным К.Н. Россикова [125], местообитаниями Летучей мыши являются долины рек Малка, Баксан, а по притокам реки Малки, в Эрстовском русле, в селах, деревнях и хуторах она спускается на равнину. Автор отмечает, что летучих мышей добывали в окрестностях села Исмаил – Конов (ныне с. Нижний Куркужин), наблюдали в селе Кармова (п. Каменноостровский), на хуторе Цераста и в долине реки Хасаут, в окрестностях села Хасаут. Этот вид, по данным К.Н. Россикова [125], очень редок на поверхности плоскогорья. Одного из представителей этого вида он поймал на вершине горы Бермамыт в июле месяце.

Кроме того, он отмечает, что нетопырь живет в основном в жилых постройках и дуплах деревьев, как в лесах, так и садах. Охотится в сумеречные и ночные часы. Также приводит данные о том, что он наблюдал активных нетопырей почти до первой половины ноября 1882 года.

В 1884 году К.Н. Россиков обнаружил в окрестностях Прохладного первый вылет нетопырей в середине марта. Здесь же он находил самку с двумя еще

беспомощными детенышами в дупле старого шелковичного дерева (*Marbus alba* L.).

Второй вид – «летучая мышь», как отмечает К.Н. Россиков [125], является обычным видом в описываемом районе, а его горизонтальное и вертикальное распространение значительно отличается от аналогичного распространения первого вида. Он наблюдал ее только на плоскости и в предгорной области. Все поиски на плоскогорьях и высокогорьях остались без результата. Между тем, как отмечает автор, он находил ее в других частях Северного Кавказа, а именно в восточной части на высоте 2000 м над уровнем моря. В предгорной части исследуемого района он находил и добывал ее в окрестностях аулов Бавуково (ныне с. Сармаково) и Кармова (ныне с. Каменноостское). По данным автора, они живут в основном колониями в жилых постройках, питаются сумеречными и ночными насекомыми. На зиму впадают в спячку. В окрестностях г. Прохладного он добыл несколько особей этого вида в середине октября 1884 года. По данным К.Н. Россикова [125], этот вид в исследуемом регионе просыпается весной в первых числах апреля, так, одна самка перезимовала у академика дома: в условиях неволи она заснула (ушла в спячку) 1 ноября, а проснулась 5 апреля.

Изучение рукокрылых, охватывающее период с 1900 г и далее, по праву можно назвать началом специальных исследований класса млекопитающие, выполненных такими отечественными зоологами, как К.А. Сатунин (1903-1920), Н.Я. Динник (1911-1914), А.М. Радищев (1926) и др.

Одним из самых влиятельных и известных териосистематиков Кавказа, да и России в целом, был К.А. Сатунин (1900-1920). Он открыл и описал несколько новых видов, включая и летучих мышей. В одной из первых своих работ К.А. Сатунин [128] указывает на наличие в Ставропольском крае *Vesperugo noctula* Schreb., *Vesperugo serotinus* Schreb. и *Vespertilio murinus* L.

До настоящего времени не потеряла своей актуальности обобщающая сводка о териологических исследованиях, выполненная К.А. Сатуниным, – «Млекопитающие Кавказского края» [130], где в двух томах систематизированы и

проанализированы автором материалы, накопленные к тому времени, исследователями млекопитающих региона.

Эта работа по своей полноте и анализу обсуждаемых вопросов не уступает академическим изданиям не только России, но и зарубежья. В монографии имеются уникальные данные, касающиеся рукокрылых Кавказского региона, особенно на территории Закавказья.

В своей работе Константин Алексеевич приводит характеристику отдельных зоогеографических округов Кавказского региона, а также фауны позвоночных животных, преимущественно млекопитающих. Например, он выделял в качестве характерного представителя для лесной зоны северо-западного Кавказа азиатскую широкоушку. В списке для западного Закавказья К.А. Сатунин приводит следующие виды – *Rhinolophus ferrumequinum* Schreb., *Rhinolophus euryale* Blass, *Plecotus auritus* L., *Eptesicus serotinus* Schreb., *Myotis nattereri* Kuhl, *Myotis myotis* Borkh. В пределах южного Закавказья отмечал следующие виды – *Myotis myotis* Borkh., *Eptesicus serotinus* Schreb.

Как отмечает К.А. Сатунин [128], степная зона северо-западного Кавказа весьма бедна представителями отряда Chiroptera. Он приводит описание трех видов – *Vesperugo noctula* Schreb., *Vesperugo serotinus* Schreb. и *Vespertilio murinus* L. Автор добывал несколько экземпляров *Vesperugo noctula* Schreb. в г. Ставрополе, а также получил несколько экземпляров этого вида от Н.А. Зейдлица в 1895 году и один экземпляр в 1899 году от Н.Я. Динника, добытых в этих же местах. По данным К.А. Сатунина [128], распространение этого вида занимает обширные территории Европы, Азии и Африки; в тропическом поясе этот вид встречается высоко в горах. Он отмечает, что *Vesperugo noctula* Schreb. на Кавказе относится к наиболее многочисленным и широко распространенным видам, но его он не обнаружил высоко в горах. Второй вид – *Vesperugo serotinus* Schreb. он добывал в окр. г. Ставрополя в мае 1899 года и, по его мнению, по окраске меха он принадлежит к типичной форме. Ареал *Vesperugo noctula* Schreb. по данным К.А. Сатунина [128], занимает в Европе всю среднюю и большую часть южной полосы от северной Германии до южной Франции и средней Италии; в Азии до

Гималаев к востоку и до Белуджистана, южной Персии и Аравии к югу, охватывает и северную часть Африки.

Константин Алексеевич отмечает, что К.Н. Россиков, описывая распространение *Vesperugo serotinus* Schreb. в работе «Млекопитающие долины реки Малка», говорит, что она распространена, как на плоскости долины реки Малка, так и в предгории, и на равнине. Кроме того, он причисляет ее к лесным животным, что, по мнению Константина Алексеевича, является очень странным, т.к. вместе с *Vesperugo discolor* Kuhl, этот вид – представитель типичных степных летучих мышей. Описание третьего вида *Vespertilio murinus* L. К.А. Сатунин приводит на основании данных К.Н. Россикова, нашедшего этот вид в г. Прохладном. Он также отмечает, что данный вид не встречается в степной зоне. Географическое распространение этой летучей мыши, по данным К.А. Сатунина [128], занимает большую часть Европы и Азии, Северную Африку до Абиссинии. На Кавказе, по его сведениям, она во многих местах чрезвычайно многочисленна. В примечании к данной работе К.А. Сатунин пишет, что, хотя и нет данных о нахождении здесь *Vesperugo Natt.*, он не сомневается, что при более тщательном исследовании данной местности этот вид будет здесь найден.

Второй местный зоолог Н.Я. Динник [71], по мнению многих териологов более позднего периода [142, 144, 59 и др.], довольно удачно дополнял К.А. Сатунина.

Н.Я. Динник отмечал, что в фауне Кавказа преобладают азиатские формы млекопитающих, в том числе и среди рукокрылых. Из 45 видов млекопитающих, указанных для этой местности в 1900 г. К.А. Сатуниным, в том числе летучие мыши, способные легко переселяться из одной местности в другую, Н.Я. Динник [71] три вида считает эндемичными, т.е. нигде кроме степей Северного Кавказа не встречающихся, а из остальных 37, по его мнению, только три вида зверей встречаются как в Восточной, так и Западной Европе.

Н.Я. Динник [70] был убежден в том, что основной причиной необыкновенного разнообразия и богатства фауны Кавказа следует считать историю формирования ландшафтов региона, обусловившую возможность его

заселения в различные геологические периоды «пришельцами с различных сторон».

Двухтомная монография «Звери Кавказа» [71], которая была посвящена копытным и хищным млекопитающим, фактически не содержит данных по рукокрылым Северного Кавказа.

Ряд крупных сводок опубликован С.С. Туровым с коллегами, которые посвящены систематическому обзору млекопитающих Северного Кавказа. Для этой цели он совершил летом 1925 г две поездки к истокам реки Терек на территории Северной Осетии для сбора материала. Первая поездка с 1-го по 16-е июля охватила район Коби, Крестового перевала и истоков Терека в районе реки Тепи. Вторая началась в сентябре и продолжалась до 5 октября. Работы по сбору были начаты в окрестностях г. Алагир, вдоль военно-осетинской дороги до урочища Тамиск. Как отмечает С.С. Туров [151], кроме коллекции (около 200 экз.), собранной им в названных районах, попутной обработке подверглись материалы, собранные в окрестностях г. Владикавказа и небольшая коллекция Северо-Кавказского Института Краеведения (Владикавказ). Он описывает отловленные виды (8 видов) летучих мышей и включает их в систематический обзор млекопитающих Осетии [151].

В истории териологии Северного Кавказа видное место отводится работам А.М. Радищева [120], С.С. Турова [151], А.К. Темботова [142, 144, 145] и др. Значительный вклад в исследования рукокрылых Кабардино-Балкарии внес А.М. Радищев. Он добыл несколько экземпляров ночниц остроухих в округе г. Нальчика и ст. Котляревской на чердаках домов и вечерами во время их полета во дворах. Кроме того, А.М. Радищев 14 июня того же года нашел еще не прозревшего детеныша ночницы остроухой.

В продолжении начатой работы С.С. Туров и Л.Г. Турова-Морозова [152], приводят отчет о материалах, собранных по млекопитающим, во время экспедиции в окрестностях ст. Старогладковская Кизлярского Округа с 23 мая по 6 июня 1927 года и с 1-го по 20 июня 1928 года в районе Терекли – Мектеб. В этой работе авторы дают подробное описание физико-географических условий в

районе полевых исследований и приводят данные только по одному виду – *Eptesicus serotinus turcomanus intermedius* Ogn. Они отмечают, что этот вид является одним из самых обыкновенных в Кизлярском Округе. А также приводят данные по сравнению зверьков, добытых в окрестностях г. Владикавказа, ст. Александро-Невской и Старогладковской и отмечают отличие последних, как от типичной формы *Eptesicus serotinus* Schreb., так и от *E. s. turcomanus*. Как отмечают исследователи, экземпляры из Владикавказа по своей темно-бурой окраске ближе стоят к типичной форме, из ст. Александро-Невской и Старогладковской – более светлые, но цвет брюха не доходит до белого *Eptesicus serotinus turcomanus* Ogn., по величине черепа последние несколько мельче типичных и подходят к новой форме, описанной С.И. Огневым [105].

Один экземпляр *Plecotus auritus* L. С.С. Туров добыл в г. Владикавказе, он хранится в коллекции Северо-Кавказского Института Краеведения. Второй вид – кожан двухцветный, автор считает многочисленным видом рукокрылых; он его добывал в окрестностях с. Балта – Редант, Военно-Грузинская дорога 4 км от Владикавказа. Для этого вида С.С. Туров приводит следующие краниометрические показатели: кондилобазальная длина 14,1 мм; межглазничная ширина – 4,5 мм; ширина черепной коробки – 3,5 мм, ширина скуловых дуг – 9,4 мм. Следующий вид – *Nyctalus noctula* Schreb. [151]. Пять экземпляров этого вида автор добыл в дупле дерева в городском саду г. Владикавказ. Как считает С.С. Туров [151], по своим размерам и длине предплечья эти особи ближе стоят к типичной форме, чем к описанной из Воронежской губернии *Nyctalus noctula princeps* Ogn.

Как отмечает С.С. Туров на 9-ой версте Военно-Грузинской дороги он добыл вечерницу гигантскую. Описание остальных трех видов (*Myotis mystacinus* Kuhl, *Myotis myotis* Borkh., *Pipistrellus pipistrellus* Schreb.) С.С. Туров [151], приводит на основании коллекционного материала К.А. Сатунина [128], происходящего из окрестностей г. Владикавказа.

В истории териологии, в том числе рукокрылых отдельных районов бывшего Союза, включая Кавказ, и сопредельных территорий, важное место

занимают исследования А.П. Кузякина [92, 93]. В его многочисленных научных трудах приводятся первичные данные о систематическом положении и местах добычи каждого зверька с указанием конкретных убежищ, зимовок, ландшафтов, а также плотности их населения на Кавказе.

Первую гипотезу о филогении рукокрылых выдвинул А.П. Кузякин [92]. В этой фундаментальной работе Александр Петрович отмечает, что ошибочно деление семейства *Vespertilionidae* на 6 подсемейств: *Vespertilioninae* (33 рода), *Miniopterinae* (1 род), *Murinae* (2 рода), *Nyctophilinae* (2 рода), *Temoreotinae* (1 род) и *Kerivoulinae* (2 рода); он считает, что более правильно выделять только три подсемейства: *Temoreotinae*, *Kerivoulinae* (в их прежнем объеме) и *Vespertilioninae*, объединяющее все остальные группы. В данной работе он также отмечает о необходимости объединения многочисленных родов; и высказывает мнение, что для наглядности родственных связей, было бы целесообразно разделить *Chiroptera* на следующие естественные группы надродового порядка:

I – группа: *Myotis* – *Pironyx* – *Lasinyeteris*.

II – группа: *Plecotus* – *Carinorhinus* – *Euderma* – *Barbastella*.

III – группа: *Miniopterus*.

IV – группа: *Vespertilio* и все остальные роды, кроме отмеченных в группах I-III и V-VI.

V – группа: *Lasinurus* – *Dasyptenus*.

VI – группа: *Murina* – *Harpiocephalus*.

Как отмечает А.П. Кузякин [92], первые две группы родов характеризуются примитивной зубной системой (38, реже 36 зубов), весьма простым строением ушной раковины и т.д. Для представителей III – группы характерно наличие особой кожистой складки, соединяющей сближенные между собой ушные раковины и очень узкая расстановка скуловых дуг. У многочисленных представителей IV – группы, в отличие от предыдущих, зубная система более специализирована (от 34 до 28 зубов), складки, соединяющей уши, нет, но строение ушной раковины у многих сильно усложнено и т.д.

Кроме того, этот автор, в отличие от С.И. Огнева [105], приводит для фауны бывшего Союза не 11, а 8 родов в пределах Vespertilionidae (*Myotis*, *Miniopterus*, *Plecotus*, *Barbastella*, *Nyctalus*, *Vespertilio*, *Otonycterus* и *Murina*).

В этой сводке также имеется статья П.П. Стрелкова и др., посвященная еще трем видам этого рода (*Myotis dasycneme* Boie, *Myotis daubentoni* Kuhl и *Myotis nattereri* Kuhl), происходящим из Ленинградской области. Они тоже отмечают консервативность кариотипов *Myotis* на родовом уровне и считают, что этот показатель является указанием на общность происхождения видов этого рода.

Большую и плодотворную работу по изучению фауны Северного Кавказа, в том числе его центральной части, провел А.К. Темботов. Однако, представителям отряда рукокрылые уделено недостаточное внимание, т.е. материал собирался попутно в отличие от представителей отряда грызунов. В первой монографической работе «Млекопитающие Кабардино-Балкарской АССР», которая была издана в 1960 году, автор приводит видовой состав и краткое описание 10-ти видов рукокрылых, в основном ссылаясь на литературные источники. Например, подковоносов большого и малого в фауне КБР автор описывает на основании данных Н.К. Верещагина [23] и К.А. Сатунина [130], которые добывали их в окрестностях гг. Пятигорск и Кисловодск. Следующий вид – *ночница большая*, описывается А.К. Темботовым [142] со ссылкой на данные К.Н. Россикова [125] и К.А. Сатунина [130]. Первый автор находил ее по долине р. Малка, а второй - в «Провале» около Пятигорска. Распространение третьего вида – *ночницы остроухой* дается по материалам А.М. Радищева [120] и С.С. Турова [151]. Ареал *ночницы усатой* на территории КБР автор описал на основании литературных сведений А.П. Кузякина [92] и А.Н. Формозова [155]. Характеристика распространения остальных видов (*широкоушка европейская*, *вечерница рыжая*, *нетопырь-карлик*, *кожан двухцветный* и *кожан поздний*) приводится А.К. Темботовым [142] также со ссылкой на данные вышеприведенных авторов.

В последующих монографиях «География млекопитающих Северного Кавказа» [144] и «Животный мир Кабардино-Балкарии» [145] А.К. Темботов

установил видовой состав Chiroptera и их распространение с учетом высотнопоясной структуры горных ландшафтов на основании дополнительно собранного коллекционного материала и обширных сведений, содержащихся к тому времени, в научной литературе. В первой работе автор для отряда рукокрылые на территории Северного Кавказа приводит 22 вида, относящиеся к 11-ти родам и трем семействам: Подковоносые - Rhinolophidae, Гладконосые – Vespertilionidae и Бульдоговые – Molossidae. В этой работе автор, вслед за своим учителем Александром Петровичем Кузьякиным, повторил систему этого отряда, которая дается в «Определителе млекопитающих СССР» [93], т.е. всех представителей семейства Vespertilionidae он отнёс к 6 родам: *Myotis*, *Miniopterus*, *Plecotus*, *Barbastella*, *Nyctalus*, *Vespertilio*. Во второй работе обширный род *Vespertilio* разделил на три – род *Pipistrellus* с двумя видами - *Pipistrellus pipistrellus* Schreb. и *Pipistrellus nathusii* Keys; род *Eptesicus* с одним видом *Eptesicus serotinus* Schreb. и род – *Vespertilio* с одним видом *Vespertilio murinus* L. Такое разделение *Vespertilio*, по словам автора, стало возможным после накопления в научной литературе обширного материала, особенно по кариотипам представителей этого рода.

Значительный интерес для познания Chiroptera Кавказа представляют исследования их ископаемых остатков. Так, в пещере Кударо I (Южная Осетия), открытой В.П. Любиным в 1955 г. на высоте 1700 м над уровнем моря, найдена кость, принадлежащая одному из представителей отряда Chiroptera (ближе не определены) [23]. Обзор исследований голоценовых захоронений остатков млекопитающих на Кавказском перешейке позволил Николаю Кузьмичу Верещагину суммировать достигнутые результаты в сводных таблицах, в табл. 62 он приводит костные остатки четырех видов рукокрылых обнаруженных в четвертичных слоях Кавказского перешейка.

Как считает Н.К. Верещагин [23], основная масса ископаемых остатков рукокрылых известна на Кавказе из голоценовых слоев, в связи с этим говорить о филогенетических изменениях представителей этого отряда пока основания нет. Однако, он отмечает, что широко распространенные виды родов *Myotis* и *Vespertilio* иногда занимают по величине и окраске промежуточное положение

между европейско-сибирской популяцией и центрально-азиатской, например, *Myotis mystacinus* Kuhl. В других случаях, например, *Vespertilio serotinus* Shreb. – более близки к европейским.

В результате палеогеографического и зоогеографического анализа большого фактического материала голоценовой териофауны Кавказа Н.К. Верещагин [23] пришел к заключению, что генетический состав современной фауны рукокрылых Кавказа включает плиоценовые и плейстоценовые виды, в том числе: 10-ть видов – кавказские мезофильные и широко распространенные, 9-ть видов – переднеазиатские сухо- и теплолюбивые, три вида – восточно-европейские гидрофильные и степные, три вида – туранские пустынные и два вида – европейские лесные мезофильные, всего 27 видов рукокрылых.

Как отмечает З.М. Амирханов [5], из фауны рукокрылых бывшего Союза, насчитывающей 40 видов, на территории Дагестана встречается 16. Между тем, об их ареалах на указанной выше территории имеются лишь отрывочные сведения, содержащиеся в более ранних работах К.А. Сатунина [130, 131], Л.Б. Беме [19], Д.В. Красовского [87], В.Г. Гептнера и А.Н. Формозова [45], А.П. Кузякина [92], Н.К. Верещагина [23], А.К. Темботова [143,144, 145].

З.М. Амирханов [5], который проводил целенаправленные исследования с 1972 года, отмечает, что на территории Дагестана обнаружено обитание 12-ти видов гладконосых летучих мышей (*ночница остроухая, ночница Неттерера, ночница усатая, широкоушка европейская, широкоушка азиатская, вечерница гигантская, вечерница рыжая, кожан поздний, нетопырь кожановидный, нетопырь лесной, нетопырь-карлик*). В данной работе автор приводит латинские названия видов гладконосых летучих мышей по устаревшей классификации, т.е. представители четырех родов (*Eptesicus, Vespertilio, Myotis и Pipistrellus*) рассматриваются как виды одного обширного рода *Vespertilio*. На наш взгляд, значимость данной работы заключается в подробном описании мест добычи, соответственно распространения с учетом высотно-поясной структуры горных ландшафтов, а также некоторых особенностей образа жизни, изученных автором видов гладконосых летучих мышей, на территории Дагестана.

Первую работу, посвящённую этой группе млекопитающих Б.А. Казаков и Н.Н. Ярмыш опубликовали в 1974 году [78], этот материал во второй работе [167], они дополнили новыми данными о местах обитания 12-ти видов рукокрылых, в том числе 10-ти видов гладконосых летучих мышей, уделив внимание характеристике мест добычи (биотоп), количеству особей в колониях, возрасту, биологии размножения и т.д.

Вышеприведенными авторами колония *ночницы остроухой* в количестве 70-100 особей была обнаружена в Краснодарском крае (пос. Псебай) на чердаке жилого дома. Из 20-ти пойманных животных, 10-ть оказались взрослыми самками, 6-ть кормящими самками и четверо – детенышами (все оказались самцами). Кроме того, колонию этого вида они нашли в окр. г. Пятигорска (район «Провал»), где они обитали с самцами вечерницы рыжей. Подсчет зверьков во время вылета (15 июля 1977 г), по данным этих авторов, показал, что здесь обитает около тысячи особей. Из 20-ти пойманных ночниц остроухих с помощью паутинной сети, три особи оказались самцами, а восемь самками, 9-ть особей молодыми, которые летали самостоятельно. Кроме того, в паутину попали 12-ть особей вечерниц рыжих. Материнскую колонию ночницы трехцветной в количестве 20 животных они обнаружили в окр. пос. Псебай 4 июля 1977 г в пещере Дедова Яма. Среди четырех пойманных летучих мышей были три кормящие самки, и одна беременная. Колонию длиннокрыла обыкновенного они обнаружили 6 июля 1977 года в пещере в окрестностях пос. Псебай. На 1дм² они насчитали более 40 детенышей. Из 66 отловленных взрослых особей 10 зверьков были самцами, остальные – кормящие самки. Ушанов обыкновенных они находили дважды: первый раз летом 1977г. (в июле) одиночного самца обнаружили на чердаке дома в пос. Никель Майкопского района; 14 августа в сторожевой башне с. Вовнушки в Ингушетии нашли колонию из 20 особей, соответственно добыто 8-мь зверьков, в том числе четыре взрослые самки и четыре самца - сеголетки. В окр. г. Ростов – на – Дону в дупле с вечерницами рыжими они поймали двух вечерниц *гигантских* (26 апреля, 1976 г.). В 1977 году авторы данной статьи обнаружили две новые колонии самцов вечерницы рыжей:

одну в Пятигорске в Провале, другую – окр. г. Лабинск. Здесь они под деревянной обшивкой угла стены 9 июля 1977 г. обнаружили более 70 зверьков. У двух добытых самцов семенники были сильно увеличены.

Как отмечают Н.Н. Ярмыш и др. [168], нетопырь лесной встречается на Северном Кавказе на пролете вместе с вечерницами рыжими. За четыре года они смогли поймать нетопырей лесных лишь дважды. 16 сентября 1974 г. в щелях кирпичной кладки полуразрушенного собора в ст. Манычской Ростовской области найдено 5 нетопырей лесных (4 самки и один самец), а 8 сентября 1976 г. на Зеленом острове (Ростов-на-Дону) – 6 зверьков (5 самок и один самец дневали в дупле вместе с 12-ю вечерницами рыжими). По данным этих же авторов, нетопырь средиземный – новый вид для Ростова, впервые найден 15 мая 1975 г. [167]. Это была небольшая колония, которая размещалась в щелях между кирпичами над окнами шестого этажа здания. Также нетопырь средиземный был обнаружен этими авторами зимой, весной и летом 1977 г. в г. Грозном, где он, по их мнению, является обычным видом. 18, 21 и 25 апреля 1977 г. добыты беременные самки. Кожан двухцветный впервые на территории Ростовской области был обнаружен в 1977 г. [168]. Кроме того, летом кожана двухцветного они обнаружили на территории Чечено-Ингушетии, а зимой добывали между рамами окна одного из зданий в с. Чишхи (на р. Аргун). Около 20-ти кожанов поздних (среди которых 2 кормящие самки, одна беременная) этими авторами были найдены 26 июня 1977 г. на чердаке здания в г. Лабинске, а также в г. Грозном 13 мая 1977 г. обнаружена колония беременных самок из 60-70 особей.

Тщательный анализ представителей отряда рукокрылые Западного Кавказа провел С.В. Газарян [31]. Он отмечает, что в данном регионе встречается 23 вида летучих мышей из двух семейств и 10 родов. Кроме того, обращает внимание исследователей на то, что в пределах исследуемого региона найдены субфоссильные остатки *Myotis dasycneme* Voie. По мнению С.В. Газаряна [31], это доказывает, что данный вид в недавнем прошлом обитал на Западном Кавказе. Автор также приводит подробный анализ биологии, экологии и распространения летучих мышей на Западном Кавказе. Например, он считает все виды

подковоносов оседлыми, а среди гладконосых летучих мышей, по его мнению, таковыми являются все виды ночниц, широкоушка европейская, ушан бурый и длиннокрыл обыкновенный, кожан двухцветный. Для некоторых видов рукокрылых (вечерница рыжая, ночница усатая, нетопырь лесной), С.В. Газарян считает, что данная территория региона является местом массовой зимовки и скопления летучих мышей обоих полов и поселением самцов в летний период. По его мнению, на территории Западного Кавказа многочисленными и широко распространёнными в спелеорайонах видами являются следующие: ночница водяная, кожан поздний, широкоушка европейская, длиннокрыл обыкновенный, ночница остроухая. В категорию редких видов региона он предлагает включить – вечерницу гигантскую и нетопыря кожановидного. Автор в своем исследовании также отмечает, что наибольшую близость хироптерофауна Западного Кавказа имеет к центрально- и южно-европейской фауне рукокрылых. С.В. Газарян [31], считает, что наиболее негативно влияющими на представителей отряда Chiroptera антропогенными факторами на Западном Кавказе являются беспокойство в подземных и других убежищах; сведение лесов, особенно для троглофильных и некоторых петрофильных и дендрофильных видов. Кроме того, по мнению этого автора, наиболее уязвимыми являются высоко колониальные троглофильные рукокрылые.

С.В. Газаряном сделаны новые находки различных видов летучих мышей на Кавказе. Это такие, как вечерница гигантская, ушан горнокавказский, широкоушка европейская. Изучены подвиды ночницы остроухой [29, 30, 40].

В совместной работе С.В. Газаряна и Г.С. Джамирзоева [36] приводятся итоги и перспективы изучения хироптерофауны Дагестана. В ней также содержатся сведения по систематике, численности, распространению, экологии и биологии летучих мышей.

Во время полевых экспедиционных работ с 2003 по 2005 гг. на территории Дагестана они обнаружили 21 вид рукокрылых, в том числе 19 видов гладконосых летучих мышей (*Myotis blythii* Thom., *Myotis bechteinii*, *Myotis nattereri* Kuhl, *Myotis aurascens* Kuzyak., *Myotis daubentoni* Kuhl, *Eptesicus serotinus* Schreb.,

Vespertilio murinus L., *Hypsugo savii* Bonap., *Pipistrellus pipistrellus* Schreb., *Pipistrellus kuhlii* Kuhl, *Nyctalus noctula* Schreb., *Nyctalus leisleri* Kuhl, *Nyctalus lasiopterus* Schreb., *Barbastella leucomelas* Cretz., *Barbastella barbastellus* Schreb., *Plecotus macrobullaris* Кузык.). На основании этих исследований и литературных сведений авторы пришли к заключению, что на территории Дагестана в массовом количестве обитают синантропные виды летучих мышей – кожан поздний (всего 14 мест находок), нетопырь карлик (11 мест находок) и нетопырь Кюля (9 мест находок). Они отмечают, что в Дагестане очень мало мест находок троглофильных рукокрылых по сравнению с их количеством на Западном Кавказе. Это явление они объясняют тем, что для Дагестана характерно слабое развитие карста и небольшое количество пещер. По мнению С.В. Газаряна и Г.С. Джамирзоева [37], на территории Дагестана, особенно в лесных массивах, при целенаправленном исследовании представителей Chiroptera не исключено нахождение еще двух видов ночниц – *Myotis mystacinus* Kuhl. и *Myotis brandti* Evers., а в горных ущельях – *Tadarida teniotis* Raffin.

На основании научной литературы, коллекционных данных и собственных исследований Н.Ю. Абдурахманова [1] изучила видовой состав и распространение рукокрылых (Chiroptera) на территории Большого Кавказа с конца XIX века по настоящее время. Как отмечает автор, на территории Кавказа зарегистрировано 35 видов, которые объединяются в 11-ть родов, четыре семейства. Как отмечает автор к наиболее распространенным семействам Vespertilionidae исследуемого района относятся: *Myotis blythii* Thom., *M. emarginatus* Geoff., *M. mystacinus* Kuhl, *Eptesicus serotinus* Schreb., *Pipistrellus pipistrellus* Kuhl, *P. kuhlii* Kuhl, а к перелетным – четыре вида: *Nyctalus noctula* Schreb., *Nyctalus lasiopterus* Schreb., *Nyctalus leisleri* Kuhl и *P. pipistrellus* Schreb., *P. nathusii* Keys. et Blas. Автор отмечает, что наибольшее количество, изученных им, видов обыкновенных летучих мышей Северного Кавказа относится к переднеазиатско-средиземноморскому комплексу (сухо- и теплолюбивые), доля которых в этом регионе составляет 38,7%. Широко распространённых мезофильных палеарктических видов, соответственно – 32,2%, европейских

(лесных) – 22,6% и туранских (полупустынных и пустынных) – 6,5%. Как отмечает Н.А. Абдурахманова [1], проследить историю становления рукокрылых, в том числе и гладконосые летучие мыши, пока не представляется возможным из-за незначительного палеонтологического материала. Между тем, В.В. Росина и Г.Ф. Барышникова [127] сообщают, что в пещере «Матузка» (предгорья Северного Кавказа) найдены костные остатки в позднеплейстоценовых слоях 17 видов, в том числе – 14 гладконосых летучих мышей.

В последующих работах С.В. Газаряна и др. [36-44], в основном содержатся сведения о новых местах обнаружения и освещаются некоторые вопросы экологии и охраны этой уникальной группы млекопитающих на Северном Кавказе.

Новые данные о четырех видах летучих мышей Центрального Кавказа, а именно ночнице водяной, ночнице трехцветной, широкоушке европейской, складчатогубу широкоухому, получены С.В. Газаряном и Ф.А. Темботовой [41] они описывают распространение и статус этих видов. Данные получены авторами с помощью детектора ультразвуков Pettersson D-100, который зарегистрировал видеоспецифичные эхолокационные сигналы.

1.2. Цито- и молекулярно-генетические исследования млекопитающих, в том числе и рукокрылых

Работы, изданные в начале прошлого столетия, содержат наиболее ранние сведения по кариологии млекопитающих. В списках хромосомных чисел Metazoa, опубликованных Е. Хорвеем (Harvey, 1916, 1920), среди ста описанных видов лишь два десятка видов млекопитающих (цит. по: Воронцов, 1958), так как цитогенетические исследования этого периода еще были единичными [58].

По сравнительной кариологии позвоночных и, в частности, млекопитающих, можно сказать, что работы Т. Пайнтера (1921-1928гг.) являются началом более детальных исследований. В своих исследованиях он обратил внимание на низкое число хромосом у сумчатых, по сравнению с плацентарными [192].

Анализом хромосомного набора занимались не только цитогенетики и генетики, но также и систематики, кариологи. Интенсивные исследования в области сравнительной кариологии животных проводятся с конца 20-х годов и в 30-е годы швейцарскими (R. Matthey и его школа), японскими (К. Огума, S. Tateishi, S. Makino) и отечественными (школа Н.Н. Кольцова и И.И. Соколова) цитогенетиками [24, 46 и др.].

Уже в 40-50-х годах прошлого столетия были изучены кариотипы представителей насекомоядных, рукокрылых, хищных, копытных, грызунов, приматов, сумчатых.

Очевидно бурному становлению кариосистематических и кариоэволюционных исследований в особенности, способствовал методический прогресс в технике приготовления хромосомных препаратов. До конца 50-х годов хромосомы млекопитающих изучались в основном в генеративных клетках (сперматогенезе и овогенезе), а препараты хромосом готовили из парафиновых срезов ткани и после осмиевой фиксации [202] или раздавливали ткани под покровным стеклом после фиксации уксусной кислотой [188]. Применяя эти методы, в лучшем случае удавалось точно подсчитать число хромосом и значительно затруднялось определение их формы и размеров, соответственно, и проведение сравнительно-кариологического анализа.

Принципиальные изменения цитогенетических методик, связаны с применением гипотонии [184, 190], спиртово-уксусной фиксации [195], предварительной колхицинации [181], техники высушенных препаратов [193] и улучшение методов культуры тканей (в работах Д. Хангерфорда и П. Мурхеда конца 50-х – начала 60-х годов) значительно облегчили анализ кариотипов. Благодаря этим модифицированным методам стало возможным не только точное определение числа, относительных размеров и формы хромосом, но также изучение их функционирования в онтогенезе, изменчивости в филогенезе. Кроме того, точное определение числа хромосом человека [198] и его изменений при патологии возбудили практический интерес к хромосомам, и анализ кариотипа

стал частью медицинского обследования, т.е. кариология вошла во второй период развития.

Научным трудом В. Г. Иванова «Хромосомный комплекс обыкновенной слепушонки» [75] было положено начало исследованиям хромосомных наборов млекопитающих Северного Кавказа.

В комплексной научной работе «Млекопитающие» [25] содержится научная статья Н.Н. Воронцова с соавторами, где дается сравнительная кариология представителей семейства *Vespertilionidae*. По данным этих авторов, к тому времени хромосомные наборы изучены более чем у 50 видов обыкновенных летучих мышей. Сопоставление кариологических характеристик видов *Vespertilionidae* указывает на большую роль перестроек робертсоновского типа в эволюции кариотипов этого семейства. «Морфологически идентичные» хромосомы (маленькие субметацентрики и акроцентрики с ахроматиновой зоной), как они считают, могут служить подтверждением общности происхождения кариотипов. Как отмечают Н.Н. Воронцов и др. [25], исследования североамериканских обыкновенных мышей показали консервативность кариотипов летучих мышей Старого Света. Дополнительные исследования были проведены вышеприведенными авторами для следующих представителей этого семейства на территории бывшего Союза – *Miniopterus schreibersi* Kuhl (5 особей), *Nyctalus noctula meklenburzevi* Kuzyak. (одна самка), *Vespertilio murinus* L. (два самца), *Nyctalus noctula* Schreb. (одна самка), *Vespertilio superans* Thom. (5 особей), *Plecotus auritus* L. (3 особи), *Pipistrellus bactrianus* Sat. (7 особей), *Eptesicus serotinus turcomanus* Evers. (3 особи). По их данным, кариотип первого вида содержит 46 хромосом, при $NF_a=50$. X-хромосома – субметацентрик средней величины, Y-хромосома – самый маленький акроцентрик набора. Вторым видом – соответственно, 42 и 50. X-хромосома – средний метацентрик, а Y – самый мелкий акроцентрический элемент набора. Хромосомный набор *Vespertilio murinus* L. содержит 38 хромосом, а основное число плеч хромосом равно 50. X-хромосома – средний метацентрик, а Y – мелкий акроцентрик. Кариотип *Vespertilio superans* Thom. – $2n=38$, $NF=50$. X-хромосома – самый мелкий

метацентрик набора, У-хромосома по размеру и форме как у предыдущего вида. Двойной набор *Pipistrellus pipistrellus* Schreb. содержит 42 хромосомы, NF= 44. Х-хромосома – средний метацентрик, У – представлен мелким акроцентриком. Хромосомный набор *Eptesicus serotinus turcomanus* Evers. содержит 50 хромосом, при NF=54. Х-хромосома крупный метацентрик, а У-хромосома самый мелкий акроцентрик набора. На основании изложенного материала авторы статьи пришли к заключению, что ни одна из предложенных ранее систем Vespertilionidae полностью не подтверждается кариологически.

В.Н. Орлов [108, 110], дает описание хромосомных наборов 60 видов и внутривидовых форм млекопитающих фауны Кавказа. Эти описания в основном базируются на данных научной литературы, которые были обобщены и проанализированы авторами.

В фундаментальной сводке «Материалы международного конгресса», который проходил в Новосибирске приводятся 14 работ, посвященных описанию хромосомных наборов 17 видов млекопитающих кавказского региона, в том числе три вида представителей рода *Myotis* – *Myotis oxygnathus* Mont.; *Myotis emarginatus* Geoff; *Myotis mystacinus* Kuhl. Показано, что эти три вида имеют одинаковый кариотип: $2n=44$, NF=56. На основании сопоставления полученных результатов с имеющимися в литературе данными по кариологии *Myotis*, авторы пришли к заключению, что сходство кариотипов 20 видов этого рода дает основание говорить о кариологическом единстве ночниц, как Старого, так и Нового Света. Дальнейшие исследования хромосомного набора представителей этого рода с использованием усовершенствованных цитогенетических методик, неоднократно подтвердили первоначальные данные [153,154, 59, 61, 55, 64 и др.].

Очередной этап изучения рукокрылых Кавказа связан с исследованием хромосомного набора, митохондриального и ядерного ДНК. Начало исследования хромосомного набора ряда представителей этой группы млекопитающих на территории бывшего Союза, как отмечено выше, связано с проведением I-й Международной конференции «Млекопитающие» (Новосибирск, 1969), материалы которой были выпущены в виде сборника статей под редакцией

профессора Н.Н. Воронцова. В нем приводится описание кариотипов 12 видов гладконосых летучих мышей (*Myotis oxygnathus* Mont., *Myotis mystacinus* Kuhl, *Miniopterus schreibersi* Kuhl, *Nyctalus noctula* Schreb., *Vespertilio murinus* L., *Vespertilio superans* Thom., *Pipistrellus pipistrellus* Schreb., *Eptesicus serotinus* Schreb.), происходящих в основном из Туркмении, Ленинградской и Новосибирской областей и Казахстана [118, 140, 25]. Аналогичные работы проводились и на территории Западной Европы [176, 177, 178, 174 и др].

Начало исследований кариотипа гладконосых летучих мышей на Кавказе связано с работами М.Д. Фаттаева. В первой его работе «Сравнительное исследование кариотипов трех видов летучих мышей из семейства Vespertilionidae с помощью дифференциальной окраски» [153] содержатся сведения о кариотипах *Pipistrellus kuhlii* Kuhl, *Myotis blythii* Tom., *Eptesicus serotinus* Schreb. на территории Азербайджанской республики, с использованием как обычной, так и дифференциальной окрасок хромосом. Как показали эти исследования, кариотип всех трех изученных видов оказался высокоспецифичным. У первого вида хромосомный набор содержит 44 хромосомы, при $NF_a=48$. X-хромосома – средний метацентрик, а Y – мелкий акроцентрик. У *Myotis blythii* в диплоидном наборе также 44 хромосомы, но основное число плеч аутосом (NF_a) значительно больше и равно 54. Морфология половых хромосом идентична таковой *Pipistrellus kuhlii*. Хромосомный набор *Eptesicus serotinus* представлен 24 парами акроцентрических аутосом.

М.Д. Фаттаев [153] на основании полученных данных по кариотипам трех видов гладконосых летучих мышей на территории Азербайджанской республики с использованием как рутинной, так и дифференциальной окрасок метафазных хромосом, высказал гипотезу о том, что эволюция кариотипов, рассмотренных им видов, шла путем уменьшения количества акроцентрических хромосом за счет образования трех крупных мета – и субметацентрических пар с помощью робертсоновских перестроек. Автор также пришел к заключению, что в пределах семейств Vespertilionidae и Rhinolophidae выявляется большая гомология хромосом среди исследованных им видов. Этот факт, по мнению М.Д. Фаттаева

[153], подтверждает гипотезу о монофилетическом происхождении этих семейств. При сопоставлении кариотипов в семействе Vespertilionidae им обнаружено, что кариотип *Eptesicus serotinus* Schreb. «архаичный» ($2n=50$, $NF=48$), что *Barbastella leucomelas* Cretz. имеет «современный» кариотип и при его образовании основную роль сыграла транслокация робертсоновского типа ($2n=32$, $NFa=50$), что длиннокрылы имеют кариотип, промежуточный между кожанами и другими родами семейства Vespertilionidae.

Список кариологически изученных видов гладконосых летучих мышей фауны Кавказа, в том числе Северного Кавказа, дополнен Р.И. Дзугеевым [55-61, 62-69], пятью видами гладконосых летучих мышей, происходящими из 15 точек Кавказа. Эти исследования показали, что хромосомные наборы изученных видов гладконосых летучих мышей аналогичны с их первоописаниями, как на территории Западной Европы, так и Кавказа, т.е. не выявили полиморфизма по числу хромосом в наборе.

Вышеприведенный список кариологически изученных гладконосых летучих мышей Северного Кавказа дополнен нами [68] видами. Материал, лежащий в основе проведенного нами исследования, происходит из трех разобщенных точек Северного Кавказа.

Молекулярно-генетические исследования млекопитающих [88, 89, 89, 101, 182, 102, 14-16, 197, 172, 169 - 173, 133, 189, 187, 8] внесли существенный вклад в разработку видовой систематики различных групп, в том числе рукокрылые. В результате работы Ф.З. Баишева и др. (2011) по анализу фрагментов ДНК было обосновано генетическое разнообразие, как для отдельных популяций, так и суммарных видовых выборок, выше приведенных *Eptesicus nilssoni* Bobr и *Myotis daubentoni* Kuhl. При этом, уровень генетической дифференциации между популяциями у *Myotis daubentoni* оказался выше, чем у *Eptesicus nilssoni*, что, по мнению этих авторов, возможно, объясняется характером сегрегации полов в летнее время.

В.А. Матвеев [102], А.А. Банникова [14] путем анализа распределения повторяющихся последовательностей ДНК исследовали систематические

отношения и степень дивергенции геномов 17-ти видов из пяти семейств Chiroptera. Для изучения филогении отряда рукокрылые метод таксономического фингерпринта ДНК впервые был использован этими авторами. Полученные данные, как отмечают они, подтверждают справедливость объединения подковоносов (Rhinolophidae) и листоносов Старого Света (Hipposideridae) в одно семейство. Кроме того, показана незначительность дивергенции геномов внутри семейства гладконосых летучих мышей (Vespertilionidae), особенно у ночниц (*Myotis*). Изученные участки генома в определенной мере сходны у представителей родов *Plecotus* и *Myotis*. Из трех видов европейских нетопырей большее сходство обнаруживают *Pipistrellus pipistrellus* Schreb. и *Pipistrellus nathusii* Keys. et Blas. Различный уровень молекулярно-генетической дивергенции рукокрылых эти авторы объясняют спецификой видообразования внутри отряда Chiroptera.

В последние годы, по нашему мнению, существенно уменьшилось и продолжает сокращаться численность научных трудов по изменчивости, биоресурсам, экологии, биогеографии гладконосых летучих мышей Кавказского региона. Например, в материалах VI съезда териологического общества (Москва, 1999), содержится более 600 работ, из них всего семь посвящены летучим мышам на территории бывшего Союза, в том числе одна по рукокрылым Северного Кавказа.

Существенное значение имеют исследования отечественных ученых – биологов в разработке технологии изучения и решения основных вопросов в познании фауны млекопитающих региона. Не менее значимое место имеют научные организации и учреждения в познании ресурсов региона.

Основная работа исследователей заключалась в углубленном изучении морфологии, экологии, биологии, этологии различных представителей летучих мышей, а экспедиционные исследования были связаны с постоянными переездами из одной точки в другую. В таких условиях трудно говорить об углубленном исследовании не только цитогенетических аспектов, но и о биоресурсном потенциале млекопитающих, особенно рукокрылых. Но основная

база для териологических исследований по различным аспектам биологии, была заложена ранними хироптериологами. До сих пор их научный подвиг служит ярким примером и основой для научных исследований их последователей. К тому же их научный подвиг и профессиональный статус, отвага и целеустремленность заслуживают особого уважения.

Вместе с тем, цитогенетическая изученность рукокрылых до настоящего времени остается неудовлетворительной. Лишь 50% видов Chiroptera, обитающих в центральной части Российского Кавказа подверглось кариологическому анализу.

Таким образом, приведенный выше анализ доступной нам научной литературы свидетельствует о том, что наиболее интенсивно исследования Vespertilionidae, проводились в конце 20-го начале 21-го столетия.

Все работы по рукокрылым России, вышедшие за период 2000-2019 гг. нами были сгруппированы по их основной тематике. Нами были учтены около 411 научных работ по рукокрылым. Этот этап можно назвать этапом молекулярных исследований и ультразвуковой диагностики, а также периодом комплексного исследования териофауны Кавказа под руководством Р.И. Дзуева [55-65], который организовал и провел совместно со своими учениками более 80 научно-исследовательских экспедиций, охвативших основные характерные ландшафтные условия обитания млекопитающих, в том числе рукокрылые.

В целом, можно сказать, что изучение рукокрылых по отдельным регионам идет неравномерно, многие вопросы экологии, биологии, систематики, распространения и цитогенетики остаются открытыми.

По полученным нами данным фауне и распространению летучих мышей из общего списка опубликованных работ соответствует 37,9%; биологии и экологии размножения – 12,4%; болезням и паразитам 10,4%; морфологии, биохимии и физиологии – 8,6%; диагностике и методологическим инструкциям – 6,5%; ориентации (эхолокация, зрение, обоняние) – 5,4%; молекулярной биологии (ДНК) – 8,3%; кариологии – 3,4%; гематологии – 3,2%.

Как отмечено выше, заметное место в тематике исследований рукокрылых занимают работы по молекулярной биологии (более 8,6%) [22, 14, 197, 189, 7, 13, 8]. Пик этих исследований приходится на 2009-2011 гг. Наибольшее внимание молекулярные биологи уделяли эволюционному развитию и происхождению рукокрылых по данным ДНК-анализов.

Одним из заметных разделов тематики большинства сборников следует считать исследования по эхолокации рукокрылых (5,4%). Их число достигло максимума в 2009-2011 годах. Такой вид диагностики считается наиболее современным и безопасным для летучих мышей [44].

Заметно увеличивается в последнее время количество материалов по паразитам и болезням рукокрылых – 10,4% [132, 87, 111].

Наибольшее внимание морфологи уделяют органам локомоции и органам пищеварения, мышцам, а в последние годы также увеличилось число работ по посткраниальному скелету и черепу. Особое место по данному направлению занимают исследования, связанные с краниометрической изменчивостью черепа и морфологическими особенностями летательного аппарата летучих мышей [103, 52, 54, 53, 114, 68, 69].

Уменьшается и количество исследований по кариологии и гематологии [185, 82, 66, 67]. Это связано, по-видимому, с трудностями отлова и соответственно недостаточностью материала по данным направлениям изучения Chiroptera.

По полученным нами данным можно сделать вывод, что количество статей, посвященных различным аспектам изучения рукокрылых, за 2012-2014 гг. в 2 раза меньше, чем в 2009-2011 гг., однако, с 2015 года количество работ начинает умеренно увеличиваться по разным направлениям, что на наш взгляд, свидетельствует о возрастании интереса териологов к этой уникальной группе Mammalia в последнее десятилетие XXI века.

ГЛАВА II. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал, положенный в основу настоящей работы, был получен в полевых и лабораторных условиях в 2007-2019 гг. сотрудниками кафедры биологии, геоэкологии и молекулярно-генетических основ живых систем КБГУ при непосредственном участии автора, а также во время индивидуальных выездов автора в различные зоны КБР и за ее пределами, проведенные автором с 2007 по 2019 гг. За этот период изучены все ландшафтные зоны Северного Кавказа, а также в 48 точек исследованы, а в 25 точках отловлены представители отряда рукокрылые. Таким образом, нам удалось выявить характерные биотопы обитания гладконосых летучих мышей, как в центральной части, так и на всей территории Северного Кавказа, и получить оригинальную коллекцию гладконосых летучих мышей в количестве 225 особей, в то числе: *Vespertilio murinus* L. – 32 экз., *Eptesicus serotinus* Schreb. – 25 экз., *Myotis blythii* Tom. – 41, *Pipistrellus kuhlii* Kuhl – 68 экз., *Pipistrellus pipistrellus* Kuhl – 20 экз., *Nyctalus noctula* Schreb. – 39 экз.

В работе использованы также коллекционные материалы зоомузеев РАН (ЗИН), Московского университета (МГУ), учетные данные Кабардино-Балкарского высокогорного госзаповедника и заказников КБР (11).

Значительная часть материала собрана с учетом общепринятой методики А.П. Кузякина [92] и С.В. Газаряна [31]. При характеристике численности использована методика количественного учета, предложенная А.П. Кузякиным [94] для млекопитающих, в том числе и рукокрылых, т.е. для вычисления количественных параметров.

Рукокрылых отлавливали как мобильной ловушкой [21], так и паутинными сетями, а также добывали в убежищах. Для определения видовой принадлежности по эхолокационным сигналам использовали гетеродинный детектор ультразвуков Pettersson D-100 (далее бэт-детектор).

Пойманные зверьки взвешивались, у них измеряли следующие основные параметры:

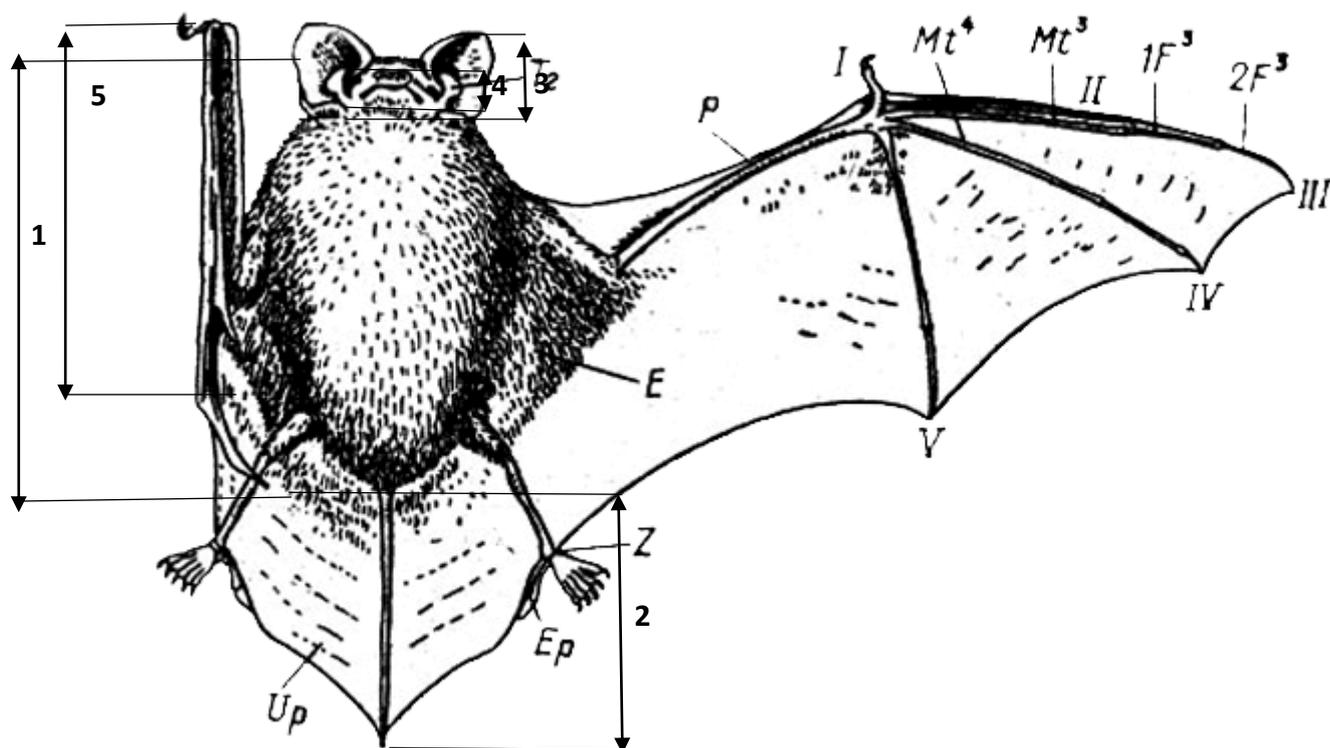


Рис. 1. Внешнее строение тела гладконосых летучих мышей (вид снизу): 1 – длина тела, 2 - длина хвоста, 3 – высота уха, 4 – высота козелка, 5 - длина предплечья.

I-V – первый-пятый пальцы передней конечности; E – боковая перепонка; Ep – эпиблема; 1F3 - первая фаланга третьего пальца; 2F3 – вторая фаланга третьего пальца; Mt3 - метакарпальная (пястная) кость третьего пальца; Mt4 – метакарпальная кость четвертого пальца; P – предплечье; Tr – козелок; Ur – межбедренная перепонка; Z – место прикрепления свободного края крыловой перепонки к ноге.

Основной целью использования морфометрических и краниометрических данных в наших исследованиях было выявление внутрипопуляционных характеристик, для определения которых мы использовали математическую обработку по Н. А. Плохинскому [115], Г. Ф. Лакину [97].

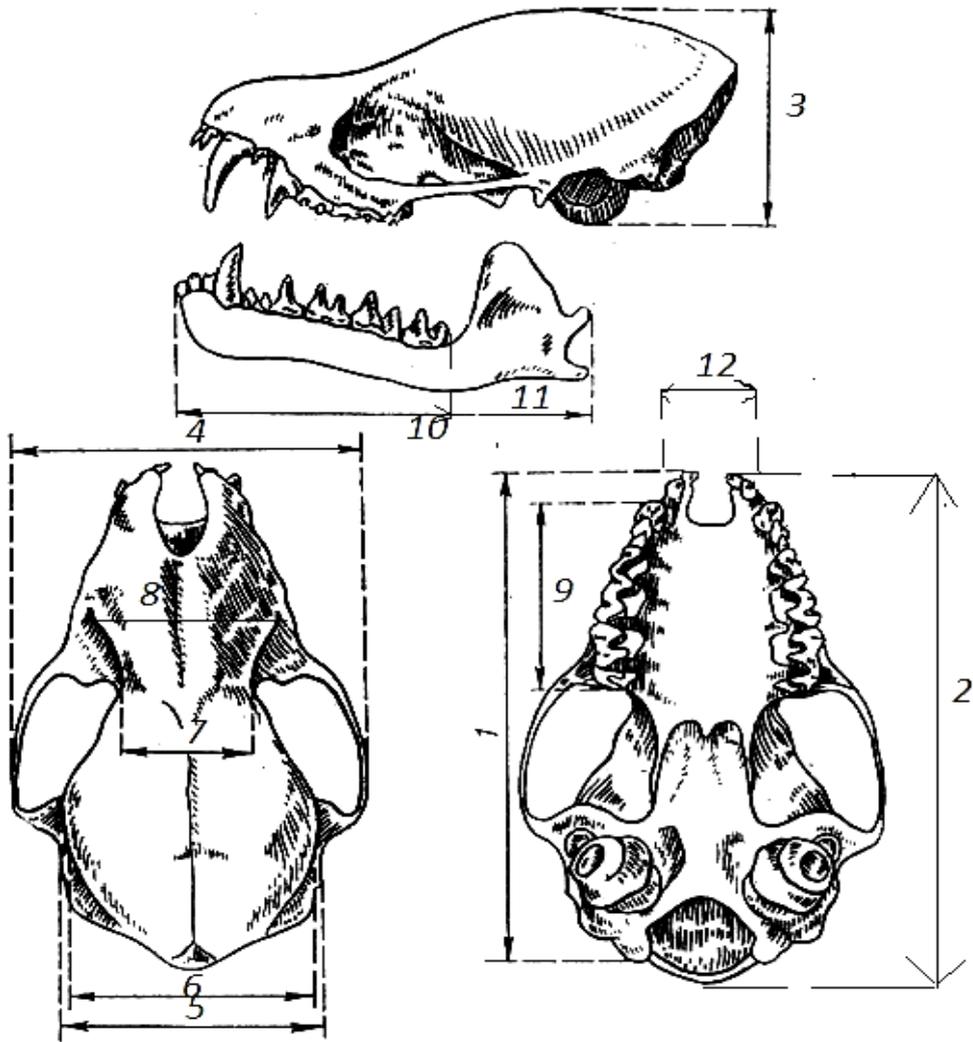


Рис. 2. Параметры черепа гладконосой летучей мыши

1 – наибольшая длина; 2 – кондилобазальная длина; 3 – высота черепа; 4- скуловая ширина; 5 – ширина затылка; 6 – ширина мозговой капсулы; 7 – межглазничная ширина; 8 – лицевая ширина черепа; 9 – длина верхнего ряда зубов; 10 – длина нижнего ряда зубов; 11 – длина нижней челюсти; 12 – ширина носовой капсулы;

С целью подготовки черепов Chiroptera к краниологическим исследованиям отрезали от них крупные видимые мышцы, устраняли язык и глазное яблоко, вымывали головной мозг. После этого череп промывали под проточной водой. В дальнейшем мы использовали более простой и древний способ окончательной очистки черепа – вываривание. Заранее череп помещали в воду на 11-16 часов, так как при варке он может потемнеть и трудно очищаться. Затем в воду для варки добавляли 1% от общего объема поваренной соли или калийной щелочи, для

наилучшего расщепления застывшей крови черепа. Температурный градиент воды примерно 11-21°C.

Емкость для варки подбирали в зависимости от размеров черепа – он полностью должен быть покрыт водой. Одним из самых главных моментов является то, чтобы череп нагревали вместе с водой, а не помещали в горячую воду. Время варки зависит от размеров животного, свежести и возраста. После четверти часа заменяли воду на свежую. Варку черепа проводили на среднем и равномерном огне. В течении этого процесса не добавляли химикаты и моющие средства.

Важно не передержать и не недоварить. При работе с черепами молодых особей учитывали, что их кости не до конца еще срослись. Чтобы не пропустить период нужно проверять периодически отделяемость мышц от костей. При наилучшем их отделении варку останавливали, дабы не разрушить костные компоненты. После этого череп помещали в холодную воду и продолжали дальнейшую его очистку от мышц. Очищали остатки мышц и удаляли связки ножом или соскабливали специальным скальпелем.

За период изучения гладконосых летучих мышей обследовали ряд мелких и крупных пещер, а для стационарного наблюдения выбрали две – пещера «Шаухна» близ селения Белая речка (35 км юго-западнее г. Нальчик) и пещера в окрестностях с. Хабаз (КБР). В весенне-летние периоды 2008-2018 гг. проведены наблюдения за двумя колониями летучих мышей, обитающих в этих пещерах: первая пещера «Шаухна» расположена в субальпийском поясе терского варианта поясности (h=1050м), вторая – в окр. с. Хабаз в поясе луговых степей (лесостепья) эльбрусского варианта поясности (h=900м) северного макросклона Центрального Кавказа. Первая колония располагается в глинисто-карстовой пещере «Шаухна». Природно – климатические условия здесь, т.е. на верхней границе леса и субальпийского пояса, относительно стабильные, микроклимат в самой пещере постоянен, а влажность высокая и составляет около 80-90%, пещерная температура +12+15°C. Вход в пещеру немаленький, но очень крутой. От поверхности на 30-35м тянется почти вертикальный спуск, а затем вход в

горизонтально расположенный коридор, который имеет вид 100м x 4м x 5-12м (рис.3). На 20-м метре от начала тоннеля температура воздуха во время наших наблюдений составляла $+12+15^{\circ}\text{C}$, летучих мышей не обнаружено. На отрезке 30-40 метров высота тоннеля составляет 6 м, а ширина 4 м, нами обнаружена одна ночница остроухая. Далее (отрезок тоннеля 40-50 метров от его начала) температура воздуха несколько снижается и составляет около $+11^{\circ}\text{C}$. Здесь нами обнаружено небольшое скопление летучих мышей: две ночницы остроухие, один подковонос малый и шесть широкоушек азиатских. На следующем отрезке тоннеля (50-60 метров) температура воздуха не изменяется ($+11^{\circ}\text{C}$), летучих мышей не обнаружено. После 60-ти метрового отрезка высота пещеры увеличивается (8 м), а ширина не изменяется (4 м), температура воздуха составляет $+12^{\circ}\text{C}$. Здесь также обнаружено скопление летучих мышей из 23 особей (16 особей ночницы остроухой, две особи подковоноса малого, остальные 5 зверьков широкоушки азиатской были одиночно разбросаны по потолку и стенам пещеры). На 8-ом метре от начала тоннеля его высота составляет 12 м, ширина 4 м, здесь висела колония из 6 особей, в том числе 4 ночницы остроухие и 2 подковоноса малых. На отрезке тоннеля 9-ом и далее высота 8 м, ширина 4 м, температура $+12^{\circ}\text{C}$ нами ни следов, ни самих летучих мышей обнаружено не было. На расстоянии 10-ом – от входа в тоннель его ширина составляет 3 м, а высота 2 м, далее обвал и тупик. Здесь также летучих мышей не было выявлено. По нашим наблюдениям (2008-2018 гг.) в пещере «Шаухна» постоянно обитают рукокрылые четырех видов – ночница остроухая, подковонос малый, подковонос большой, широкоушка азиатская. Преобладающим видом летучих мышей для данной пещеры является ночница остроухая.

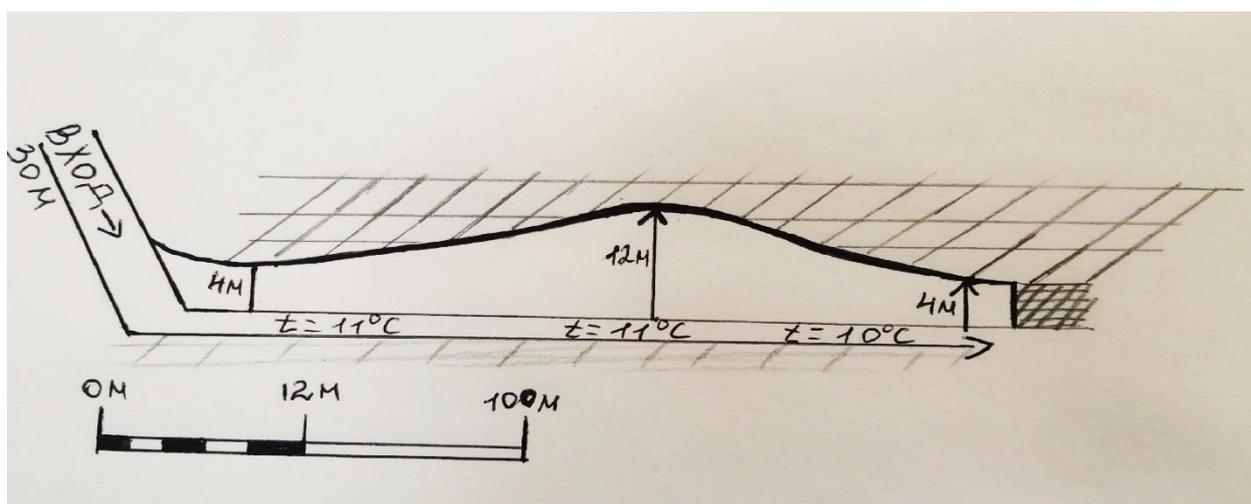


Рис.3. Схема строения пещеры «Шаухна» в окрестностях с. Белая речка КБР

Вторая пещера, где проводились нами наблюдения, находится в пределах эльбрусского варианта поясности – это небольшая пещера в окрестностях с. Хабаз, расположенная на высоте около 900 м, имеющая естественное происхождение. Она образована различными материнскими породами, но преобладает известняк, т.к. она расположена на Меловом хребте. В определенных условиях в ней откладываются растворенные соли в виде сталактитов, сталагмитов, натечных кор и т.д. Пещера имеет два смежных входа по 5 и 20 м высотой, ведущих в один коридор, переходящий в камеру – «комнату» (рис. 4). Эту «комнату» можно отнести к наиболее трудным участкам пещеры – ее высота неоднородно увеличивается до 20 м и именно там располагается основная колония летучих мышей (ночница остроухая, ушан горнокавказский, подковонос большой). Также летучие мыши могут располагаться поодиночке в щелях и углублениях пещеры. Температура внутри пещеры летом (июнь-август) – +20-22°C, весной (март-апрель) +14-17°C. Отмечается высокая активность колонии – за час из пещеры вылетало около 50 зверьков. Видовой состав Chiroptera пещеры представлен ночницей остроухой, ушаном горно-кавказским, подковоносом большим. Нами за период наблюдений было отловлено 25 особей ночницы остроухой, 5 особей ушана горно-кавказского и 3 особи подковоноса большого. В количественном плане преобладает ночница остроухая. В пещере зверьки

располагались в непосредственной близости друг к другу, но небольшими скоплениями в две-три особи. Ушаны и подковоносы располагались ближе к выходу в щелях, а ночницы на потолке «комнаты» образовывали большую колонию, состоящую примерно из 200 особей.



Рис.4. Вход в пещеру в окрестностях с. Хабаз (КБР)

Нами было выявлено время вылета летучих мышей: летом – 20:50-21:30, весной – 18:30-19:00. Первыми на ночную кормежку вылетают ночницы остроухие (сумеречные виды), минут через 30 после заката солнца – подковоносы большие, ушан горно-кавказский вылетал позже, с наступлением густой темноты.

Наряду со сбором материала по рукокрылым, мы изучали ведущие растительные сообщества и для этого в местах проведения полевых исследований пользовались литературой [161, 50, 51, 136, 164, 165].



Рис.5. Летучие мыши, обнаруженные на потолке и в трещинах внутри пещеры в окрестностях с. Хабаз (КБР)

При описании видового состава рукокрылых Северного Кавказа мы опирались главным образом на кариологические данные, как собранные автором лично, так и полученные местными териологами, коллегами по работе. Это связано со значительными изменениями систематики рукокрылых Северного Кавказа, внесенными за последние годы на основании цитогенетических данных [59, 31, 148, 44, 69 и др.].

При учете и картировании ареалов отдельных видов гладконосых летучих мышей учитывались: географическое положение, его границы; площадь ареала, фактически заселенная видом; структура ареала и ее изменения за последний период. При таком подходе вырисовывается положение вида внутри ареала, что способствует исследованию «пустых» районов [72].

По мнению ряда авторов, [136, 59] важное значение имеет подготовка кадастровых карт при учете и картировании ареалов млекопитающих в условиях гор Кавказа, которая отражала географическое положение и их границы, площадь ареала, фактически занятая видом; структура ареала и ее изменение за исследуемый период. Для составления кадастровых карт распространения рукокрылых используется карта Кавказа, с масштабом 1:1000000 с градусной

сеткой. На нее наносили все данные (оригинальные, собственные, музейные, литературные и т.д.) по распространению изученных гладконосых летучих мышей Северного Кавказа. Точки исследования и обнаружения взяты из «Словаря географических названий Кавказа» (1988). За картографическую основу взяли карту Северного Кавказа масштабом 1:100000, что позволило точно наносить места обнаружения *Vespertilionidae*. Карта уменьшена в 2,5 раза для более удобной работы с ней (рис.6). Число мест обнаружения гладконосых летучих мышей по нашим данным и литературным сведениям составляет 247.

Кариотипы гладконосых летучих мышей были изучены на основе камеральной обработки препаратов хромосом, полученных нами из костного мозга зверьков в период активного бодрствования *Chiroptera* (весна-лето) на протяжении 2008-2018 гг. Препараты приготовлены по методике, предложенной Фордом и Хамертоном [181], а также В.Н. Орловым и Н.Ш. Булатовой [110]. Нами также вносились некоторые методические изменения. Ниже приводится краткое описание этой методики и методов окрашивания хромосом.

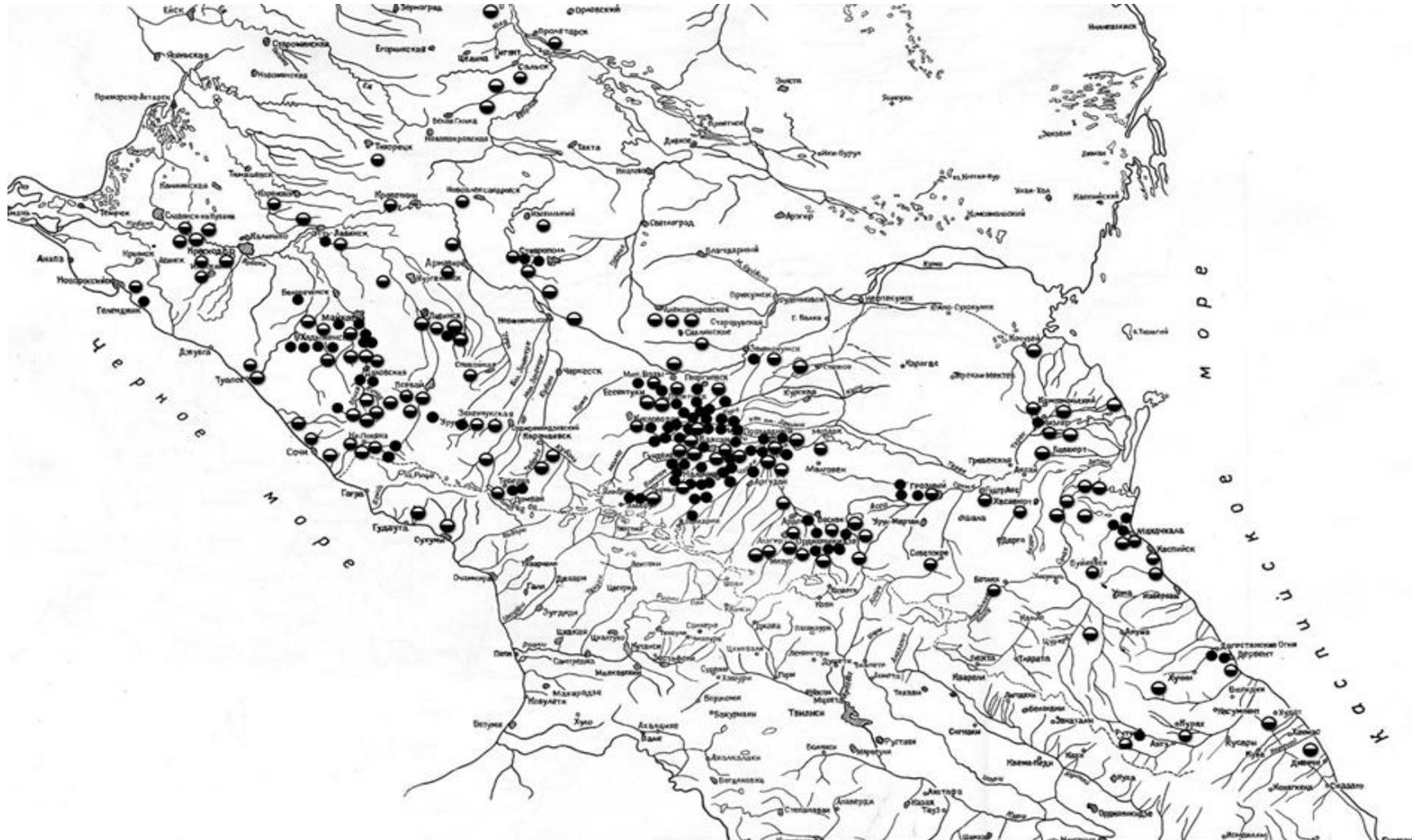


Рис.6. Места добычи и обнаружения гладконосых летучих мышей по нашим данным и литературным сведениям на Северном Кавказе: ● - наши данные; ◐ - литературные сведения

Для остановки деления клеток и накопления в организме метафазных пластинок животным внутрибрюшинно вводили раствор колхицина от 0,5 до 1 см³ на 100г живого веса. Как правило, колхицинацию производили в два этапа с промежутком 20-30 минут.

Через 1,5-2 часа зверьков умерщвляли гуманным способом, после чего извлекали бедренную кость, селезенку и предплечье животного (последние ткани необходимы, если зверьки малого размера), быстро и тщательно очищали кости от мышц и сухожилий. Затем осторожно обрезали дистальные части эпифизов, а из оставшейся части кости вымывали костный мозг, используя 0,56% водным раствором хлорида калия (КСl-гипотонический раствор) в чистую и по возможности стерильную центрифужную пробирку, при температуре гипотонического раствора – +37⁰С. В этой гипотонической среде полученную суспензию выдерживали 5-8 минут, поддерживая температуру +37⁰С. В течение этого времени суспензию дважды ресуспензировали медицинским шприцом, для разбивки глыбки костного мозга.

По окончании инкубации суспензию костного мозга осаждали центрифугированием в полевых условиях на ручной, а в условиях лаборатории на электрической центрифуге на протяжении 5 минут (скорость вращения 1000 об/мин.).

После центрифугирования надосадочную жидкость сливали, а в пробирку с осадком приливали холодный фиксатор, состоящий из метилового спирта (3 части) и ледяной уксусной кислоты (1 часть). При этом использовали только свежеприготовленный и холодный (+4⁰С) фиксатор. Первая фиксация длится обязательно 30 минут в холодильнике или холодном месте (например, в холодной воде) в экспедиционных условиях. Затем производили замену фиксатора (вторую, третью и т.д.). Время фиксации варьирует в пределах от одного часа до суток и более (в зависимости от того, как скоро нужно получить микропрепараты).

Затем медленно надосадочную жидкость удаляли и меняли на холодный, свежий раствор, где осторожно ресуспензировали осадок с помощью специального шприца с иглой или пастеровской пипеткой. Количество фиксатора

зависит от объема полученной смеси. Полученный раствор тщательно перемешивали еще раз и раскапываем на влажном и холодном предметном стекле с высоты около 8-11 см. Предметные стекла были заранее приготовлены по методике, предложенной В.Н. Орловым с соавторами [108], они хранились в холодной дистиллированной воде. Фиксатор на части препаратов поджигался (около 11 стекол на каждого зверька), а на другой части высушивался на воздухе при температуре 21-22⁰С. Препараты, высушенные на воздухе, в дальнейшем использовались для дифференциальной окраски хромосом (G и C-исчерченность).

После полного испарения фиксатора или высыхания препараты окрашивали двумя методами: обычная окраска с помощью красителя Гимза (азур-эозин по Романовскому) и G-метод дифференциальной окраски по методике, предложенной Т. Сибрайт [196] и С.И. Раджабли и Е.П. Крюковой [119].

В рабочий раствор красителя добавляем 10-15 капель 0,1% раствора Na₂CO₃, который позволяет получить более интенсивное окрашивание хромосом. Окраску производили в химическом стаканчике, наполненном красителем на протяжении 12-35 минут, в зависимости от качества красителя и свежести препаратов. Затем препараты промывали проточной и дистиллированной водой. Высушивали на воздухе или с помощью медицинской груши и фильтровальной бумаги. Высушенные на воздухе покровные стекла хранили при комнатной температуре в растворе Никифорова (этиловый спирт – 1 часть; эфир – 1 часть).

Кроме рутинной окраски, мы использовали в нашей работе дифференциальную окраску метафазных хромосом. Различные виды дифференциальной окраски хромосом, хотя и имеют свою специфику, в конечном итоге, так или иначе, выявляют дифференциацию эухроматина и гетерохроматина, т.е. распределение дифференциальных сегментов по длине хромосом. По словам Г. Макгрегора и Дж. Варли [104] «... мы почти ничего не знаем о тех последовательностях ДНК и хромосомных структурах, которые связывают краситель в каждом из этих случаев. Ясно, однако, что изучение механизмов дифференциальной сегментации хромосом должно способствовать существенному прогрессу в понимании некоторых аспектов строения хромосом».

Ниже приводится описание наиболее широко используемого в систематике животных и растений метода дифференциальной окраски хромосом (G-окраска).

Как известно, характер поперечной исчерченности метафазных хромосом специфичен для каждой хромосомной пары и не зависит от степени спирализации хромосом (внутри вида и близких видов), но в случае значительного эволюционного консерватизма эухроматиновых частей геномов гомология прослеживается и внутри отрядов, даже между ними, что позволяет, строго идентифицировать все хромосомные пары на любом уровне организации жизни.

G-метод окрашивания включает в себя предварительную обработку хромосом, которая частично нарушает их структуру, но в результате последующего окрашивания некоторые участки, видимо, частично восстанавливают свою структуру и оказываются интенсивно окрашенными в виде так называемых G-полос (сегментов). В нашей работе была использована методика, предложенная М. Сибрайтом [196]. Ниже приводится модификация этой методики, разработанная С.И. Раджабли и др.[193].

Препараты (1-2 стекла) опускали на 15-20 сек. в теплый (около 30⁰С) 0,25% раствор трипсина. Затем ополаскивали их в солевом буфере стаканчике с солевого буфера 2xSSC. Для его приготовления 7,53 г хлористого натрия и 8,82 г трехзамещенного цитрата натрия растворяли в 1 литре дистиллированной воды, рН буфера 6,8. Затем препараты выдерживали в этом же буфере (свежеприготовленном) в течении одного часа в термостате при температуре 62-64⁰С. По завершении инкубации препараты переносили в краситель (рабочий раствор), приготовленный на фосфатном буфере, рН 6,8. Рабочий раствор готовили не на дистиллированной воде, а на 0,01М КН₂РО₄ с 22,8 мл 0,5М Na₂НРО₄ и доводили объем раствора до 500 мл дистиллированной водой. Непосредственно перед окрашиванием готовили рабочий раствор, состоящий из эозина (3 части) и азура (5 частей), разведенной 11-10 частями Н₂О. Продолжительность окрашивания 10-15 минут. После окончания окрашивания, т.е. перед изъятием препаратов, удаляли с поверхности красителя блестящую пленку с помощью фильтровальной бумаги. Окрашенные препараты промывали в

проточной воде, ополаскивали 2-3 раза в дистиллированной воде и высушивали на воздухе, затем заключали в бальзам [181, 61].

Хромосомные препараты для каждого вида мы готовили в количестве 15-20 микропрепаратов (стекол) и для составления кариограмм использовали наилучшие метафазные пластинки. Всего за период исследования приготовлено около 250 хромосомных препаратов.

Для изучения хромосомного набора гладконосых летучих мышей материал собирался из 15 разобщенных точек Российского Центрального Кавказа – окрестности с. Каменноостское, с. Совхозное, с. Этоко, пещера «Шаухна», пещера около с. Хабаз, кошара в окрестностях с. Сармаково, г. Нальчик, г. Баксан, с. Куба, с. Псыхурей, с. Зарагиж, г. Майский, р-он Приэльбрусья, с. Кашхатау, г. Железноводск. Кроме того, для анализа и определения систематической значимости хромосомного набора, нам были предоставлены микропрепараты хромосом *Vespertilionidae* из других частей ареала коллегами из Азербайджанской Республики.

Все приготовленные хромосомные препараты нами были тщательно изучены и проанализированы. Для этого брали метафазные пластинки с более четким расположением хромосом, т.е. без налегания последних друг на друга. Количество метафазных пластинок на одном препарате зависит от интенсивности митотической активности изучаемого животного и может составлять встречи от единиц до десятков. Чем большее число метафазных пластинок проанализировано, тем более точная картина кариотипа складывается у исследуемых видов. Для этого нужно изучить около 30-55 метафазных пластинок у каждой особи.

Подсчет числа хромосом и анализ их формы производили с использованием микроскопов «Amplival» и «МБИ-6». Фотографировали наиболее удачные метафазные пластинки со всеми хромосомами с использованием пленки типа «Микрат-200». Далее с негатива метафазной пластинки снимали фотоотпечатки и вырезали хромосомы из проявленной фотографии. Гомологичные пары хромосом находили по морфологическим особенностям (размеры, центромерное положение,

наличие вторичных перетяжек и спутников). Аутосомные пары располагали на бумаге в порядке убывания, а половые хромосомы располагали чуть отдельно от аутосом.

ГЛАВА III. СТРУКТУРА АРЕАЛОВ ИЗУЧЕННЫХ ВИДОВ ГЛАДКОНОСЫХ ЛЕТУЧИХ МЫШЕЙ НА СЕВЕРНОМ КАВКАЗЕ И ИХ АНТРОПОГЕННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ

Согласно палеонтологическим и эколого-географическим данным представители отряда Chiroptera, являются на Кавказе одним из древнейших звеньев экосистем региона. Остатки ночниц и длиннокрылов в голоценовых слоях нагорья Малого Кавказа были обнаружены. А по данным Н.К. Верещагина [23], два представителя гладконосых летучих мышей – вечерница гигантская и кожан северный, относятся к поздне-плейстоценовым вселенцам из Европы.

Единым эволюционным процессом можно считать формирование ландшафтной структуры и орографии, ареалов отдельных представителей летучих мышей, а также их пространственной организации. В последствии друг от друга зависят ландшафтная структура и современное распространение, внутривидовая изменчивость и экология летучих мышей, а именно представителей семейства гладконосые на Северном Кавказе.

Различные стороны жизни рукокрылых (морфологические и краниометрические, цитогенетические, биогеографические, особенности биоресурсного потенциала и другие) невозможно понять и скорректировать без исследования прошлых и современных ландшафтных условий.

Исходя из сказанного выше, анализу наших материалов, как по биоресурсному потенциалу, так и внутривидовой изменчивости изученных нами видов гладконосых летучих мышей, на наш взгляд, необходимо дать краткий обзор географического распространения и ландшафтно-биотопической приуроченности исследуемых зверьков региона, который, позволит более объективно познать специфические особенности биоресурсного потенциала изученных видов гладконосых летучих мышей тем самым его становления.

В научной литературе к настоящему времени накоплен большой фактический материал по вопросу биологического эффекта взаимодействия горных и равнинных биот [146,136].

При этом, можно наблюдать неравномерное нарушение горных хребтов, формирующее форму замкнутых кругов, впоследствии определяющих соответствующие варианты поясности.

Все это формирует на Кавказе горные экосистемы, которые позволяют выделить две когорты: 1) когорта умеренная, с двумя типами поясности и 2) когорта с субтропическим типом поясности (западносеверокавказский степной (с одним кубанским вариантом) и восточносеверокавказский полупустынный (с тремя вариантами: эльбрусский, терский и дагестанский) [147,136].

В настоящее время в научной литературе накоплен большой фактический материал по фауне млекопитающих Северного Кавказа, который содержит сведения о географическом и биотопическом размещении млекопитающих, в том числе и рукокрылые [125,116,128-131,70,71,105,151,23,142,144,145,49,20,55-69,112,31,44,148 и др.].

На современном этапе исследования представителей отряда рукокрылых отсутствуют подробные данные по анализу ареала, его динамики. В большинстве вышеприведенных работ, в том числе в таких, как «Млекопитающие Кавказа» [23], «География млекопитающих Северного Кавказа» [144], с тем, что таксономия рукокрылых остаются дискуссионными до настоящего времени, а во-вторых, слабой пригодностью традиционных морфологических признаков для установления видовой принадлежности особей в ходе научного исследования.

Однако известно, что именно биогеографический критерий может быть основой для решения вопросов систематики, эволюции, экологии, а соответственно и оценки биоресурсного потенциала того или иного вида. Особую актуальность это положение приобретает в трехмерном (широтном, долготном и высотном) пространстве гор Северного Кавказа, имеющего сложную структуру ландшафтов и самобытную историю формирования териофауны, в том числе и хироптерофауны.

Учеными, занимавшимися изучением териофауны Северного Кавказа, показана связь многих параметров вида (высотные пределы распространения,

структуры ареала, численность, темпы роста биоресурсного потенциала и т.д.) с высотно-поясной структурой горных экосистем.

По мнению многих исследователей северокавказской фауны [144, 145, 146, 55-69, 163, 159, 17, 141, 12, 44] неоднородность горных ландшафтов и структура высотной поясности лежат в основе формирования не только ареала, но и в целом его фауны и флоры. Мы также попытались проследить зависимость организации видового населения летучих мышей от характера высотно-поясного спектра ландшафтов Северного Кавказа.

На необходимость такого анализа указывал Р.И. Дзуев [59]. По его мнению, он позволит лучше понять историю становления ареалов, причины, вызывающие их динамику в пространстве и времени, выявить экологическую специфику отдельных видов, и на этой основе разработать мероприятия по их охране. Он, по мнению вышеприведенного автора, дает возможность выявить связи животных с факторами среды, в том числе и антропогенными и соответственно определить их влияние на биоресурсный потенциал и наследственный аппарат исследуемых зверьков.

Ниже нами дается характеристика географического распространения и ландшафтной приуроченности изученных видов гладконосых летучих мышей Северного Кавказа и близлежащих территорий. В его основе лежит коллекционный материал, кариологически датированные данные, полученные нами за период с 2008 по 2018 г, а также сведения, имеющиеся в научной литературе.

3.1. Распространение гладконосых летучих мышей на Северном Кавказе

3.1.1. Ночница остроухая – *Myotis blythii* Tomes, 1857 (рис.7). Материал автора: 1 – ст. Даховская; 2 – с. Хабаз; 3 – с. Совхозное; 4 – г. Нальчик; 5 – Пещера «Шаухна»; 6 – г. Владикавказ.

Места нахождения по литературным данным: 1 – п. Ключевской (Кузякин, 1960); 2 – Славянск-на-Кубани (Гарликова, 1972); 3 – ст. Передовая (Ирковский, 1986); 4 – г. Майкоп (Гурали, 1926); 5 – п. Хамышки (Гарликова, 1972); 6 – п. Псебай (Ярмыш, Сони́на, 1977, Паню́тин, 1970); 7 – г. Сочи (Кузякин, 1961); 8 – г. Лабинск (Газарян, 2002); 9 – с. Зеленчукская (Стрелков, 1990); 10 – г. Минеральные воды (Стрелков, 1990); 11 – г. Пятигорск (Сатунин, 1977); 12 – г. Нальчик, (Огнев, 1924); 13 – с. Белая речка, (Дзуев, Хамизов, 2001, 2004); 14 – г. Прохладный, окр. с. Урожайное (Темботов, 1972); 15 – ст. Котляревская (Беме, 1925); 16 – г. Владикавказ, п. Бирагзанг, с. Алагир, с. Христианское (Радищев, 1926); 17 – Рутул (Радде, 1910); 18 – с. Кумух (Радде, 1899).

Как отмечают некоторые исследователи отряда рукокрылые [59, 29, 30], ночница остроухая относится к наиболее распространенным видам рукокрылых Кавказа. Ареал ночницы остроухой на Северном Кавказе, по нашим данным и сведениям вышеупомянутых исследователей, занимает в горизонтальном направлении – от равнины степи Западного Кавказа до Внутреннего Дагестана включительно, а в высотном - от уровня мирового океана до 1500-2000 м над уровнем моря.

Распространение остроухой ночницы в условиях кубанского варианта прослежено нами и другими териологами [144, 145, 64, 29, 30] от равнины Западного Кавказа до субальпийского пояса включительно (рис. 7.). В предгорной местности ее добывали в окр. г. Майкоп, на правом берегу реки Кубань (близ г. Усть-Лабинск), что свидетельствует о ее широком распространении здесь. Также отмечена в поясе широколиственного леса и выше до субальпийского пояса включительно на северном макросклоне гор кубанского варианта. Высотные пределы ее распространения, по нашим данным, составляют в этом варианте от 0 до 2000 м н. у. м. Аналогичные данные приводятся А.К. Темботовым [144, 145], Б.А. Казаковым и др. [79]; Р.И. Дзуевым [59]; С.В. Газаряном [29, 30] и др.

Ареал остроухой ночницы в Кабардино-Балкарии простирается от Ставропольского края до Терско-Сунженского хребта, зверек населяет высоты от 200 (степная зона) – 2000 м н.у.м. (субальпийский пояс) – от степной зоны (200 м)

до субальпийского пояса (2000 м н.у.м.). Можно сказать, что высотные пределы распространения этого вида подвержены заметной изменчивости в различных сектральных отрезках (вариантах поясности) горных экосистем. В эльбрусском варианте поясности они составляют 500-1500 м. В соседнем, терском варианте, распространение этого вида наиболее широкое и занимает от 100 до 1000 м над уровнем моря. На территории дагестанского варианта поясности ареал остроухой ночницы снова сужается и достоверно она обнаружена в горах на высоте около 1000-2000 м над уровнем моря [5, 59, 37, 1 и др.].

Места обитания и особенности биоресурсного потенциала. Ночницы остроухие предпочитают для обитания места с неровным пересеченным рельефом, т.к. в этих условиях часто образуются естественные убежища. На исследуемой территории она встречается в степной зоне, предгорном лесостепье, поясе широколиственных лесов и частично в субальпийском поясе. Во многих местах региона и за его пределами небольшие колонии ночниц заселяют различные сооружения человека, в основном чердаки и искусственные подземелья.

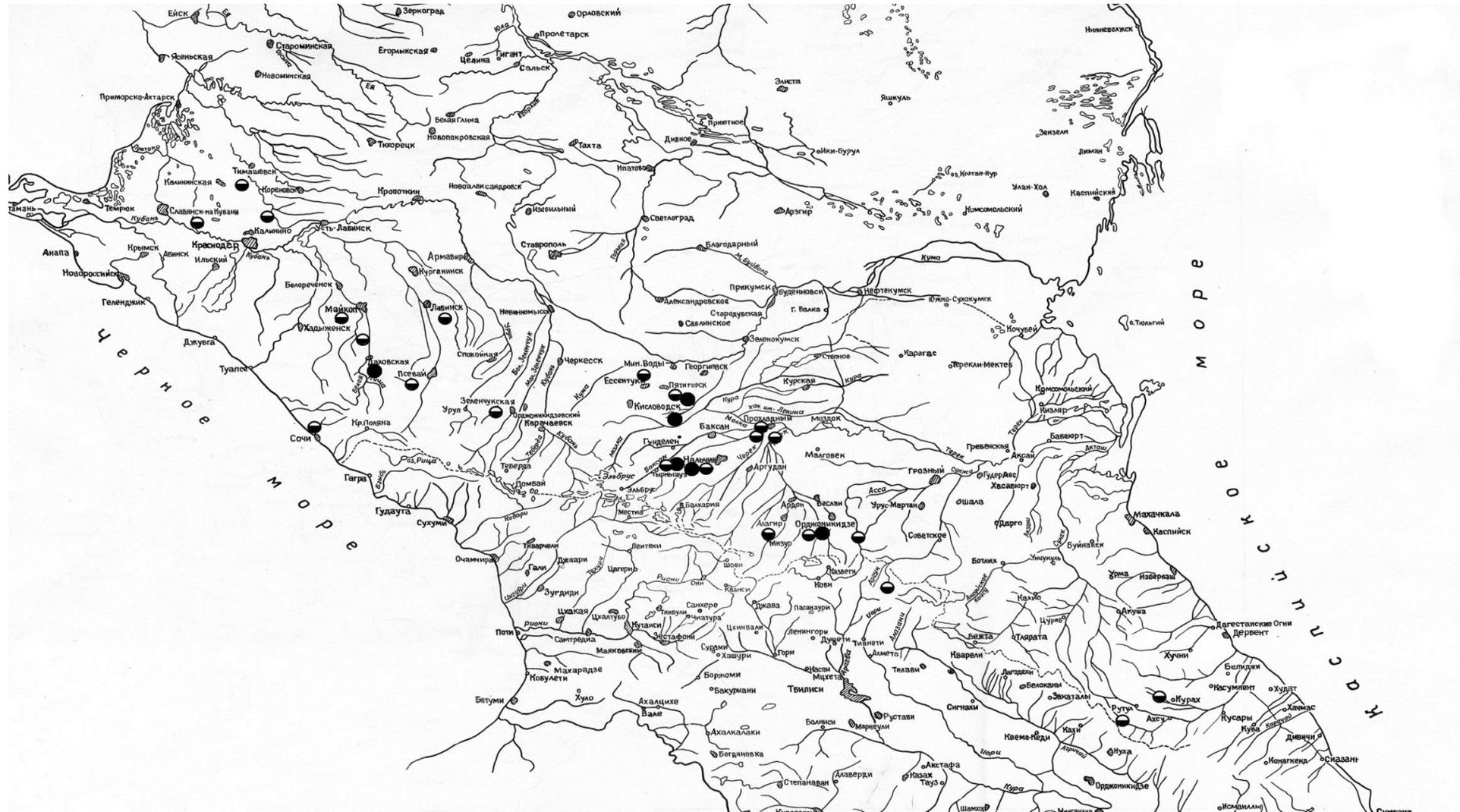


Рис.7. Ареал ночницы остроухой на Северном Кавказе

● - наши данные; ◐ - литературные сведения

Ночница остроухая на территории Северного Кавказа – типичный обитатель лесных экосистем предгорий и гор. Она обнаружена, как в крупных населенных пунктах с различным уровнем урбанизации (крупных городах: Нальчик, Майкоп, Лабинск, Минводы, Владикавказ), так и мелких населенных пунктах (п. Хамышки, п. Псебай, с. Кумух, с. Совхозное, с. Хабаз), а также в пещерах, где может проходить весь жизненный цикл. Летом ночниц остроухих можно встретить в пещерах или на чердаках больших домов, церквей, под куполами мечетей, где они образуют немалочисленные скопления. Иногда колонии этой ночницы состоят только из одних взрослых самок, но чаще бывают в отношении полов смешанными, т.е. в них живет одинаковое число самцов и самок. Вылет на ночную кормежку начинается довольно поздно и длится, в благоприятное теплое время, почти всю ночь до рассвета. Летают они, то на значительной высоте, то над самой поверхностью склонов гор или у стен обрывистых берегов по сравнительно прямой линии, без резких изгибов и поворотов. Полет в общем ровный и сильный; взмахи крыльев редкие с большой амплитудой.

Точных данных по численности этого вида нет, в связи с интенсивным антропогенным воздействием и разрушением мест локализации и зимовок. Две известные большие колонии, находящиеся в церквях, исчезли. А пещеры, как их излюбленные места, тоже подвергаются антропогенному воздействию.

Лимитирующие факторы. Беспокойство на зимовке в подземных убежищах, уничтожение убежищ на чердаках в результате ремонта или разрушения зданий, преднамеренное убийство зверьков вандалами.

Вид включен в Красный список МСОП (Red List IUCN), в Красные книги: РФ, КК, РА, КЧР, СК, КБР, РИ, ЧР и РД. Для сохранения данного вида в наших биогеоценозах необходимо изучить более подробно его экологию и биологию, уменьшить антропогенную нагрузку и пропагандировать охрану рукокрылых. Вести наблюдение за их убежищами в хозяйственных постройках и пещерах.

3.1.2. Ночница усатая – *Myotis mystacinus* Kuhl, 1817. Материал автора: 1 – п. Хаджох, 2 – Верховья реки Белая, 3 – п. Никель, 4 – с. Куба-Таба, 5 – г. Баксан, 6 – г. Нальчик, 7 – г. Владикавказ, 8 – г. Грозный, 9 – г. Махачкала.

Места нахождения по литературным данным: 1 – пос. Тарасовка (Радищев, 1925); 2 – Туапсинский р-он (Крускоп, 1998); 3 – Кавказский заповедник (Туниев, 1998), 4 – г. Майкоп (Цыцулина, 1996); 5 – р. Киша (Бессонный, 1935); 6 – пос. Псебай (Газарян, 1998); 7 – г. Адлер (Цыцулина, 1997); 8 – пос. Красная поляна (Цыцулина, 1996); 9 – пос. Хоста (Конюхов, 1967); 10 – г. Ставрополь (Динник, 1918); 11 – пос. Александровское (Стрелков, 1994), 12 – с. Куркужин (Радищев, 1928); 13 – г. Нальчик (Газарян, 2002); 14 – ст. Котляревская (Радищев, 1925); 15 – пос. Бекан (Усвайская, 1978), 16 – г. Владикавказ (Ананов, 1896), 17 – г. Владикавказ (Benda, Tsytsulina, 2000); 18 – г. Махачкала (Кириллов, 1984), 19 – р. Кура (Варпаховский, 1888); 20 – Сарыкум (Стрелков, 1991).

Ареал ночницы усатой охватывает значительную территорию Северного Кавказа, о чем свидетельствуют наши кариологические данные (рис.8) и литературные сведения [130, 151, 155, 105, 23, 142, 145, 59, 63, 64, 29, 30, 43, 79, 83]. На рис.8 показано, что распространение ночницы усатой занимает от Черноморского побережья на северо-западе до Самурского хребта на юго-востоке в горизонтальном направлении и от уровня мирового океана до 2000-2300 м н.у.м. в высотном.

В кубанском варианте хромосомный набор ночницы усатой изучен нами в окр. п. Кабардинка (побережье Черного моря). Здесь она встречается до верхней границы леса (1800 м н. у. м.). В эльбрусском варианте она, видимо, имеет более ограниченное распространение, о чем свидетельствуют наши наблюдения и литературные сведения. Например, в работах Н.К. Верещагина [23], А.К. Темботова [142, 144, 145] конкретных материалов о распространении усатой ночницы в эльбрусском варианте нет. Мы ее регистрировали здесь и исследовали кариотип в окр. с. Нижний Чегем, с. Куба-Таба и г. Баксан. Как это видно из рис.8, в соседнем терском варианте поясности, ареал вида вновь расширяется за счет освоения равниной степи, где она относится к разряду обычных видов,

особенно по речным долинам. Здесь мы ее добывали для кариологических исследований в окр. г. Нальчик, г. Владикавказ (лесостепной и лесной пояса, 200-1000 м н.у.м.).

Места обитания и особенности биоресурсного потенциала. Ночница усатая на территории Северного Кавказа является узкоареальным видом. Места обитания приурочены к долинам рек, встречается и в населенных пунктах, особенно в степной зоне, предгорном лесостепье и в поясе широколиственных лесов. На Западном Кавказе (как и на остальной территории Северного Кавказа) в летний период обитает в заброшенных человеком зданиях (коровниках, на чердаках домов), расположенных близ населенных пунктов, о чем сообщают также А.К. Темботов [144, 145], Р.И. Дзуев [59], В.В. Кормилицина [85], С.В. Газарян [31]. Зимними убежищами служат заброшенные штольни и небольшие пещеры в предгорьях и горах до высоты 1500-1800 м над уровнем моря. Кроме того, она обнаружена в дуплах больших деревьев в городском парке г. Нальчик (летом). Иногда колонии этой ночницы состоят из одних взрослых самок, особенно во время лактации. Вылет на ночную кормежку начинается довольно поздно, особенно летом, и может длиться иногда до рассвета. Она летает обычно вокруг вершущек высоких деревьев, редко опускаясь в более низкие слои воздуха. В местах, где нет древесной растительности, ночница усатая летает на небольшой высоте вдоль заборов и стен построек и т.д.

Численность наиболее высока на Западном Кавказе, особенно в равнинно-предгорной части. Как отмечает С.В. Газарян [31], на территории Кавказского заповедника вид относится к разделу обычных. Однако, если рассматривать его обилие на всей территории западносеверокавказского региона по данным С.В. Газарян [31] ситуация изменяется во время зимовки. Автором во время зимовки ночница остроухая встречена в 4 точках (6,9%) и его относительное обилие в местах зимовки не превышает 0,03%. В Кабардино-Балкарии она встречается реже, однако, как отмечает А.К. Темботов [145], до настоящего времени нет достаточно однозначных данных о плотности населения этого вида с учетом высотно-поясной структуры горных экосистем.

Лимитирующие факторы. Вид обладает повышенной чувствительностью к любому беспокойству, реагируя на это разрушением колоний. В убежищах зверьки этого вида размещаются открыто, неплотными группами, что делает их легко доступными и уязвимыми.

Отрицательно сказывается на ночнице усатой реставрация и перестройка заброшенных зданий человеком, вырубка больших деревьев в парковых зонах и т.д., так как зверек консервативен и использует убежища на протяжении ряда лет. Применение ядохимикатов ведет к подрыву кормовой базы ночниц и к падению численности вида, в том числе за счет отравления.

В условиях северного склона Центрального Кавказа необходимо продолжение изучения биологии вида, выявление мест летних и зимних скоплений и организация их охраны, ведение активной разъяснительной работы по защите рукокрылых, а также запрет на посещение человеком мест расположения убежищ ночницы усатой.

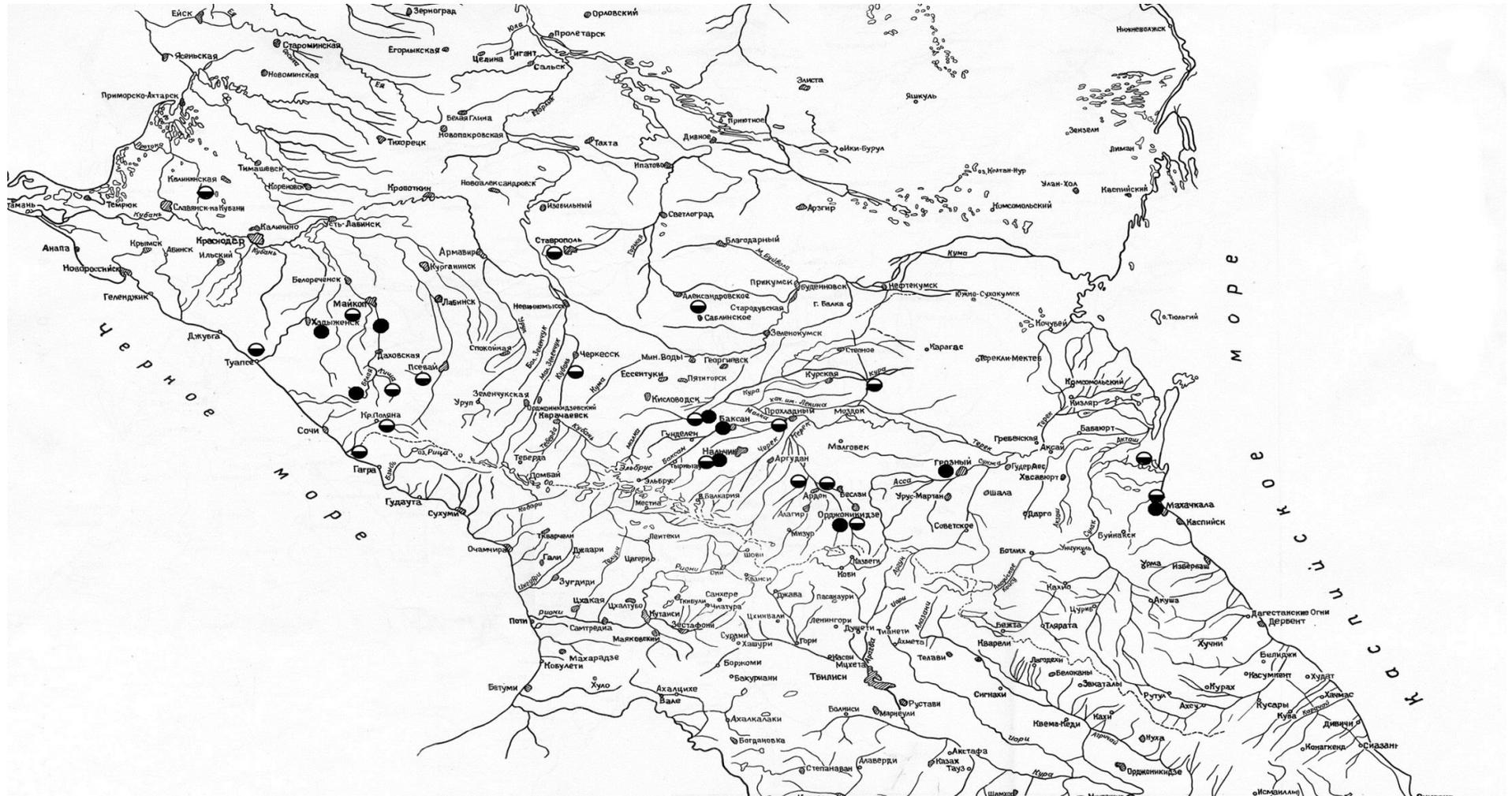


Рис.8. Ареал нощицы усатой на Северном Кавказе

●- наши данные; ○ - литературные сведения

3.1.3. Ушан горнокавказский – *Plecotus macrobullaris* Kuzyakin, 1950.

Материал автора: 1 – окр. г. Теберда, 2 – п. Эльбрус, 3 – с. Хабаз, пещера, 4 – окр. г. Владикавказа; 5 – с. Рутул.

Места добычи и обнаружения по литературным данным: 1 – п. Красная поляна (Туров, 1930); 2 – Кавказский заповедник (Туниев, 1998); 3 – Кардон Киша (Усвайская, 1978); 4 – п. Эльбрус (Дзуев, 1990); 5 – г. Нальчик (Огнев, 1924); 6 – с. Зарамаг (Фаслер, 1957); 7 – окр. г. Орджоникидзе (Беме, 1914); 8 – окр. г. Владикавказ (Красовский, 1928); 9 – с. Гули (Курятников, 1987); 10 – Фанагорийская пещера (Газарян, 2000); 11 – окр. с. Майданское (Газарян, Джамирзоев, 2003); 12 – с. Ахты (Красовский, 1932).

Ареал вида, как отмечает Р.И. Дзуев [59], занимает Северный Кавказ и прилегающие районы.

По кариологическим и географическим данным распространение ушана горнокавказского на Северном Кавказе (рис.9) включает в горизонтальном направлении от Тебердино-Даутского водораздела на Западном Кавказе до Дагестанавключительно.

В кубанском варианте ушан горнокавказский достоверно обнаружен не был. Как считает С.В. Газарян [31], на Западном Кавказе обитает, скорее всего, ушан серый [4, 28, 31, 43]. В эльбрусском варианте он прослежен нами от предгорья (550 м н. у. м.) до субальпийского пояса включительно (2200 м н. у. м.). В бассейне реки Терек (терский вариант) прослежен до Крестового перевала (2400 м н. у. м.). Литературные данные о распространении вида в дагестанском варианте противоречивые. По данным Д. Б. Красовского [87], он обнаружен в окр. с. Ахты, а по материалам С.В. Газаряна и др. [31] в окр. с. Майданское. Этот вид З.М. Амирхановым [5], под названием ушан серый, был описан в окр. с. Зирани. Кроме того, нами хромосомный набор исследован у двух самцов, добытых в окр. с. Рутул на высоте 2100 м н. у. м. Между тем, ряд авторов [45, 23, 144, 145] сведений о распространении ушана горнокавказского на Северном Кавказе, в том числе и в Дагестане, не приводят.

Распространение этого вида в пределах северного макросклона Центрального Кавказа, по имеющимся у нас данным, достаточно широкое: от предгорий (550 м) до субальпийского пояса включительно (2200 м). В Баксанском ущелье (река Баксан) в июне 1984 года на высоте 2000 метров над уровнем моря обнаружена небольшая колония ушана горнокавказского в поселке Эльбрус (Приэльбрусье).

В бассейне реки Терек прослежен от Владикавказа до Крестового перевала. Несмотря на, казалось бы, широкое распространение ушана горнокавказского на Северном Кавказе, он везде стал редок. Летом убежищами являются чердаки старых домов, дупла больших деревьев и др. Зимуют недалеко от летних мест обитания – в пещерах, в дуплах больших деревьев, где выше температура воздуха.

Места обитания и особенности биоресурсного потенциала. По имеющимся в литературе данным [92, 84, 35, 40] и нашим наблюдениям можно отметить, что ушан горнокавказский связан с поселениями человека, т.е. с окружающим антропогенным ландшафтом.

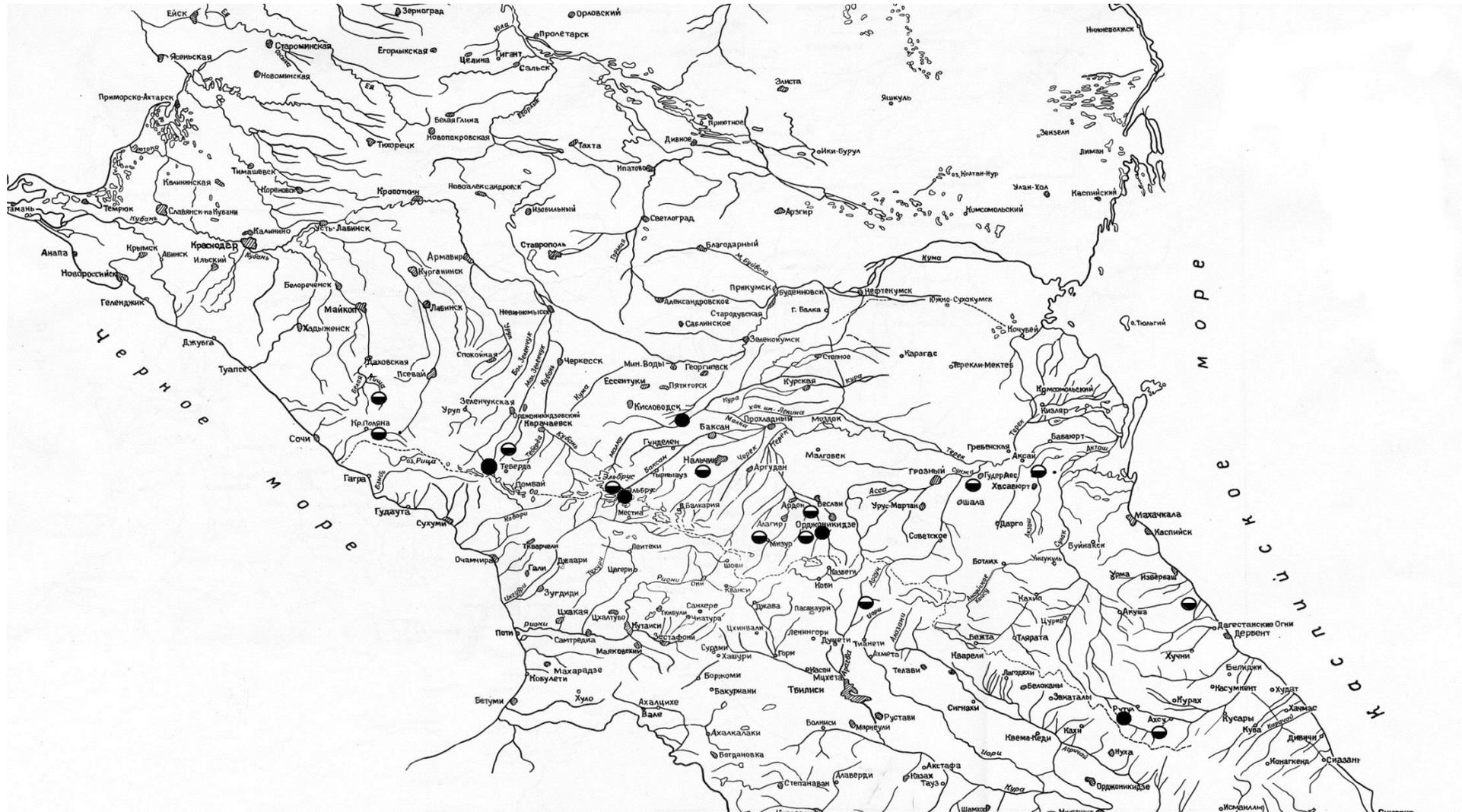


Рис.9. Ареал ушана горнокавказского на Северном Кавказе

● - наши данные; ○ - литературные сведения

В июле 1985 г на высоте 2000 м н.у.м., нами обнаружена небольшая колония ушана горнокавказского (около 50 особей) на чердаке старой школы пос. Эльбрус. Колония состояла из самцов и самок, которые размещались днем отдельно друг от друга. Температура воздуха в убежище колебалась в период наблюдения от 4 до 20⁰С: днем – 10-20⁰С, а ночью – 4-7⁰С. Самцы днем располагались между досками обрешетки и шифером крыши среди одиночных особей (2 самца и 6 самок) вечерницы рыжей, дневавших здесь же. Взлет и вылет ушанов осуществлялся через выбитое стекло в верхней части слухового окна чердака. Каждый вечер в течении 20 дней между 20 и 21 часом в убежище прилетало 4-5 особей. Зверьки влетали на чердак, сделав 1-3 круга, либо сразу. Ушаны охотились среди деревьев в 300-400 м от здания школы. Охотничий полет порхающий; часто взмахивая крыльями, ушаны иногда даже останавливались в воздухе.

Лимитирующие факторы. У ушана горнокавказского много общих черт с вечерницами, в том числе образование в период размножения открыто располагающихся скоплений в тех же убежищах. Беспокойство, вызванное появлением человека, уничтожение случайными посетителями, антропогенное воздействие на экосистемы и особенно применение пестицидов в предгорно-равнинной части республики – основные факторы, неблагоприятно воздействующие на ушана горнокавказского.

В первом издании Красной книге КБР ошибочно отнесен к виду серый ушан (*Plecotus austriacus* Fischer, 1829). По данным Р.И. Дзуева [59], ушан горнокавказский – обычный, местами еще многочисленный вид с обширным ареалом, численность которого в последнее время заметно сокращается.

Необходимо включить ушана горнокавказского в Красные книги сопредельных субъектов РФ, на территории которых он обитает, заповедать летние и все зимние убежища с более или менее крупными скоплениями этих уникальных животных.

3.1.4. Нетопырь средиземноморский – *Pipistrellus kuhlii* Kuhl, 1817.

Материал автора: 1 – п. Кабардинка, 2 – с. Хаджох, 3 – с. Псыхурей, 4 – с. Куба, 5 – с. Хабаз, 6 – с. Этоко, 7 – с. Сармаково, 8 – г. Баксан, 9 – г. Прохладный, 10 – г. Нальчик, 11 – г. Майский, 12 – г. Владикавказ, 13 – г. Грозный, 14 – г. Махачкала, 15 – г. Дербент.

Места добычи и обнаружения по литературным данным: 1 – гг. Пролетарск, Сальск, с. Равзильное (Стрелков, 1990); 2 – г. Краснодар (Дуварова, 1976), 3 – с. Кривенковское (Крускоп, 1998); 4 – Майкоп (Крускоп, 1999); 5. – г. Adler (Крускоп, 1999); 6 – п. Мирный (Крускоп, 1999); 7 – ст. Кулеторкала (Попов, 1994); 8 – Сарыкум (Попов, 1991); 9 – р. Самур (Темботов, 1972); 10 – г. Кизляр, ст. Александровская (Стрелков и др., 1985); 11 – с. Крайновка, г. Махачкала, с. Бут-Казмаляр, с. Кочубей (Газарян и др., 2007).

Сведения, имеющиеся в литературе, о распространении рассматриваемого вида на Северном Кавказе достаточно противоречивые. По А.К. Темботову [142, 144, 145] он известен только до границы Северного Кавказа, т.е. низовий Самура. Н.К. Верещагин [23] на карте распространения этого вида на Кавказе приводит его лишь для северо-западной части Азербайджана (шемахо-кобыстанский вариант).

Между тем, Р.И. Дзуев [59, 60], Р.И. Дзуев и др. [63], С.В. Газарян и др. [37, 44], Н.Ю. Абдурахманова [1] зарегистрировали широкое распространение этого вида на Северном Кавказе.

Из материалов, полученных нами, о распространении нетопыря средиземноморского на территории Российского Кавказа (рис.10) видно, что это типичный синантроп, заметно расширивший свой ареал и увеличивший численность, благодаря интенсивному освоению и орошению начатым, в 20-е годы XX столетия степных и полупустынных районах, возникновению новых и расширению существующих населенных пунктов и т.д.

В пределах кубанского варианта он, на основе кариологически датированного материала, нами достоверно зарегистрирован от Черноморского побережья (окр. п. Кабардинка) до лесного пояса (окр. ст. Даховская, где высота

составляет 450-600 м н. у. м.). Очевидно нетопырь средиземноморский является обычным видом на равнине Западного Предкавказья. В соседнем эльбрусском варианте этот вид впервые в 1979 году в окр. с. п. Сармаково на высоте около 900 м н.у.м. Вертикальные пределы его распространения в условиях эльбрусского варианта видимо составляют от 500 до 1500 м н. у. м. В терском варианте также впервые обнаружен Р. И. Дзугеевым в 70-е годы прошлого столетия в здании КБГУ (г. Нальчик) (зверек был добыт и проведен анализ хромосомного набора). По нашим наблюдениям, высотные пределы ареала нетопыря средиземноморского составляют от 200 до 500 м н. у. м. Его распространение в той или иной степени связано с постройками человека во всех трех вариантах поясности. В дагестанском варианте нами хромосомный набор исследован в окр. г. Махачкала, г. Дербент. Кроме того, его добывали другие териологи в следующих точках: устье реки Самур [144], г. Кизляр, с. Кочубей, ст. Александровская [138] с. Крайновка, г. Махачкала, с. Бут-Казмаляр, с. Кочубей [37].

Можно отметить, что его распространение в дагестанском варианте приурочено в основном к населенным пунктам равнинной части и побережья Каспийского моря.

За пределами Северного Кавказа этот вид имеет широкое распространение. По данным И.К. Рахматулиной [122], С.В. Газаряна [31], в Азербайджане этот вид оседлый, многочисленный и широко распространенный (400-1300 особей на 1 км²).

Биология в условиях Северного Кавказа практически не изучена, очень мало данных о местах зимовок. Известен лишь один случай зимовки (около 20 особей) между створок рам старого дома в с. Сармаково (КБР) (900 м над уровнем моря).

Места обитания и особенности экологии. Экология изучена неудовлетворительно. Небольшие колонии (20-25 особей) нетопыря средиземноморского мы нашли в окр. с. Сармаково, с. Каменноостское, с. Совхозное. В с. Сармаково зверьки жили на чердаке заброшенной кошары (20x10 м) за наличниками окон. Небольшие группы их численностью от 4-6 до 8-9

особей, одновременно находились над двумя чердачными окнами на расстоянии 20 м. В с. Каменноостское колония численностью 11 особей обнаружена в глубокой щели между стенами старой нежилой кирпичной постройки. В конце июня 2016 г. в колониях были старые самки с цветистым поношенным мехом, оттянутыми сосками и голыми полями вокруг сосков. Вылет на вечернюю кормежку происходил поздно, уже при переходе густых сумерек в полуночную темь, гораздо позднее других видов нетопырей. Колонии размножающихся самок охотно селятся в трещинах скал, щелях стен, за наличниками окон и в других укромных частях зданий.

Лимитирующие факторы. Как отмечено, сведений по биологии нетопыря средиземноморского крайне мало. По-видимому, на численности этого синантропного вида могут сказаться все косвенные антропогенные воздействия, ведущие, как к изменению характерных мест обитания, так и уменьшению количества ночных насекомых, которыми они кормятся.

В Красную Книгу РФ не включен. Включен в региональные Красные Книги в категорию «IV. Обычный, местами многочисленный, широко распространенный вид».

Видимо специальных мер охраны не требуется, вид довольно хорошо приспособлен к различным антропогенным факторам, а также имеет довольно широкое распространение за пределами республики, где относится к многочисленным видам. Необходимо лишь организовать целенаправленное изучение биологии и экологии этого вида в условиях Северного Кавказа.

Как видно из изложенного выше материала, распространение нетопыря средиземноморского на Северном Кавказе приурочено к антропогенным ландшафтам полупустынь, степей и частично предгорий.

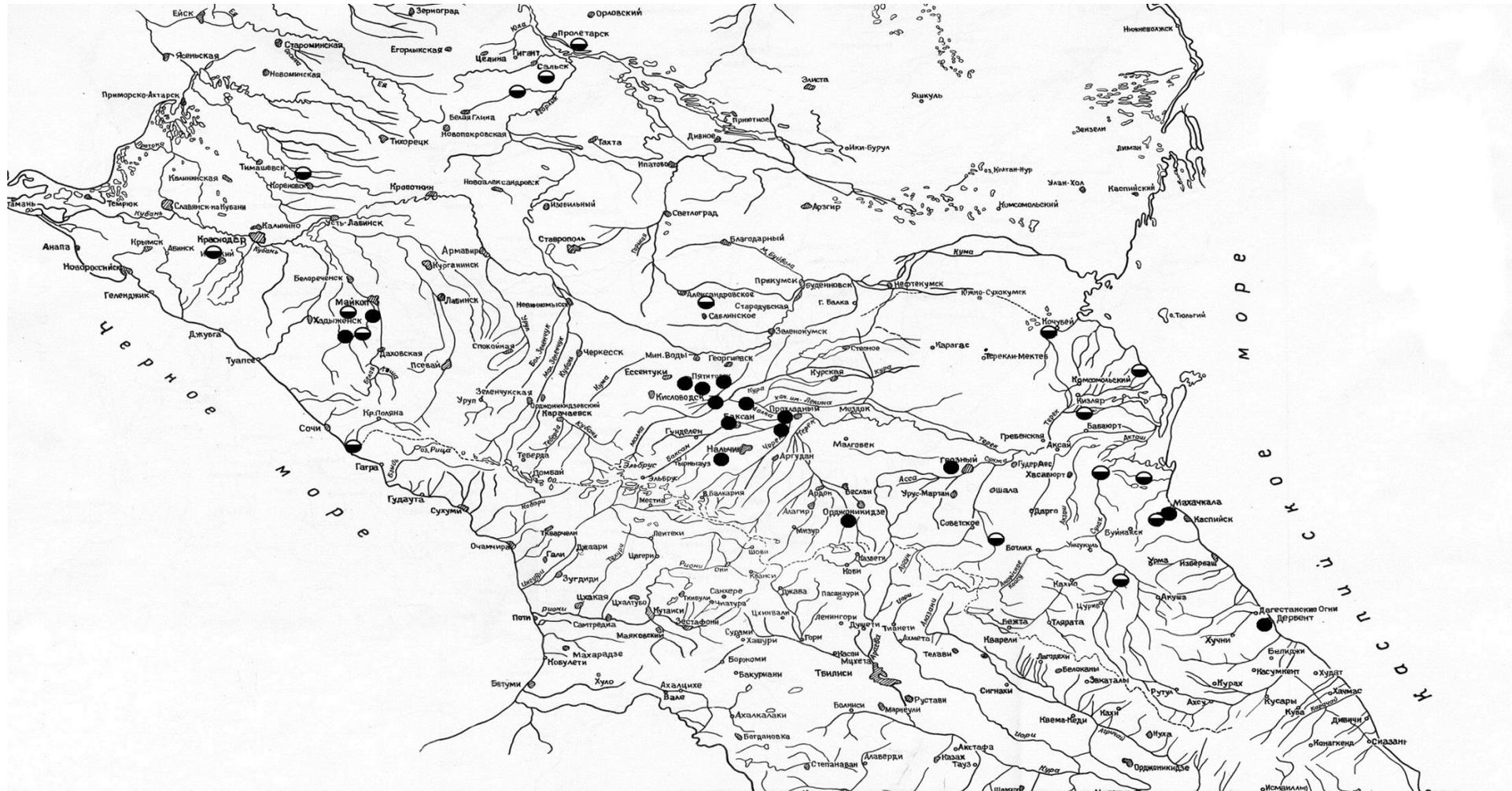


Рис.10. Ареал нетопыря средиземноморского на Северном Кавказе

● - наши данные; ○ - литературные сведения

3.1.5. Нетопырь-карлик – *Pipistrellus pipistrellus* Schreber, 1774. Материал автора: 1 – г. Геленджик, 2 – ст. Даховская, 3 – п. Никель, 4 – г. Кисловодск, 5. – с. Сармаково, 6 – с. Каменноостское, 7 – с. Псыгансу, 8 – п. Шалушка, 9 – г. Майский; 10 – г. Владикавказ, 11 – г. Грозный.

Места обнаружения по литературным данным: 1 – ст. Вешенская (Журавец, 1990); 2 – ст. Развильное (Крускоп, 1999); 3 – ст. Александровская (Ирковский, 1988); 4 – г. Славянск-на-Кубани (Казаков, 1969); 5 – п. Орчинка, г. Майкоп (Газарян, 2002); 6 – Туапсинский р-он (Крускоп, 1998); 7 – г. Адлер (Цыцултна, 1997); 8 – г. Лабинск (Ярмыш, 1978); 9 – р. Киша (Бессонная, 1932); 10 – п. Красная поляна (Цыцулина, 1996); 11 – п. Никель (Стрелков, 1990, 1971); 12 – ст. Абхазская (Казаков, Ярмыш, 1972); 13 – река Пшихи (Стрелков, 1990); 14 – р. Теберда (Туров, 1930; Стрелков, 1994); 15 – г. Пятигорск, гора Машук (Стрелков, 1994); 16 – с. Сармаково, с. Каменноостское, г. Майский (Дзуюев, Хамизов, 2011); 17 – г. Баксан (Дзуюев, Хамизов, 2002); 18 – п. Шалушка (Хамизов, 2004); 19 – г. Нальчик (Банникова, 2000); 20 – ст. Котляревская, (Радищев, 1928); 21 – Горная Ингушетия (Красовский, 1929); 22 – с. Кизлярское (Россииков, 1925); 23 – г. Махачкала (Попов, 1991).

По данным Р.И. Дзуюева [59], нетопырь-карлик – один из самых распространенных видов рукокрылых Кавказа. Как отмечает автор, особенно он многочислен в Ленкоранской и Кура-Араксинской низменностях, на равнине и в среднегорной частях Большого и Малого Кавказа. Отмечен фактически во всех ландшафтах и высотных поясах региона.

Как видно из рис. 11, ареал нетопыря-карлика на Северном Кавказе, по нашим кариологически датированным материалам простирается от Западного до Восточного Кавказа (до Самурского хребта в Дагестане), а в высотном – от уровня мирового океана до 1700 м н. у. м. В пределах Западного Кавказа (кубанский вариант) нетопырь-карлик встречается от Черноморского побережья до пояса широколиственных лесов. Высотные пределы распространения, по данным научной литературы [144, 59, 31 и др.] и материалам автора составляют от уровня моря до 1600 м. В пределах эльбрусского варианта он встречается

также широко и нами отмечен в окр. г. Кисловодск, с. Сармаково, с. Каменноостское. Высотные пределы размещения нетопыря-карлика в соседних (терском и дагестанском) вариантах столь же широкие, как и в кубанском варианте. Он встречается там от равнины степи и Прикаспийской низменности до субальпийского пояса.

Места обитания и особенности биоресурсного потенциала. Для этого вида характерна концентрация в городах, поселках, районах пригородных дачных участков – это типичный синантроп, как на Северном Кавказе, так и на остальных частях ареала, прилегающих к нему. Вне населенных пунктов встречается очень редко, в период зимовки. Убежищами для нетопырей служат почти исключительно жилые и хозяйственные постройки человека. Поселяются под крышами в щелях между шифером, толью, железом и подстилающими их досками; на чердаках, в щелях кирпичной кладки, в пустотах между перекрытиями, в щелях верхних проемов, за наличниками окон, под карнизами, в подвалах, на полевых станах. Необходимо отметить, что в летний период самцы редки или вовсе отсутствуют в убежищах и постройках человека; их заселяют почти исключительно самки. Самцы встречаются поодиночке в различных трещинах, естественных убежищах и изредка – в постройках. В весенний период одиночные самцы добывались нами днем на стволах деревьев.

В период размножения самки образуют выводковые колонии от нескольких до сотен особей. К осени, когда наступает время подготовки к миграции, самцы присоединяются к самкам, образуются смешанные группы. Нетопыри-карлики на кормежку обычно вылетают через 20-30 минут после захода солнца и кормятся почти всю ночь. Охотятся в основном на мелких насекомых, особенно двукрылых, в том числе и на комаров.

По данным З.М. Амирханова [5], С.В. Газаряна и Г.С. Джамирзоева [44] и нашим наблюдениям, нетопырь-карлик в предгорном Дагестане – самый массовый вид рукокрылых.



Рис.11. Ареал нетопыря-карлика на Северном Кавказе

● - наши данные; ◐ - литературные сведения

3.1.6. Вечерница рыжая – *Nyctalus noctula Schreber, 1774*. Материал автора: 1 – г. Усть-Лабинск, 2 – г. Белореченск, 3 – с. Хаджох, 4 – п. Никель, 5 – г. Теберда, 6 – г. Ставрополь, 7 – г. Минеральные воды, 8 – урочища «Курукова» и «Екипцоко», 9 – с. Кичмалка, 10 – урочище «Долина Нарзанов», 11 – п. Эльбрус, 12 – г. Нальчик, 13 – район Голубые озера, 14 – п. Хасанья, 15 – г. Владикавказ, 16 – г. Грозный, 17 – г. Кизляр.

Места обнаружения по литературным данным: 1 – г. Сальск (Казаков, Ярмыш, 1989), 2 – ст. Синявское (Константинов, 1971); 3 – п. Раздолье (Усвайская, 1978); 4 – г. Лабинск (Усвайская, 1978); 5 – р. Белая (Казаков, Ярмыш, 1975); 6 – ст. Хамышки (Цербелевый, 1932); 7 – ст. Каневская (Ирковский, 1987); 8 – г. Ставрополь (Сатунин, 1896); 9 – ст. Александровская (Казаков, Сони́на, 1988); 10 – окр. с. Владимировка, Урожайное (Стрелков, 1990); 11. – г. Пятигорск, пещера «Провал» (Ярмыш, 1977); 12 – п. Кашхатау «Голубые озера» (Огнев, 1932); 13 – г. Нальчик (Панютин, 1969); 14 – с. Урвань (Радищев, 1930); 15 – г. Прохладный (Росси́ков, 1884); 16 – ст. Котляревская (Радищев, 1932); 17 – г. Алагир (Усвайская, 1978); 18 – г. Владикавказ, (Ту́ров, 1926); 19 – окр. г. Кизляр; п. Комсомольский (Стрелков, 1990).

Как отмечает Р.И. Дзуев [59], вечерница рыжая – широко распространенный вид, ареал которого занимает почти всю равнину Предкавказья, Ставропольскую возвышенность, всю предгорную и горную часть хребтов Северного Кавказа, Западное Закавказье и частично Малый Кавказ; в ряде мест она проникает высоко в горы.

В эльбрусском варианте она заселяет все высотные пояса. Хромосомный набор изучен нами в окр. г. Ставрополь, с. Сармаково, г. Минеральные воды, Долины Нарзанов и п. Эльбрус. В терском и дагестанском варианте зарегистрирована нами от лесостепного пояса (150 м н. у. м.) до Крестового перевала (2300 м н.у.м.) и верховий р. Аварское Койсу (1600 м н. у. м.); из этой местности мы располагаем кариологически датированным материалом. Между тем, в список млекопитающих Дагестана Д. Б. Красовским [87], В.Г. Гептнером и др. [45] и Н.К. Верещагиным [23] вечерница рыжая не была включена. Указание

на находку рыжей вечерницы в окр. с. Тлярота А.К. Темботовым [144], по мнению С.В. Газаряна и др. [37], связано с неверным определением самки позднего кожана, хранящейся в коллекции Института экологии горных территорий РАН (ИЭГТ). Однако, вышеприведенные авторы, считают, что П.П. Стрелков [139] добывал 5 взрослых самцов под мостом канала в окрестностях сс. Раздолье и Таловка, а они зарегистрировали вечерницу рыжую в окрестностях с. Бутказмалар, а также у канала «Самур-Дербент» 18.06.2005 г. Кроме того, С.В. Газаряни др. [37] 20.06.2005г. в пойме р. Самур визуально отметили пролет одной вечерницы рыжей. При этом авторы отмечают, что на исследованных ими лесных участках в пойме р. Самур, не отмечено ни крупных скоплений самцов, ни выводковых колоний *Nyctalus noctula*. В то же время они не отрицают возможность нахождения выводковых колоний на севере Дагестана в пойме реки Терек, где размножение рыжих вечерниц несколько раз было отмечено близ границ республики Л.Б. Беме [19], П.П. Стрелковым и др. [139]. Как отмечает Н.Ю. Абдурахманова [1], вечерница рыжая относится к числу классических мигрантов, образующих скопления в период перемещений на территории Дагестана.

Как видно из рис. 12, в кубанском варианте она прослежена нами и другими териологами [144, 79, 59, 31 и др.] от равнины до субальпийского пояса включительно. На территории Западного Предкавказья хромосомный набор нами изучен в окр. п. Никель, ст. Даховская, г. Усть-Лабинск, а в условиях Кавказского и Тебердинского заповедников рыжая вечерница отмечена на верхней границе леса. Высотные пределы распространения рассматриваемого вида здесь составляют от 100-200 м н.у.м. до 1800 м н.у.м. Также этот вид был зафиксирован нами и другими териологами на Ставропольской возвышенности (300-400 м н. у. м.).

Восточнее равномерно вечерница рыжая распространена повсеместно, также зарегистрирована нами и добыта от равнины степи (100 м н.у.м.) до субальпийского пояса включительно (2000 м н.у.м.): в предгорьях в окрестностях

гг. Нальчик, Владикавказ (500-600 м н.у.м.); в поясе широколиственных лесов в районе Голубых озер и верховьях рр. Урух, Терек.

Места обитания и особенности экологии. Характерными местообитаниями вечерницы рыжей на территории Северного Кавказа, по нашим наблюдениям и литературным сведениям [142, 144, 145, 59, 55, 64, 65, 31, 5 и др.] являются биотопы с различными деревьями, где зверек находит наиболее благоприятные убежища – дупла деревьев. Очень часто селится на чердаках домов, в щелях и пустотах различных сооружений. Также они связаны с лесами равнинной и предгорной зоны, находящимися по берегам крупных рек и, соответственно, расположенными в них населенными пунктами. Летние убежища в постройках человека довольно разнообразны. Так, мы наблюдали одиночных самцов на чердаке старой школы п. Эльбрус (КБР, 2000 м над уровнем моря), среди колонии ушана горнокавказского. В п. Вольный аул (окр. г. Нальчика) колония самцов (около 25 особей) была обнаружена за деревянной обшивкой здания и в щелях между стеновыми панелями. В Нальчикском городском округе, скопления самцов обнаружены в разных деревьях, произрастающих в непосредственной близости друг к другу; видимо они представляют собой одну небольшую колонию, численностью около 30 зверьков. Вылет на охоту происходит рано, иногда до захода солнца. Летают довольно быстро и высоко, напоминая в ловкости и скорости полета стрижей. С наступлением темноты вечерницы перестают летать до рассвета. Повторный массовый вылет нами обнаружен очень рано утром, до восхода солнца. Вечерница рыжая питается различными видами насекомых, в том числе жуками, листовертами и другими массовыми вредителями лесов и сельского хозяйства.

Лимитирующие факторы. Более раннее наступление половозрелости и, видимо, невысокая смертность детенышей и т.д., компенсируется в оптимальных условиях высокой индивидуальной продолжительностью жизни до 20-25 лет [92]. Гибель половозрелых животных в основном связана с естественными факторами (сход лавин, пожары в лесу, землетресения и т.п.). Повреждение убежищ людьми (вырубка старых и дуплистых деревьев, разборка старых построек человеком,

посещение убежищ людьми) отрицательно сказывается на численность вида. Не менее важно и то, что применение различных пестицидов в сельском и лесном хозяйствах приводит к заметному, иногда к полному исчезновению насекомых, особенно ночных и сумеречных, являющихся кормом этих зверьков. Небольшие размеры зверьков и очень высокая интенсивность обмена веществ, очевидно, способствуют быстрой гибели рыжих вечерниц при попадании в организм пестицидов, которые могут содержаться в насекомых, или на их поверхности.

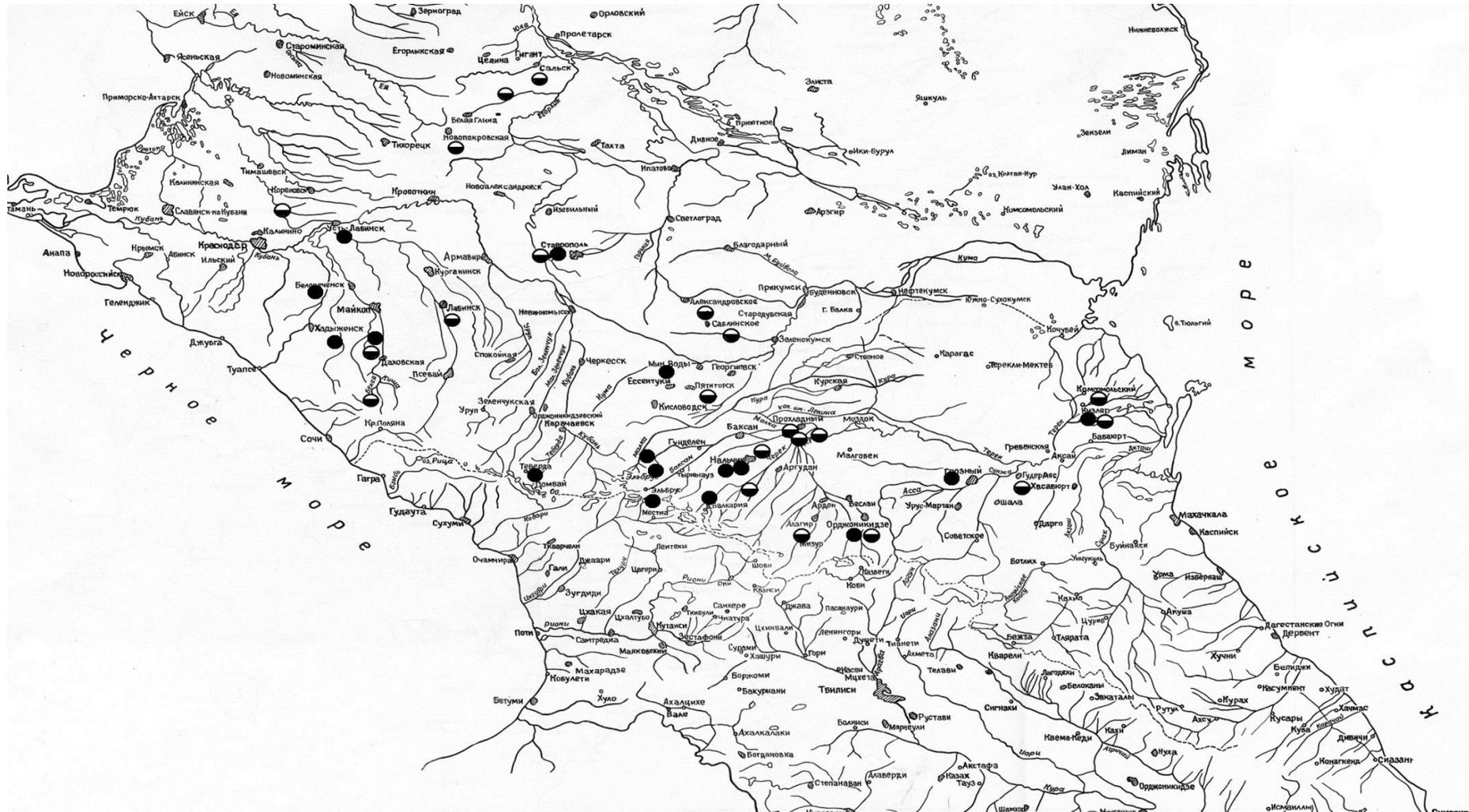


Рис.12. Ареал вечерницы рыжей на Северном Кавказе

●- наши данные; ◐ - литературные сведения

3.1.7. Кожан поздний – *Eptesicus serotinus* Schreber, 1774. Материал автора: 1 – г. Майкоп, 2 – ст. Хаджох, Даховская, 3 – г. Пятигорск, 4 – урочища Курукова. Екипцоко, 5 – г. Нальчик, 6 – окр. г. Прохладный, 7 – г. Владикавказ, 8 – г. Дербент, 9 – г. Махачкала.

Места обнаружения по литературным данным: 1 – ст. Ирковский, ст. Развильное (Ярмыш, 1976); 2 – ст. Кутаченская, г. Пятигорск (Казаков, Ярмыш, 1974; Ярмыш, 1974); 3 – п. Туапсе, Майкоп, п. Никель (Газарян, 2002); 4 – р. Киша (Плющенко, 1935); 5 – г. Лабинск (Темботов, 1972); 6 – г. Пролетарск (Журавец, 2004); 7 – окр. ст. Курсавка (Верещагин, 1981); 8 – Кавказский заповедник «Красная поляна» (Цыцулина, 1999); 9 – г. Минеральные воды (Стрелков, 1990); 10 – ст. Александровская (Черновский, 1988); 11 – Баксанское ущелье, ледник «Шхельда» (Маламусов, 1967); 12 – Чегем (Радищев, 1924); 13 – г. Нальчик (Радищев, 1924; Туров, 1924; Банникова, 2000; Дзугев, 2005); 14 – п. Бирагзанг (Бахтадзе, 1998); 15 – окр. г. Владикаваза (Беме, 1922; Огнев, 1923); 16 – ст. Абхазская (Стрелков, 1999) 17 – ст. Александрия (Ирковский, 1988); 18 – пос. Приморское (Стрелков, Ильин, 1990).

Как отмечают многие исследователи Кавказа [130, 144, 59, 31, 1 и др.], а также судя по нашим наблюдениям, кожан поздний на Северном Кавказе – очень широко распространенный вид, относящийся к обычным видам рукокрылых региона (рис.13).

В кубанском варианте отмечен нами и другими териологами [78, 59, 89, 31 и др.] во всех поясах – от равнины степи до субальпийского пояса включительно. Наш кариологически датированный материал происходит из лесостепного и лесного поясов (соответственно окр. г.г. Белореченск, Усть-Лабинск, Майкоп). Как отмечает С.В. Газарян [31], большинство находок этого вида в пределах кубанского варианта относится к населенным пунктам и ближайшим их окрестностям. Нами выявлено в этих условиях аналогичное явление. В эльбрусском варианте прослежен от Ставропольской возвышенности до горы Бермамыт [144, 145, 59, наши исследования] заселяет степную зону, предгорное лесостепье, пояса остепененных лугов и субальпийский. Хромосомный набор в

этом варианте изучен в окр. г. Пятигорск и г. Владикавказ. В эльбрусском варианте в летний период года обнаружен и добыт исследуемый вид в субальпийском и альпийском поясах, однако, оптимум ареала находится в поясе широколиственного леса. Видимо, такой перепад высотных мест обитания связан с характером расположения населенных пунктов. Как видно из рис. 13, в терском и дагестанском вариантах кожан поздний также широко распространен и занимает те же пояса, что и в предыдущих вариантах (от равнины степи и полупустыни до субальпийского пояса включительно). Высотные пределы распространения его в этом регионе составляют от Прикаспийской низменности до 2300 м н. у. м. Нами зверьки этого вида добыты и изучены в лесостепном поясе терского варианта и в окр. г. Дербент в дагестанском варианте. Во всех исследованных районах Северного Кавказа изначально характерным местообитаниями кожана позднего являлись – горные пойменные леса [126]. В настоящее время кожаные поздние, как отмечено выше, тяготеют к урбанизированным экосистемам.

Места обитания и особенности биоресурсного потенциала. Характерные местообитания кожана позднего летом в основном связаны с жилыми и хозяйственными постройками человека. Между тем, отдельные особи (преимущественно самцы) весной продолжают встречаться в зимних убежищах – заброшенных подземных сооружениях. На территории северного макросклона Центрального Кавказа зверьки этого вида предпочитают селиться по нашим наблюдениям, в лесной части этого района. На территории эльбрусского варианта нами прослежен от Ставропольской возвышенности до Долины Нарзанов (гора Бермамыт): кроме того, здесь кожан поздний заселяет степную зону, предгорное лесостепье, пояс остепененных лугов, субальпийский пояс. По нашим наблюдениям, в условиях КБР кожаные поздние вылетают на вечернюю кормежку сначала поодиночке, а затем по несколько зверьков. Всего за 10-20 минут из одного убежища (укрытия) может вылететь около 50 зверьков.

На кормежку вылетают с наступлением темноты и кормятся иногда до рассвета. После вылета из укрытия сначала держатся около домов и

осветительных приборов, а затем постепенно улетают к другим местам кормежки. К полуночи некоторые зверьки возвращаются на короткое время.

Лимитирующие факторы. Сокращение количества характерных убежищ – дуплистых деревьев и, вероятно, применение пестицидов, особенно в пригородных садовых участках. Кроме того, прямое антропогенное воздействие: усиление фактора беспокойства в убежищах, уничтожение зверьков. Заметный урон поголовью был нанесен в прошлые годы отловом зверьков для изготовления наглядных пособий и т.д.

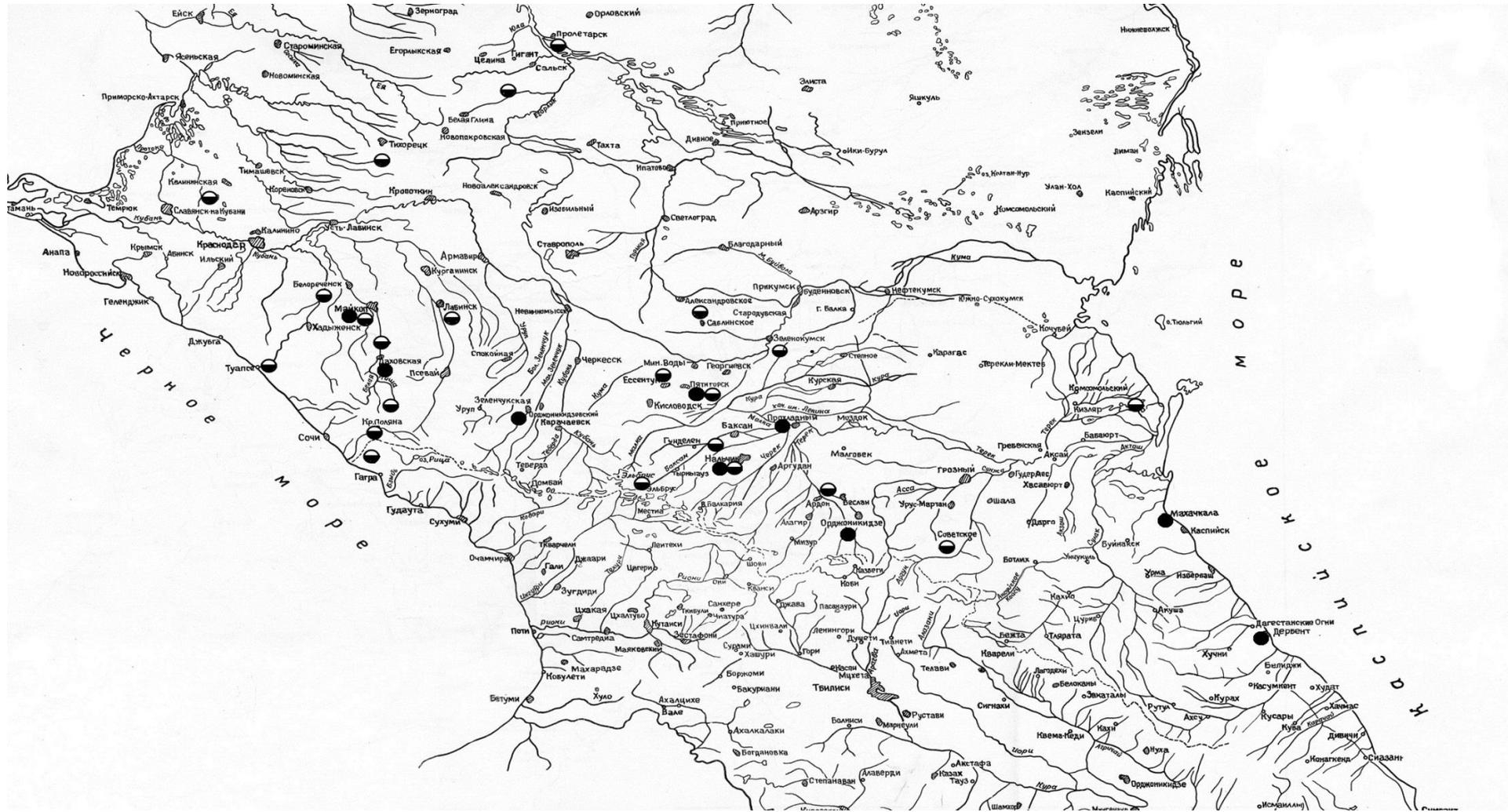


Рис.13. Ареал кожана позднего на Северном Кавказе

● - наши данные; ◐ - литературные сведения

3.1.8. Кожан двухцветный – *Vespertilio murinus* Linnaeus, 1758. Материал автора: 1 – ст. Хаджох, 2 – Ставропольская возвышенность (близ с. Татарка), 3 – с. Сармаково, Каменноост; 4 – урочище «Куркужин», 5 – г. Нальчик, 6 – п. Кашхатау, 7 – г. Владикавказ, 8 – г. Грозный.

Места обнаружения по литературным данным: 1 – окр.п. Черниговское (Газарян, 2002); 2 – г. Майкоп (Стрелков, 1970); 3 – п. Хоста, п. Псебай, аул Октябрьский (Казаков, Ярмыш, 1974); 4 – с. Хамишки, р. Киша, р. Кума г. Ставрополь (Темботов, 1972); 5 – с. Псху (Ильин и др., 1998); 6 – (Темботов, 1972); 7 – г. Стрижимент (Ильин и др., 1998); 8 – Вознесенская (Хохлов, 2000); 9 – ст. Развильное (Ярмыш, 1976); 10 – ст. Александровская (Ирковский, 1988); 11 – с. Каменноост (Дзуев, Хамизов, 2005); 12 – с. Куркужин (Радищев, 1927); 13 – Баксанское ущелье, ледник «Шхельда» (Маламусов, 1959); 14 – п. Кашхатау (Дзуев и др., 2014); 15 – г. Нальчик (Радищев, 1929, 1932, 1931; Темботов, 1982; Дзуев, Хашкулова, 2008, 2010, 2017); 16 – г. Орджоникидзе (Беме, 1933); 17 – г. Беслан (Кубашов, 2000); 18 – окр. с. Карадах (Темботов, 1984).

Ареал кожана двухцветного занимает Западное и частично Среднее Предкавказье, Западный и Центральный Кавказ [59].

По мнению Р.И. Дзуева [59], данные К.А. Сатунина [128] и Н.К. Верещагина [23] о том, что этот вид встречается широко в юго-восточной части Кавказа, не соответствуют действительности. Также этот автор считает нуждающимся в подтверждении и указание А.К. Темботова [144], З.М. Амирханова [5] о распространении кожана двухцветного во Внутреннем Дагестане. В последующие годы рассматриваемый вид здесь обнаружен не был [123, 59, 36, 37 и др.]. Таким образом, ареал кожана двухцветного на Кавказе, очевидно, ограничен западной частью региона; значительная территория юго-восточной части не заселена этим видом. Вероятно, если он и обитал там, в прошлые годы, то какие-то обстоятельства привели в настоящее время к сокращению ареала и численности вида.

Как видно из рис. 14, на Северном Кавказе он относится к широко распространенным видам рукокрылых. В сборах зоологического музея КБГУ и наших материалах имеются экземпляры, добытые в лесном поясе кубанского варианта в окрестностях ст. Хаджох, п. Гузерибль. В эльбрусском варианте (бассейны рек Малка и Баксан) прослежен нами и коллегами от Ставропольской возвышенности до с. Хасаут (гора Бирмамыт), что соответствует около 2000 м н.у.м. (рис. 14). В соседнем терском варианте (бассейн реки Терек), в пределах Кабардино-Балкарии и Северной Осетии – Алания, кожан двухцветный зарегистрирован нами и другими териологами региона в равнине степи, предгорном лесостепье до пояса широколиственных лесов и частично в субальпийском, т.е. от 100-150 м н. у. м.

Места обитания и особенноти биоресурсного потенциала. Как отмечают Н.Н. Ярмыш и др. [167,168], С.В. Газарян [31] кожаны двухцветные найдены в пределах Западного Кавказа в теплый период года в постройках человека. Кроме того, как отмечают Н.Н. Ярмыш и др. [168], 12 сентября и 1 октября 1976 г. по одной самке этого вида было обнаружено утром в пустых ящиках на помидорном поле в с. Развильном и хуторе Верхне-Подпольном. На территории Чеченской республики в феврале было обнаружено два самца между рамами и окнами одного из зданий в с. Чишхи (на р. Аргун) [168]. Во время проведения цитогенетических исследований нами кожаны двухцветные добыты в девяти точках северокавказского региона. В летний период зверьков находили в самых разнообразных убежищах: дуплах деревьев, трещинах скал, на чердаках построек человека, под карнизами зданий, под шифером крыш, в трещинах лесовых обрывов, в колодцах, между створками ворот, в пещерах, под навесами камней и т.д.

На вечернюю кормежку кожаны двухцветные вылетают поздно, она продолжается всю ночь, т.е. когда дневные птицы еще не заснули, зверьки покидают убежища и, поднявшись над крышами самых высоких (5-этажных) домов, движутся в каком – либо одном направлении – в сторону искусственных озер на опушке леса и городского парка в г. Нальчик. В свои дневные убежища

кожаны начинают возвращаться со второй половины ночи, и последние из них прячутся примерно за час до восхода солнца.

Лимитирующие факторы. Отличается мозаичностью ареала и сокращением численности на отдельных его участках ареала в результате антропогенного пресса. Особая уязвимость этого вида связана с его чувствительностью к антропогенным воздействиям, таким как сужение площади местообитаний из-за вырубki массивов первичных лесов, уменьшение численности летних убежищ, спровоцированное вырубкой старых дуплистых деревьев.

Также сокращается и численность зимних местообитаний, в связи с беспокойством неплановыми туристами и экскурсиями, проведением ремонтных работ в многоэтажных зданиях (замена и ремонт крыши, окон, обшивок и т.д.). Отрицательно сказывается на численности вида и применение пестицидов и инсектицидов в сельском и лесном хозяйстве, обработка деревянных строений, суровые климатические условия, а также прямое уничтожение животных.

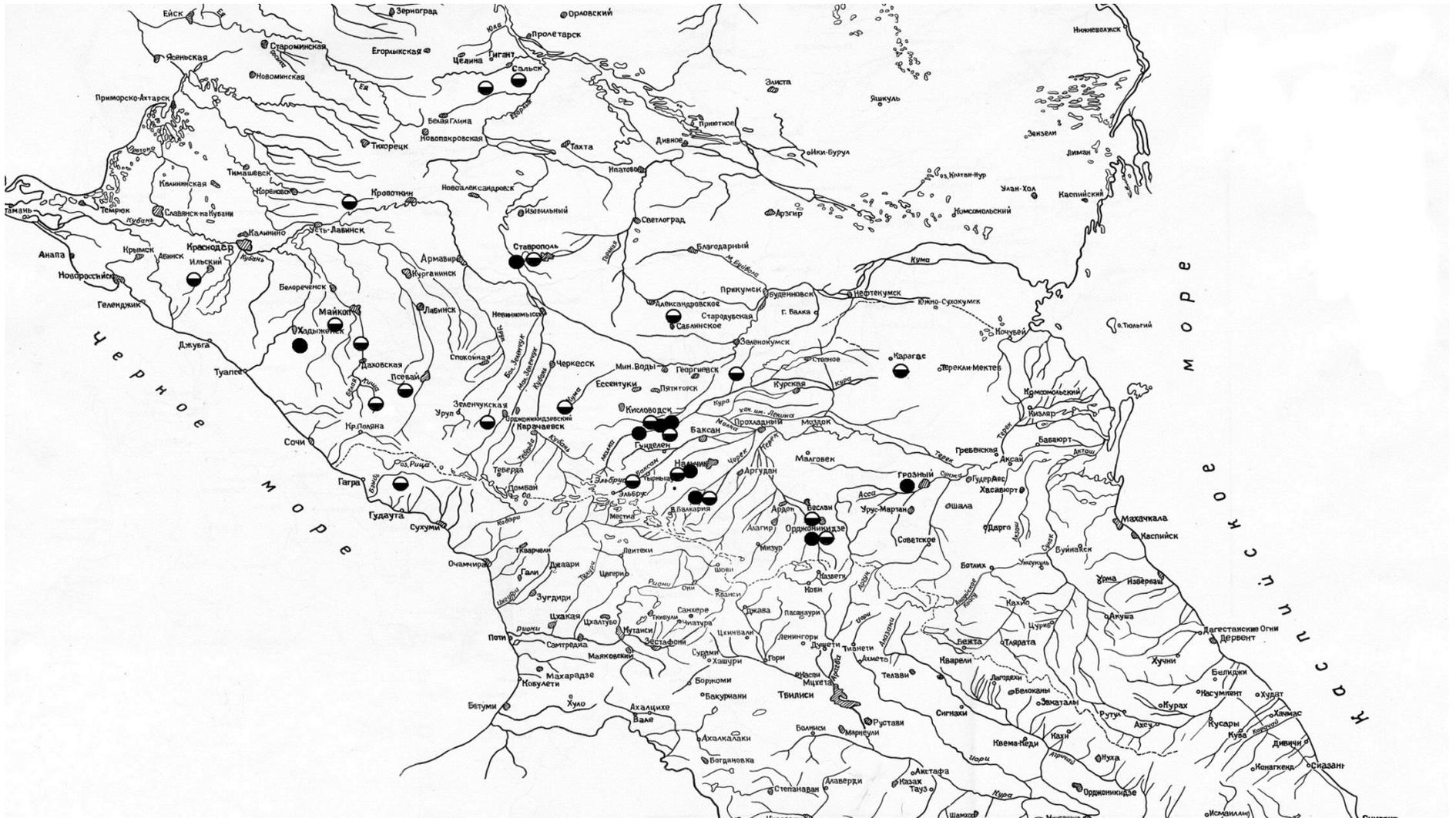


Рис.14. Ареал кожана двухцветного на Северном Кавказе

● - наши данные; ◐ - литературные сведения

3.2. Особенности биотопической приуроченности изученных видов гладконосых летучих мышей на Северном Кавказе

Положение, что главным мутагенным фактором, влияющим на трансформацию видовых параметров (ареал, кариотип, соответственно и фенотип млекопитающих) является среда обитания, в разной степени признают, как большинство отечественных, так и зарубежных териологов и цитогенетиков. Этот фактор можно отнести и к *Vespertilionidae* Северного Кавказа, обитающих в пределах данного региона, охватывающий ландшафты, расположенные на разной высоте над уровнем моря и характеризующиеся различной суммой абиотических (влажность, сейсмичность и т.п.) и антропогенных факторов.

Актуальность данному разделу исследования придает и тот факт, что при перекрывании ареалов подвидовых форм и их симпатрическом распространении, важно учитывать характер биотопической приуроченности.

Общеизвестно, что биотопическое разделение может привести к более значительным эволюционным изменениям, чем географическая изоляция [149, 150, 47, 160, 166, 136, 59, 26 и др.].

Биотопическая приуроченность ночницы остроухой на Северном Кавказе подвержена значительной изменчивости в зависимости от высотно-поясной структуры горных ландшафтов. На Западном Кавказе в степном типе поясности она приурочена к покрытым лесом предгорьям и горам. Вместе с тем, она обнаружена как в крупных (г. Майкоп, г. Лабинск, г. Белореченск), так и мелких населенных пунктах, (ст. Даховская, с. Псебай), а также в естественных убежищах – пещере «Шаухна» близ г. Нальчика и небольшой пещере недалеко от с. Хабаз, КБР, где, по-видимому, проходит весь жизненный цикл. Биотопы ночниц остроухих в степных ландшафтах, на Западном Кавказе, по мнению С.В. Газарян [31], прослеживаются с трудом. Автор отмечает, что здесь, видимо, можно говорить о предпочтении в данных условиях ночницей остроухой растительности лесостепного типа. В условиях северного макросклона Центрального Кавказа нами зверьки этого вида добыты в небольшой пещере близ с. Хабаз на высоте около 1050 м н. у. м. (верхняя граница леса). В этой пещере нами было

обнаружено 29 марта 2015 г всего 34 особи летучих мышей, в том числе 2 самца подковоноса малого, 22 самки и 10 самцов ночницы остроухой.

Пещера «Шаухна» представляет собой систему щелей и полостей в третичном известняковом монолите (размеры: вход – ширина 4 м, высота – 5 м; длина – 100 м; температура 29 марта – у входа +13⁰С, до глубины – 5 м она составляла +11⁰С, а с 50 м до 100 м, соответственно 0 +12⁰С). Зверьки концентрируются преимущественно в верхнем ярусе, а нижние разлетаются при распугивании.

На Северном Кавказе численность невысокая, однако, до настоящего времени нет однозначных данных о плотности населения этого вида в разных ландшафтных условиях. При отлове, а также проверке колоний рукокрылых в пещере «Шаухна» (35 км юго-восточнее Нальчика, на верхней границе леса), на долю остроухой ночницы приходилось 19-21% пойманных и обнаруженных зверьков.

Ушан горнокавказский на Северном Кавказе обитает в весьма различных ландшафтных условиях, но в более или менее схожих биотопах. По нашим многолетним наблюдениям и литературным сведениям, он обнаружен в различных типах поясности. В условиях Западного Кавказа ушан горнокавказский достоверно нами и другими териологами обнаружен на территории Кавказского заповедника (Красная поляна, Кордон «Киша» [105, 92]. Во всех случаях места нахождения этого вида в исследуемом регионе связаны с субальпийским поясом, на высоте 1500-2000 м н. у. м. В соседнем эльбрусском варианте он нами обнаружен на чердаке старой (заброшенной) школы п. Эльбрус (Приэльбрусье) на высоте 2000 м н. у. м. В окрестностях с.п. Хабаз в 2011 г при обследовании небольшой пещеры нами добыты 2 самца на высоте 1000 м н.у.м. в условиях остепнённых лугов. Кроме того, ушан горнокавказский нами добыт для кариологических исследований на территории курортной зоны «Тамиск», в республике Северная Осетия-Алания во время вечерней охоты около осветительного фонаря на высоте 4-5 м над землей. На территории Дагестана, по литературным сведениям, [87, 5, 37] ушан горнокавказский зарегистрирован выше

пояса лесов на высоте 2000-2100 м н.у.м. Все добытые животные находились как на чердаках, так и в пещерах, а также в абрикосовом саду в пойме р. Аварское Койсу.

На Северном Кавказе и за его пределами ушан горнокавказский больших колоний не образует (50-100 особей). Доля ушанов горнокавказских из отловленных на Северном Кавказе рукокрылых, обычно составляет около 1-3%, т.е. плотность населения, видимо, для всего региона, можно принять равной примерно 1-3 зверька на 1 км², однако, неравномерность распределения по территории в отдельных районах (поясах) вносит существенные поправки в эти цифры.

Из рода нетопырей нами изучены два вида: средиземноморский и карлик. Как отмечает Р.И. Дзуев [59], нетопырь средиземноморский впервые на территории Северного Кавказа найден в 1982 году в условиях Черноморского побережья (п. Кабардинка) в жилом помещении одноэтажного индивидуального дома. Вечером две особи этого вида были отловлены в небольшой комнате, куда они залетели через открытую форточку. Кроме того, нами нетопырь средиземноморский добыт в предгорьях кубанского, эльбрусского, терского и дагестанского вариантов. В начале и до середины прошлого века этот вид был известен только для Закавказья (урочище «Аралык» в Армении) [130]. В конце 30-х – 40-х годах прошлого столетия А.П. Кузякин [92] наблюдал и добыл его в шести пунктах Азербайджана. Заметное расширение ареала и рост численности этого вида, по данным ряда авторов [122, 60, 64] и нашим наблюдениям, произошло буквально в течение последних двух-трех десятилетий, что связано с интенсивным освоением и орошением степных и полупустынных площадей, возникновением новых построек человека, которые нетопыри средиземноморские осваивают первыми из гладконосых летучих мышей. На территории Северного Кавказа наиболее высока их плотность в предгорьях и на равнинных участках, что возможно объясняется тем, что в отличие от нетопырей-карликов, средиземноморский нетопырь, видимо, в водопое не нуждается.

Нетопырь средиземноморский – типичный синантроп. В щелях скал или подземных сооружениях ни один зверек нами и другими териологами не обнаружен. Самцы этого вида чаще всего селятся в разнообразных щелевидных укрытиях (в щелях стен, в промежутках между досками, под наличниками окон, между бетонными опорами и деревянными столбами и т.д.), самки – в более глубоких и обширных полостях (под кровельным железом, шифером, толью, на стыке стен и деревянных перекрытий, среди камышовых перекрытий). Оценить численность нетопыря средиземноморского из-за отсутствия специальных исследований, а также из-за обнаружения этого вида на территории Северного Кавказа сравнительно недавно, очень трудно. В окр. г. Нальчик во время отлова летучих мышей на 20-40 пойманных рыжих вечерниц и 40-50 двухцветных кожанов приходилось 1-3 нетопыря. Примерно такое же соотношение нами обнаружено в среднегорье республики (окр. сел. Сармаково). Эти данные приблизительно позволяют оценить плотность населения нетопыря средиземноморского в 1-5 особей на 10 км².

Нетопырь-карлик нами и другими териологами найден на Северном Кавказе от приморской низменности до субальпийского пояса включительно (рис.11). Ландшафтное размещение нетопыря-карлика на Северном Кавказе разнообразное, как и на территории Закавказья. Он встречается от равнинной полупустыни и до субальпийского пояса. По нашему мнению, размещение этого вида тесно связано с наличием водных бассейнов. Как и у нетопыря средиземноморского, местообитания нетопыря-карлика тесно связаны с населенными пунктами: убежищами служат почти исключительно жилые и хозяйственные постройки человека. Встречи в естественных убежищах очень редки [3, 59, 31, 37 и др.]. Ни мы, ни другие териологи не встречали этого нетопыря в лесных массивах, на больших открытых пространствах различных долин, а также на горных участках с заметно изрезанными склонами, отвесными скалами и т.д. Между тем, очень часто мы его находили рядом с осветительными приборами, и над различными мелиоративными каналами Северного Кавказа. Массовый вид в равнинно-предгорной части Северного Кавказа, по численности заметно превышает все

остальные виды рукокрылых. На Западном Кавказе по данным С.В. Газарян [31], в летнее время встречаемость нетопыря-карлика составляет 35,2%, уступая только нетопырю Куля, автор также отмечает, что обилие в летних убежищах – 5,2%. На территории северного макросклона Центрального Кавказа нетопырь-карлик относится также к многочисленным видам рукокрылых. В условиях городского парка г. Нальчик за вечер можно наблюдать 30-35 особей, охотящихся у фонарей дневного света.

Вечерница рыжая – широко распространенный вид (рис.12). На обширной территории Северного Кавказа она заселяет весьма разнообразные ландшафты: почти всю равнину Западного, Среднего и Восточного Предкавказья, Ставропольскую возвышенность, район Пятигорье-Эльбрус и всю предгорную часть Северного Кавказа [144, 59, 139, 37 и наши многолетние наблюдения и собранный коллекционный материал]. Местообитания и убежища этого вида в исследуемом регионе весьма разнообразны. Мы ее добывали на Северном Кавказе в лесостепном поясе, поясе широколиственных лесов, субальпийском поясе. В условиях кубанского варианта рыжая вечерница нами отловлена в Хаджохской пещере, где она находилась совместно с другими видами рукокрылых (малый и большой подковоносы, нетопырь лесной, длиннокрыл, ночница усатая) а на северном макросклоне Центрального Кавказа – в субальпийском поясе (2000 м н.у.м.) – на чердаке старой школы с горнокавказским ушаном, в с. Вольный Аул – между стеной и наличниками дверного проема (около 20-30 особей в апреле 2013 г). В Дагестане нами отловлены для кариологических исследований два самца в пойме р. Самур.

С северо-запада на юго-восток численность вечерницы рыжей заметно уменьшается. На Северном Кавказе, по данным Н.И. Ярмыш и др. [168], Р.И. Дзуева [59], С.В. Газарян [31]; Р. И. Дзуева и др. [64, 69], этот вид относится к многочисленным представителям рукокрылым. Как отмечает С.В. Газарян (2002), относительное обилие рыжей вечерницы на Западном Кавказе во время зимовок составляет 3,7%, так в г. Майкопе, среди разбуженных ремонтом зверьков в здании Технологического института, доля рыжей вечерницы составляла 6%.

Аналогичные данные получены нами на территории КБР и РСО-Алания. Как отмечает С.В. Газарян и др. (2007), на территории Дагестана она относительно малочисленна. С помощью ультразвукового детектора зарегистрированы 2 экземпляра в окр. с. Бут-Казмалар 18.06.2005, а также эти авторы слышали вечерние крики и эхолокационные сигналы одной особи у канала «Самур-Дербент» 20.06.2005.

Кожан поздний фактически занимает всю территорию Северного Кавказа [130, 23, 144, 59, 37, наши данные]. Встречается в степной зоне, в предгорном лесостепье, поясе остепененных лугов, субальпийском поясе. В условиях дагестанского варианта особей кожана позднего добывали: на чердаках Агробиостанции ДГПИ в с. Берикей [5]; А.А. Усвайская 5.07.1978 обнаружила колонию из 100 самок с детенышами между бетонными сваями тока в ст. Александровской. Кроме того, здесь же на чердаке клуба в этой станице была добыта еще одна самка, а также в условиях Беркубинской лесной дачи в пойме реки Самур. С.В. Газарян [31] отмечал кожана позднего в окр. с. Кочубей – в зданиях больницы и школы две выводковые колонии *Eptesicus serotinus*, в каждой из которых было около 30 самок с детенышами. Нами отловлены и исследованы кариотипы у 5 особей в условиях полупустыни на севере Дагестана (с. Кочубей), которые по набору хромосом были аналогичными с особями из других частей ареала.

Встречаемость кожана позднего на Западном Кавказе, по данным С.В. Газарян [31], составляет 13,8%, относительное обилие – 0,06%, а в летнее время встречаемость 26,8%.

По данным К.А. Сатунина [130], кожан поздний – «самый обыкновенный вид, встречающийся решительно всюду». О широком распространении и многочисленности этого вида на территории КБР также отмечал А.К. Темботов [145]. По мнению В.Г. Гептнера и А.Н. Формозова [45], в горном Дагестане кожан поздний – «очень многочисленный вид». Эти авторы наблюдали здесь в 1926 году в окр. с. Кардиг (р. Кударо) колонию из 250-300 самок под крышей школы. З.А. Амирханов [5] обнаружил около 200 зверьков в с. Берикей на чердаках

агробиостанции ДГПИ. По нашим подсчетам, кожан поздний относится к многочисленным рукокрылым на территории северного макросклона Центрального Кавказа.

Кожан двухцветный на Северном Кавказе заселяет все высотные пояса от равнинной степи Западного, Среднего и Восточного Предкавказья до субальпийского пояса включительно. Убежища (характерные биотопы) кожана двухцветного очень разнообразны: селится под листьями шифера, покрывающими стены и крыши зданий (турбаза «Долина Нарзанов» на высоте 2000 м н. у. м.) и различных сельскохозяйственных построек (кошары, молочно-товарные фермы), в небольших пещерах и трещинах скал. Нередко (особи этого вида) залетают через открытые форточки или открытые окна в различные помещения. Кожан двухцветный часто отмечался в городских парках г. Нальчик и г. Махачкала [5, 64, 139] П.П. Стрелков и др. 03.06.83г. добыл самку с двумя новорожденными детенышами на разъезде в 15км от с. Кочубей. Кроме того, С.В. Газарян и др. [41] – ночью у фонарей в с. Хив зарегистрировал полет кожана двухцветного во время охоты.

По данным С.В. Газарян [31], встречаемость в зимних убежищах на Западном Кавказе по двум исследованным точкам составляет 3,5%, летом – 6,3%, а относительное обилие в убежищах – 1,1% и выше. Как отмечает А.К. Темботов [144], численность двухцветного кожана выше в поясе лесов кубанского и терского вариантов, а на остальной территории она низкая. По нашим многолетним наблюдениям, численность кожана двухцветного наиболее высока на Западном Кавказе в предгорной зоне. Нами часто отмечался в парках и скверах г. Нальчика, а также в здании главного корпуса КБГУ, особенно в летне-осенний период.

3.3. Современные антропогенные изменения пространственной организации видового населения изученных гладконосых летучих мышей на Северном Кавказе

В настоящее время пространственная организация видового населения, численность и ландшафтно-биотопическая приуроченность различных видов млекопитающих, в том числе и рукокрылых региона, тесно сопряжены с антропогенной трансформацией природных сообществ.

Это явление больше всего заметно в тех участках, где проводятся интенсивное сельскохозяйственное, индустриальное и рекреационное освоения горных экосистем, а это в свою очередь, способствует резкому сокращению характерных местообитаний исследуемых видов рукокрылых Северного Кавказа.

Как отмечает ряд исследователей [144, 145, 18, 59, 163, 136, 17 и др.], трансформирующие факторы в определенной степени сказываются природно-зональные и высотно-поясные особенности ландшафтов. Исходя из этого, нами проведен анализ доступной литературы для выявления состояния данного вопроса по отношению к рукокрылым Северного Кавказа. Мы пришли к заключению, что данных в этой области все еще недостаточно. Вместе с тем, наличие обширной научной литературы, где достаточно полно даются сведения о глобальности данной проблемы на Северном Кавказе и антропогенные изменения в различных вариантах поясности заметно отличаются [96, 77, 145, 57, 59, 163, 136, 17, 18 и др.], а также личные наблюдения, позволяют высказать определенные суждение по данной проблеме. Новые сведения содержатся в материалах I-XX Международных конференций по теме «Биологическое разнообразие Кавказа и юга России», которые проводятся ежегодно, начиная с 2000 г, а также в фундаментальной монографии академика РАН В.Е. Соколова и член корр. РАН А.К. Темботова [136].

Как отмечено выше, из различных типов освоения биоресурсного потенциала Северного Кавказа, наиболее заметные изменения в пространственную организацию видового населения млекопитающих региона вносят сельскохозяйственное и рекреационное освоение, в том числе: мелиорация, горное животноводство и туризм.

Заметное влияние на структуру ареалов млекопитающих, в том числе рукокрылых, оказывают также и лесоразработки, приводящие к сокращению площади лесопокрытия.

Из представленных данных следует, что наиболее заметные изменения в пространственной организации видового населения *Vespertilionidae* связаны с развитием сельского хозяйства, рекреации и промышленности (вырубка лесов, посадка лесополос, организация туристических баз в горах, освоение девственных лесов, отведение земель под городские парки и скверы, строительные работы в горах и др.), особенно горного скотоводства, орошаемого земледелия в оврагах и понижениях, а на равнинах в последнее время – с освоением сельскохозяйственных угодий для интенсивного садоводства.

Все приведенное выше влечет за собой уменьшение мезофитизации ландшафтов с северо-запада на юго-восток Северного Кавказа. В пределах Западного Кавказа увеличение доли ксерофитных экосистем сопровождается повышением верхней границы ареалов некоторых степных видов млекопитающих, в том числе представители семейства гладконосые летучие мыши (ночница остроухая, кожан поздний, нетопыри средиземноморский и карлик).

В условиях Северного Кавказа, на наш взгляд, особого внимания заслуживает четко намечающаяся тенденция расширения ареалов нетопыря средиземноморского и нетопыря-карлика.

Влияние орошаемого земледелия на состав и размещение млекопитающих, в том числе исследованных нами видов рукокрылых, также значительно. Например, на участках, занятых под интенсивное садоводство, как в предгорье, так и на равнине (эти сады обрабатываются ядохимикатами более 20-25 раз за сезон) многие виды летучих мышей полностью исчезли. Кроме того, можно отметить, что субальпийские и альпийские луга Северного Кавказа испытывают значительную антропогенную нагрузку. Местами природные экосистемы очень сильно деградированы в результате перевыпаса скота и нерегулируемого горного туризма. Здесь четко выражена антропогенная ксерофитизация. Все это создает

благоприятные условия для расширения ареала сухолюбивых видов летучих мышей. В то время, как некоторые влаголюбивые виды гладконосых летучих мышей (вечерница рыжая, кожан двухцветный, ночница остроухая) вытесняются с привычных мест обитания на равнину и в предгорья.

Основным фактором, определяющим трансформацию природных экосистем в горных ущельях северного макросклона Центрального Кавказа, следует считать перевыпас крупного и мелкого рогатого скота на склонах, а также осуществление не санкционированной лесозаготовки. В связи с этим, многие природные экосистемы сильно или полностью нарушены.

Анализ полученных материалов свидетельствуют о сокращении ареала и численности мезофильных, т.е. влаголюбивых горнолесных и горно-луговых гладконосых летучих мышей и, напротив, о расширении ареала и роста численности сухолюбивых видов рукокрылых Северного Кавказа, что может быть использовано для контроля интенсивности деградации природных экосистем исследуемого региона.

Степные ландшафты Предкавказья, по нашим многолетним наблюдениям, в большей степени претерпели коренные преобразования под воздействием интенсивной сельскохозяйственной деятельности человека, чем горные. Распашка земель, интенсивное птицеводство, сооружение обширных оросительных каналов, интенсивное садоводство, посадка лесополос и т.д. не только привели к резкому сокращению численности охотничье-промысловых видов млекопитающих, но и существенно отразились на изменении структуры населения мелких млекопитающих, особенно рукокрылых.

Антропогенное воздействие на динамику видового состава, пространственную структуру ареалов, как отдельных видов рукокрылых, так и экологических групп видов, на ход изменения численности и количественное соотношение видов рукокрылых продолжается и довольно наглядно прослеживается и в настоящее время на всей территории Северного Кавказа.

Вырубка деревьев и кустарников, т.е. разрушение леса создают такие условия, что в лесах на равнине и в предгорьях жара сильно иссушает почву,

соответственно, повышается температура воздуха, что приводит к гибели кавказских мезофильных видов – они сохраняются лишь по берегам рек и в более увлажненных низинах речных долин.

Примером может служить изменение нижней границы распространения ночницы остроухой, кожанов позднего и двухцветного. Наряду с этим, характер размещения видового населения отдельных экологических групп гладконосых летучих мышей внутри трансформированного ареала приобретает пятнистый характер.

Не менее значимо и повышение мезофильности ландшафтов в предгорно-равнинной части всего региона. Интенсификация сельскохозяйственного производства, а также освоение этой территории под промышленное использование возможно лишь при широком орошении земель, выращивании лесопосадок, организации уличного освещения на территории населенных и городских пунктов и т.д. в степях, полупустынях Предкавказья. Эти антропогенные ландшафты нередко благотворно сказываются на распространении и численности горно-луговых и горнолесных, т.е. мезофильных видов рукокрылых. Аналогичные сдвиги мы и другие териологи [5, 139, 31, 37 и др.] наблюдали в пространственной организации видового населения многих видов, особенно нетопыря средиземноморского, вечерницы рыжей, кожана двухцветного и др. Они положительно реагируют на рекреационную индустрию, активно развивающуюся в ряде регионов Северного Кавказа.

По сведениям Р.И. Дзюева [59] и нашим данным, концентрация отдельных видов рукокрылых, наблюдаемая в различных курортных зонах Северного Кавказа, связана с тем, что они находят здесь хорошую кормовую базу в виде ночных бабочек и других насекомых, концентрирующихся вокруг источников освещения, а также многочисленные убежища в постройках, т.е. рекреация способствует синантропизации многих видов рукокрылых.

Как видно из изложенного материала, трансформация ландшафтной структуры гор Северного Кавказа сопровождается заметными изменениями пространственной организации видового населения рукокрылых. Познание

взаимосвязи современных тенденций антропогенных преобразований ландшафтов Северного Кавказа и пространственной структуры видового населения *Vespertilionidae*, на наш взгляд, представляют, как теоретический, так и практический интерес.

Изложенные выше материалы позволяют заключить, что современная структура ареалов *Vespertilionidae* во многом определяется антропогенными преобразованиями природных экосистем, происходящими в настоящее время на северном макросклоне Центрального Кавказа. Наиболее существенные сдвиги в пространственную организацию видового населения вносят такие виды стороны хозяйственной деятельности, как сведение лесов, деградация экосистем в результате чрезмерного перевыпаса сельскохозяйственных животных и распашки земель, интенсивного садоводства, посадки лесных полос; создание мелиорационных каналов, строительство новых и расширение существующих городов и населенных пунктов, увеличение числа курортных и туристических зон, браконьерство (посещение и разорение подземных и надземных убежищ) и т.д.

Таким образом, гладконосые летучие мыши, изученные нами, на территории Северного Кавказа занимают самые разнообразные ландшафты от полупустынь до субальпийского пояса. Количество населяемых ландшафтов увеличивается для отдельных видов с северо-запада на юго-восток.

Между тем, в выборе местообитаний отдельные виды этого семейства неприхотливы, хотя предпочитают околоводным биотам, опушки леса и населенные пункты, участки рекреационной зоны с ночным освещением.

По Н.К. Верещагину [23] – представители семейства *Vespertilionidae* Кавказа относятся к двум группам: плиоценовые средиземноморцы, относительно мезофильные, тяготеющие к массивам широколиственных лесов, и наиболее сухолюбивые и теплолюбивые средиземноморцы, предпочитающие ландшафты безлесных низких плоскогорий. С.В. Газарян [31] на основании изучения экологии гладконосых летучих мышей Западного Кавказа обнаружил, что представители этого семейства приспособлены к жизни в более или менее открытых экосистемах.

ГЛАВА IV. ХРОМОСОМНЫЕ НАБОРЫ И КАРИОТИПИЧЕСКАЯ ЭВОЛЮЦИЯ ГЛАДКОНОСЫХ ЛЕТУЧИХ МЫШЕЙ СЕВЕРНОГО КАВКАЗА

В многовековой истории изучения хромосомного набора млекопитающих, в том числе летучих мышей, как следует из главы I, всегда актуальными были и остаются до настоящего времени, различные аспекты сравнительной цитогенетики и кариосистематики.

Это направление исследований в современной териологии повысила свою актуальность благодаря новым методическим подходам, позволяющим изучать начальные этапы микроэволюции, проследивать ход макроэволюции, создавать естественную систему классификации на наш взгляд, именно такой подход должен лежать в основе выявления, изучения и сохранения биологического разнообразия уникального северокавказского региона. Цитогенетические данные, как один из важнейших критериев вида, в сочетании с данными по морфологии, биогеографии, биологии и экологии позволили продвинуть систематику многих «трудных» групп млекопитающих, в том числе и обитающих на Кавказе.

Сказанное в полной мере можно отнести к родам *Rhinolophus*, *Vespertilio*, *Eptesicus* [177, 25, 153, 154, 59, 60]. Многие современные систематики подтверждают, что на основе кариологических материалов увеличивается систематическое и таксономическое разнообразие видов [180, 49, 59, 148 и др.].

В связи с этим встает вопрос о необходимости расширения цитогенетических исследований отдельных особей и популяций, происходящих из различных частей видового ареала, что может изменить наши представления о внутривидовом хромосомном полиморфизме скрытом биологическом разнообразии *Vespertilionidae*. Иными словами, изучение хромосомных наборов приобрело особое значение в таксономических, зоогеографических и эволюционных исследованиях млекопитающих, в том числе и рукокрылые. Как отмечено выше, без преувеличения, можно отметить, что кариологические исследования последних 50-ти лет заново подняли интерес к систематике разных

групп млекопитающих. В основном они нашли применение в области исследования географически разобщенных популяций подвидов и близких форм дискуссионного систематического статуса [107, 110, 60].

Вслед за основоположником кариосистематики млекопитающих швейцарским кариологом Р. Маттеем, использование диагностических возможностей кариотипа получило широкое распространение, хотя, как отмечает В.Н. Орлов [109], рассмотрение одних и тех же данных под разными углами зрения, т.е. комплексные исследования иногда позволяют отдать предпочтение широкой трактовке вида.

Кроме того, не последнюю роль в успешном и широком распространении кариологического анализа сыграла его относительная простота применения, как в лабораторных, так и полевых условиях, в основном благодаря работам Ч. Форда, Дж. Хамертона [181], Т. Шу, К. Бенеришко [183] и их последователей. К настоящему времени, как отмечает В.Н. Орлов и др. [110], это к тому же весьма экономичный способ научного исследования, позволяющий получать высококачественные результаты на основе анализа 0,2 мл крови крупного животного [194] или небольшого куска биопсированного материала из различных мейотически активных органов [203]. По мнению Р.И. Дзюева [60], увеличение списка полиморфных видов само по себе не имеет существенного значения; важно выяснить какие селективные преимущества дает меж- и внутривидовая изменчивость количества и морфологии хромосом для отдельных особей популяции и вида в целом.

Как отмечают многие исследователи [107, 99, 59, 60, 25 и др.], прежде всего, такая информация нужна для экологических и географических видов, а также для внутривидовых хромосомных форм, которые практически лишены объективной морфологической разницы, и, поэтому, кариотип является незаменимым и более точным диагностическим признаком. По мнению Р.И. Дзюева [60], явление такого рода для фауны млекопитающих Кавказа, в том числе и на исследуемой нами территории встречается фактически во всех группах млекопитающих, особенно

среди рукокрылых. Как известно, среди класса млекопитающих было описано большое число новых видов.

Необходимо также учитывать и то, что из 20-32, описанных к настоящему времени видов рукокрылых Северного Кавказа [144, 145, 59, 60, 64, 112, 148] цитогенетическому изучению подверглось лишь 25-30%.

Изложенное выше предопределило программу цитогенетических исследований Vespertilionidae, проведенных нами и охвативших различные регионы и ландшафты центральной части Северного Кавказа.

4.1. Кариотипы представителей семейства гладконосые летучие мыши

Гладконосые летучие мыши Северного Кавказа разнообразны и представлены 19-22 видами [92, 23, 144, 145, 59, 60, 62-67, 31, 112, 148 и др.], что составляет около 87% фауны рукокрылых РФ (в видовом отношении). Общеизвестно большое значение рукокрылых в биоценозах, особенно горных. Как отмечает Р.И. Дзюев (1998), современное состояние систематики и охраны большинства видов летучих мышей, в том числе гладконосые, на Северном Кавказе и на Кавказе в целом требует пристального внимания. К настоящему времени кариологическому анализу нами и другими кариологами подверглись восемь видов гладконосых летучих мышей, характеристика которых приводится ниже.

4.1.1. Ночница остроухая – *Myotis blythii* Tomes, 1857. Как видно из рис.15 кариологическими исследованиями охвачен широкий спектр ландшафтных условий обитания этого вида на Северном Кавказе. Кариотип изучен у 15 особей обоих полов, происходящих из 6 разных точек исследуемого региона.

На рис.15 показано, что диплоидный набор самцов и самок включает 44 хромосомы, с основным числом плеч 56. Аутосомный набор представлен тремя парами крупных метацентриков, занимающих по величине 1-ое, 2-ое и 3-е места в наборе; также одной парой мелких субметацентриков имеющих промежуточное

положение между 16 и 17 хромосомами; далее акроцетрики в количестве 13 пар располагаются равномерно по убыванию (рис.15).



Рис.15. Кариотип ночницы остроухой: А – самец, Б – самка

Гетерохромосомный комплекс легко заметно гетероморфный. X-хромосома представлена метацентриком, который приравнивается по величине к 4-й паре аутосом. Такое же промежуточное положение между 19-20 парами аутосом занимает Y-хромосома – самый мелкий акроцентрик набора (рис.15).

Аналогичные данные по хромосомному набору ночницы остроухой из других частей видового ареала, приводятся в работах С.И. Раджабли и др. [118] М.Д.Фаттаева [154], Р.И.Дзуева [59, 60], Е. Саранна [175], Е. Саранна et al., [176] и др.

Изложенный материал показывает, что у исследуемого вида видимой изменчивости, как по количеству хромосом, так и по морфологии аутосом и гетерохромосом не обнаружено.

4.1.2. Ночница усатая – *Myotis mystacinus* Kuhl, 1817. С.И. Раджабли и др. (1969) впервые в бывшем Союзе подробно описал кариотип ночницы усатой, из Туркмении и Таджикистана. Для территории Северного Кавказа кариотип этого вида с применением метода высушенных препаратов и рутинной окраски хромосом впервые был исследован Р.И. Дзуревым [59]. Зверьки были добыты автором на Западном Кавказе окр. ст. Даховская. Число хромосом в диплоидных клетках ночницы усатой, по данным Р.И. Дзурева [59] составляет 44, число плеч аутосом (NFa) 50.

Нами кариотип ночницы усатой изучен в трех разобренных точках Северного Кавказа. Как видно из рис.15, $2n=44$, число плеч хромосом – 54.

Как видно из. рис. 17 по морфологии хромосом аутосомный набор можно подразделить на четыре группы: первая группа включает – три пары крупных метацентриков, вторая – одна пара мелких метацентриков; следующая группа состоит из акроцентриков и четвертая – две пары точкообразных хромосом. Гетерохромосомный комплекс морфологически заметно различается: X-хромосома – средний метацентрик, а Y-хромосома – самый мелкий акроцентрик набора (рис.16).

По данным обзора литературы и нашим оригинальным материалам хромосомный набор ночницы усатой в Западной Европе (Caranna, Civitelli, 1970), в бывшем Союзе [117] и на Кавказе [60] стабильный по числу хромосом в наборе, морфологии аутосом и гетерохромосом.



Рис.16. Кариотип ночницы усатой: А – самец, Б – самка

4.1.3. Ушан горнокавказский – *Plecotus macrobullaris* Kuzyakin, 1950.

Кариотип этого вида впервые изучен Р.И. Дзуевым [56] из одной точки Северного Кавказа, а в 1995г этим автором исследован из трех разобщенных точек Кавказа, охватывающих значительный спектр ландшафтных условий обитания вида.

Также дополнительно нами исследован кариотип ушана горнокавказского на Северном Кавказе. В диплоидном наборе содержится 32 хромосомы, число плеч аутосом составляет 52. Аутосомы по особенностям их морфологии можно разделить на пять групп. Семь пар крупных метацентриков образуют первую группу. Во вторую группу входит пара метацентриков малого размера. Третья включает акроцентрики малых размеров, занимающие 21, 22, 23 и 24 места в хромосомном наборе. В пятую группу входят две пары микрохромосом, при этом одна из них имеет метацентрическую структуру (рис.17).

Половые хромосомы значительно отличаются друг от друга по своей морфологии, т.е. они резко отличаются. X-хромосома представлена крупным субметацентриком, а У-хромосома мелким акроцентриком.

Полученные нами и другими исследователями данные, свидетельствуют о том, что кариотип *P. macrobullaris* Kuzyak. Сходен с таковым *P. auritus* L. [25] с той разницей, что у ушана горнокавказского $NFa=56$, а у обыкновенного – 54.

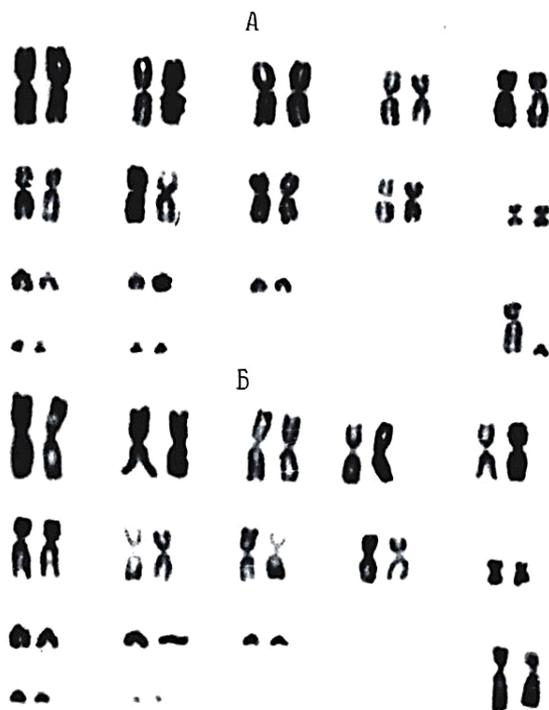


Рис.17. Кариотип ушана горнокавказского: А – самец, Б – самка

По нашим данным и материалам Р.И. Дзуева [56], кариотип ушана горнокавказского, как внутри одной популяции, так и во всех исследованных популяциях не обнаруживает полиморфизма.

4.1.4. Нетопырь средиземноморский – *Pipistrellus kuhlii* Kuhl, 1817. Кариотип этого вида впервые был описан из трёх районов Северного Кавказа Р.И. Дзуевым и др. [59]. По данным этих авторов диплоидный набор самца и самок *P. kuhlii* Kuhl содержит 44 хромосомы, с основным числом плеч $NF=54$. Количество плеч аутосом равно 50. Кариотип этого вида, изученный на основании образцов, собранных в 15-ти точках Северного Кавказа, идентичен первоописанию. Аутосомы подразделяются на 4 морфологических типа: три пары мета- и субметацетриков крупного размера, по величине занимающие первые три места в кариограмме, мелкие метацентрики – 1 пара;

acrocentrics, similar to the 16th and 17th pairs of autosomes, also in morphology, gradually decreasing in size – 15 pairs and two pairs of small dot-like chromosomes – 2 pairs (fig. 18).

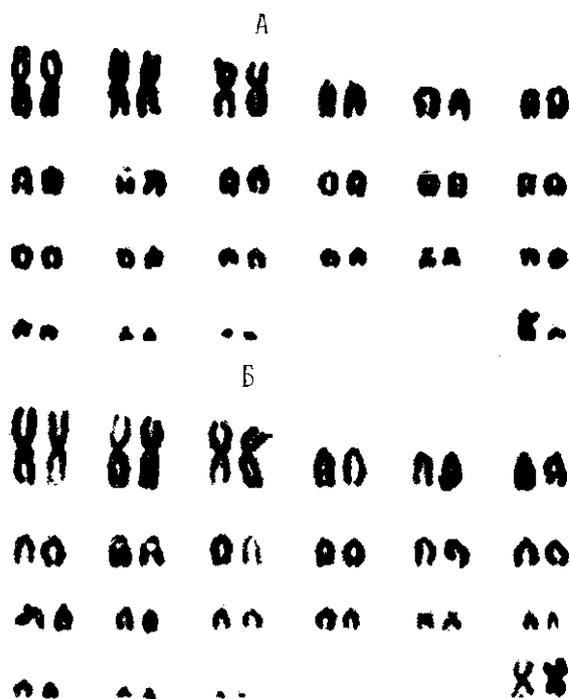


Рис.18. Кариотип нетопыря средиземноморского: А – самец, Б – самка

Clearly distinguishable are the sex chromosomes: X-chromosome – represents itself a metacentric of average size, Y-chromosome – small acrocentric, by morphology and size located between 17th and 18th pairs of autosomes.

By the presented material, and also by the literature data it is visible, that the karyotype of the Mediterranean pipistrelle is not subjected to polymorphism both by the number of chromosomes, as well as by the structure of autosomes and heterochromosomes.

4.1.5. Нетопырь-карлик – *Pipistrellus pipistrellus* Schreber, 1774.

Chromosomal set of this species for the fauna of the former Union (Tajikistan) was described in 1969 [25]. It was studied by M.D. Fatkhayev [154] from Azerbaijan. The data of these authors coincide with those described for this species from Western Europe [177]. Karyotype of this species in the North Caucasus was first

исследован в 1995 г. [59]. Данные, полученные другими кариологами и данные полученные на Северном Кавказе, оказались идентичными. Кроме того, мы исследовали кариотип этого вида из пяти точек, которые покрывают основные ландшафтные условия обитания нетопыря-карлика на Северном Кавказе. Кариологическому анализу подверглись 20 особей нетопыря-карлика.

Как показано на рис.19, кариотип нетопыря-карлика содержит 42 хромосомы, с основным числом плеч – 54. Как видно из кариограммы, аутомомный набор содержит пять морфологических групп хромосом: первая группа содержит три пары крупных двуплечих хромосом, вторая представлена двумя парами мелких мета- и субметацентрических элементов; следующая группа – 14 пар акроцентриков, последняя четвертая содержит одну пару точечных хромосом, с трудно определяемой морфологией.

Гетерохромосомный комплекс представлен: X-хромосома – средний метацентрик, а самый маленький акроцентрик набора – Y-хромосома.

Все полученные нами данные, а также литературные сведения показывают отсутствие хромосомного полиформизма у данного вида не только на Северном Кавказе, но и в других частях ареала.

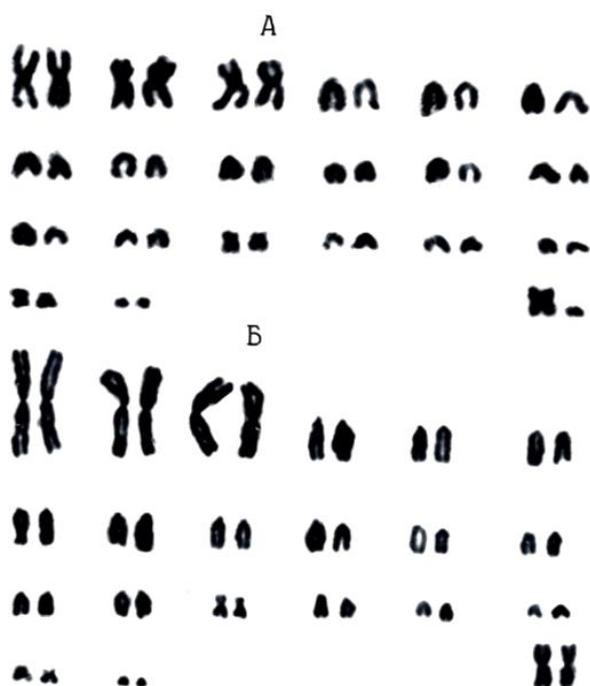


Рис.19. Кариотип нетопыря-карлика: А – самец, Б – самка

4.1.6. Вечерница рыжая – *Nuctalus noctula* Schreber, 1774. Вечерница рыжая – один из самых распространенных и крупных представителей гладконосых летучих мышей на Северном Кавказе. на территории Кавказа впервые кариотип этого вида был исследован Р.И. Дзуревым и др. [59, 63]. Также нами был изучен кариотип (рис.20) этого вида у 9 особей в том числе 6♂♂ и 3♀♀, происходящих из 6 разобщенных точек Северного Кавказа. Как видно из рис.20, кариотип этого вида включает 42 хромосомы при $NF=54$. По размерам и особенностям расположения центромерного участка аутосомы можно разделить на четыре морфологических группы: 1 – четыре пары крупных метацентриков; 2 – две пары субметацентриков, имеющих средние размеры и занимающих в идиограмме 12 и 13 места; 3 – 12 пар плавно убывающих по размерам акроцентриков (занимающие 4,6,7,8,9,10,11,12,15,16 и 17 места в идиограмме); 4 – две пары микрохромосом, одна из которых относится к акроцентрикам, морфологию же второй определить не удастся. Одна пара акроцентриков, занимающая по размерам среднее положение среди акроцентриков набора, характеризуется наличием около центромеры ахроматиновой зоны.

X-хромосома по величине приравнивается к первой паре аутосом, а по морфологии является метацентриком; Y-хромосома резко отличается от X-хромосомы – это субметацентрик среднего размера (рис.20).

Хромосомный набор вечерницы рыжей из различных частей ареала не обнаруживает изменчивости, как по числу хромосом в диплоидном наборе, их морфологии, так и по количеству плеч аутосом.



Рис.20. Кариотип вечерницы рыжей: А – самец, Б – самка

4.1.7. Кожан поздний – *Eptesicus serotinus* Schreber, 1774. Хромосомный набор *E. serotinus* для фауны бывшего Союза был впервые описан Н. Н. Воронцовым и др. [25] с территории Таджикистана: $2n=50$, $NF_a=48$. Аналогичные данные по этому виду были получены на территории Азербайджанской республики М.Д. Фаттаевым [153, 154]. В условиях Северного Кавказа и Закавказья Р.И. Дзиевым и др. [62] изучен кариотип *E. serotinus* у 20 особей из 10 точек. Хромосомный набор этого вида, по данным вышеприведенных кариологов, содержит 50 хромосом при $NF=52$. При проведении нами аналогичных исследований в трех разобщенных точках Северного Кавказа выявлено, что диплоидный набор у всех изученных особей с этих точек включает 50 хромосом, при $NF_a=48$, а $NF=52$ у обоих полов. Количество аутосом составляет 24 пары акроцентриков, постепенно убывающих по размерам.

Гетерохромосомный комплекс представлен: X-хромосома – самым крупным субметацентриком, а Y-хромосома – самый мелкий акроцентрик набора (рис.21).

Вышеприведенные материалы свидетельствуют об отсутствии как внутри-, так и межпопуляционного хромосомного полиморфизма у кожана позднего, а также о видоспецифичности кариотипа.

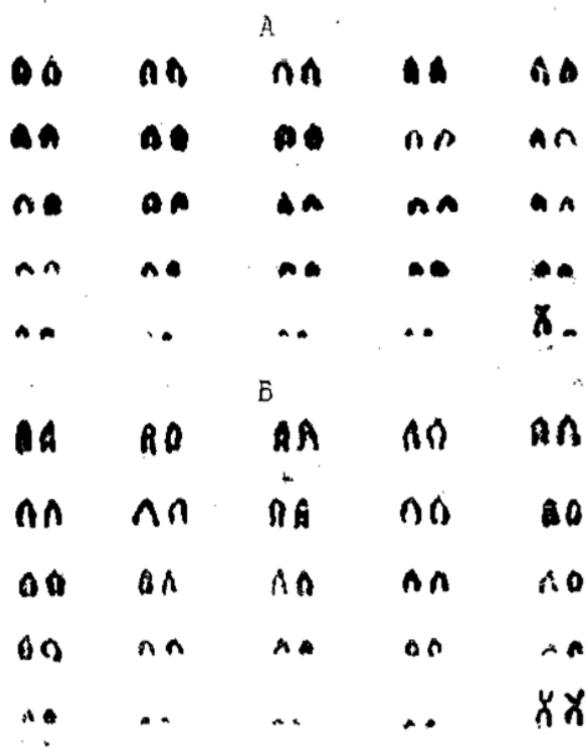


Рис.21. Кариотип кожана позднего: А – самец, Б – самка.

4.1.8. Кожан двухцветный – *Vespertilio murinus* Linnaeus, 1758. Как видно из рис.22, хромосомный набор кожана двухцветного, представлен $2n=38$; $NF=54$. Аутосомы по морфологии хромосом подразделяются на три группы: шесть пар крупных мета- и субметацентриков с одной парой мелких субметацентриков образует первую группу, акроцентрики в количестве 9 пар, плавно уменьшающиеся по размерам образуют 2 группу (вторичная перетяжка обнаруживается у первой пары акроцентрических хромосом), и в третью группу – две пары микрохромосом.

Половые хромосомы заметно отличаются по морфологии и размерами: X-хромосома – метацентрик среднего размера; а Y-хромосома – самый мелкий акроцентрик набора (рис.22).



Рис.22. Кариотип кожана двухцветного (А – самец, Б – самка)

С учетом вышеизложенного, мы можем говорить, что кариотип *Vespertilio murinus* L. видоспецифичный, он не подвержен оптически видимой внутри – и межпопуляционной изменчивости, т.е. обладает высоким систематико-таксономическим весом. Во всех исследованных регионах и у всех изученных зверьков $2n=38$ при $NF_a=50$.

4.2. Особенности хромосомной изменчивости гладконосых летучих мышей в условиях гор Северного Кавказа

Актуальным направлением современного этапа териологических исследований является изучение млекопитающих в условиях гор Северного Кавказа, позволяющее выявить пределы изменчивости видовых параметров, в том числе и цитогенетических.

Самобытная история геологического формирования, сложная география сделали Северный Кавказ признанным центром микроэволюционных процессов, где активно протекает формо- и видообразование.

По мнению ряда исследователей, [136, 59 и др.], Северный Кавказ можно рассматривать в качестве природной лаборатории, где параметры вида могут изменяться в трех направлениях: широтном, долготном и высотном. Р.И. Дзуев [59] пишет, что «...немаловажное значение имеет история формирования живой природы Кавказа, как глубоко самобытная и древняя, а биологическое разнообразие и изменчивость биоты выше, чем это было принято до недавнего времени в самых авторитетных сводках». В основе интенсификации микроэволюционных процессов, а соответственно формо- и видообразования, лежит биологический эффект взаимодействия биоты равнин и гор. Фундамент данной концепции создан коллективом Кабардино-Балкарского госуниверситета под руководством член. – корр. РАН, профессора А.К. Темботова (1971-1997).

В настоящее время в научной литературе накоплен большой фактический материал, свидетельствующий о влиянии высотно-поясной структуры в условиях гор Северного Кавказа на изменчивость представителей класса млекопитающих, в том числе и на рукокрылые.

С учетом этого фактора взаимодействия нами и нашими коллегами проводилось исследование хромосомных наборов гладконосых летучих мышей Северного Кавказа более 30 лет, результаты которого приводятся ниже.

Прежде чем обсуждать общие тенденции внутривидовой изменчивости, по мнению Э.А. Гилевой [46], необходимо кратко остановиться на содержании безусловно близких понятий «хромосомная изменчивость» и «хромосомная эволюция».

Рассматривая механизм хромосомной эволюции, она предлагает помнить, что организация эукариотной хромосомы не подверглась существенным изменениям в течение фанерозоя. Автор своими выводами показывает единство субмикроскопического строения и типов спонтанных хромосомных перестроек у всех современных эукариот, а, следовательно, и сходство в молекулярной

организации генома даже у систематически отдаленных организмов. Э.А. Гилева [46] обращает внимание и утверждает, что стабильности эукариотической хромосомы в ходе эволюции противопоставлены конкретные цитогенетические характеристики, обнаруженные у представителей эукариот. Можно заметить, что эти особенности являются частными и конкретными для каждой группы (что еще важнее), но не являются уникальными: они могут наблюдаться у филогенетически совсем отдаленных организмов [119, 2, 48, 46 и др.]. Э.А. Гилева [46] приводит в своей работе следующие примеры: «резкое увеличение количества генетического материала за счет полиплоидизации или иных механизмов у высших растений и низших позвоночных [106, 201]; независимая гетероморфизация половых хромосом у многих эукариот [46]; препятствующая появлению G-исчерченности высокая конденсированность хроматина у высших растений и амфибий и, видимо, у прямокрылых насекомых» [46]. По мнению этих авторов, такие схождения признаков и особенности могут быть связаны с эволюционным процессом у многоклеточных животных и растений. Эволюция шла по направлению реализации широких структурно-функциональных возможностей, для сохранения изначально присущих только хромосоме эукариот, общего плана строения и функций.

По мнению Э.А. Гилевой [46] эволюционную трансформацию претерпела не организация хромосомы, а организация кариотипа. Под развитием хромосом понимаются процессы, которые связаны с трансформацией взаимного расположения отдельных участков генома и на цитологическом уровне приводят к изменению количества хромосом и их формы, а также процессы, вызывающие изменения абсолютного и относительного количества эухроматина и гетерохроматина, также изменения количества и расположения ядрышковых организаторов.

Она считает, что вопрос о дифференциальной окраске хромосом может меняться без перемещения хроматина, остается пока дискуссионным и неясным. Таким образом, понятие «хромосомная эволюция», по мнению этого же автора, используется как синоним понятия «эволюция хромосомных наборов», причем

эволюционными считаются лишь те изменения, которые сопровождают видообразование и возникновение высших таксонов. Внутривидовая изменчивость перечисленных цитогенетических характеристик обозначается термином «хромосомная изменчивость», но этот термин, как отмечает Э.А. Гилева [46], довольно часто (особенно, в англоязычной литературе) применяется для описания межвидовых характеристик и различий кариотипов, что частично связано с существованием форм, имеющих неопределенный таксономический статус – видов *in status nascendi* и «полувидов» и т.д.

Для исследования внутривидовой хромосомной изменчивости она предлагает выделить два класса и феномен: внутривидовой полиморфизм и географическую (межпопуляционную) изменчивость. По мнению Э.А. Гилевой [46] последние два термина отражают существенно разные процессы, протекающие внутри вида, но возникающие на основе спонтанных мутаций, т.е. одинакового эволюционного материала. Вышеприведенный автор считает, что исследователям необходимо четко различать внутривидовой полиморфизм и географическую изменчивость.

Как отмечают Э.А. Гилева [46], Е.Ю. Иваницкая [74] и другие, внутривидовая изменчивость хромосомных наборов наблюдается почти во всех достаточно хорошо и полно изученных в цитологическом отношении группах организмов, хотя истинная частота ее встречаемости, по-видимому, остается неизвестной и, скорее всего, заниженной, поскольку большая часть кариотипов изучена исследователями лишь с помощью методов, обладающих низкой разрешающей способностью. Они также считают, нередко уровень внутривидовой хромосомной полиморфизма занижен, или не выявлен, особенно в тех случаях, когда видовой кариотип описывается исследователями на основании его изучения у единичных особей. Поэтому, для изучения этого явления необходимо проводить кариотипирование большого количества особей (несколько десятков) из каждой природной популяции.

Исходя из вышеизложенного, нами приводится анализ всего имеющегося фактического материала, а также литературных сведений по географической и

внутрипопуляционной изменчивости кариотипа представителей рукокрылых Северного Кавказа.

4.3. Соотношение морфологической и хромосомной изменчивости представителей отряда Chiroptera в условиях гор Северного Кавказа

На данном этапе кариологических исследований известны хромосомные наборы более 2-х тысяч видов и форм млекопитающих, в том числе около 30 видов и подвидовых форм летучих мышей Северного Кавказа [60].

Среди которых выявлен меж- и внутрипопуляционный полиморфизм у 17-20% кариотипов у млекопитающих Кавказа. Видимо, эти данные занижены, так как в большинстве случаев исследования нами и другими кариологами были проведены с помощью рутинной окраски хромосом, хотя исследованию подверглось и большое число особей, происходящих обычно из нескольких разобщенных точек (популяций).

Между тем, привнесение в цитогенетику методы дифференциальной окраски подтвердили, ранее существовавшее суждение о том, что основными типами хромосомных перестроек, участвующих в эволюции кариотипов и формообразовании систем внутривидовой изменчивости у млекопитающих, в том числе рукокрылых, являются транслокации типа робертсоновских и тандемных слияний и диссоциаций, перицентрические инверсии и деламинации или добавки гетерохроматиновых плеч, т.е. перестройки, обнаруживаемые, как правило и при рутинной окраске [107, 153, 154, 59, 46 и др.]. По мнению этих авторов, хотя различные мутационные перестройки (парацентрические и часть перицентрических инверсий) невозможно обнаружить с помощью рутинной окраски хромосом, но изменчивость диплоидного числа ($2n$) и числа хромосомных плеч (NF), а также морфологию гетерохромосом (XY) можно определить с помощью этого метода и использовать в первом приближении, как характеристику внутривидовой изменчивости хромосомных наборов. Но нужно иметь ввиду, что оценка ее частоты будет, видимо, несколько занижена.

Кроме того, данная гипотеза остается дискуссионной до настоящего времени из-за недостаточного фактического материала в этой области сравнительной морфологии и цитогенетики млекопитающих, особенно по рукокрылым [74]. По мнению этого автора, она зависит от многих факторов, но в основном зависит от конкретных хромосом к различным перестройкам, т.е. наличие внутренних факторов, влияющих на их ограничение или расширение ее действий. Аналогичную гипотезу высказывают и другие цитогенетики [46, 59, 26 и многие другие].

Анализ научной литературы и собранного нами фактического материала по рукокрылым Кавказа, выявил некоторые различия времени трансформации морфологических показателей и кариологических данных, т.е. морфологическая дивергенция сопровождается хромосомными перестройками, однако отмечает, что время морфологических преобразований совпадают с таковым в эволюции кариотипа.

В таблице 1 приведены материалы, позволяющие сопоставить уровень хромосомной и морфологической дифференциации внутривидовых групп рукокрылых Северного Кавказа. Учитывая методические рекомендации Э.А. Гилевой [46], а также трудности, возникающие при сопоставлении различных классификаций (морфологическая и хромосомная), в этой таблице мы приводим материалы по средним значениям морфофизиологических показателей групп популяций, подвидов и форм рукокрылых Северного Кавказа в сравнительном аспекте с их цитогенетическими данными ($2n$, NF , морфология гетерохромосом). В предпоследней графе таблицы дана качественная (визуальная) оценка соответствия хромосомной и морфологической дивергенции, в основном по материалам автора, а также в отдельных случаях они принадлежат авторам цитируемых работ.

Для избегания тенденциозности в подборе материала, мы включили в сравнение все кариологически изученные группы рукокрылых Северного Кавказа.

Как видно из материалов табл. 1, хромосомная и морфологическая изменчивость соответствует у 37,5%, а частично выявлено у 25% от общего числа

изученных видов рукокрылых. Заметное соответствие морфологической и цитогенетической дивергенции выявлено у 37, 5% видов рукокрылых.

Таблица 1

Сопряженность морфологической и хромосомной изменчивости у близких форм рукокрылых Северного Кавказа

N N n/ n	Вид, подвид	Хромосомная изменчивость	Морфологическая изменчивость	Оценка соответ- ствия 3 и 4 графы	Источник
1	2	3	4	5	6
1.	<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	По кариотипу подвиды не различаются, т.е. они не подвержены полиморфизму на Кавказе и за его пределами	Географическая изменчивость вида на территории Кавказа и СНГ разработана неудовлетворительно	-	Кузякин, 1950; Фаттаев, 1978; Дзуев, 1995
2	<i>Rh. mehelyi</i>	Кариотипический и мономорфный вид на Кавказе (2n=58, NF=60)	На территории Кавказа не удается выделить подвиды, т.е. географические формы	+	Кузякин, 1950; Фаттаев, 1978; Дзуев, 1995; Павлинов и др., 2002
3	<i>Rh. hipposideros</i>	Хромосомный набор не подвержен оптически видимой географической и популяционной изменчивости	Описаны три слабо различающихся подвида на территории бывшего Союза	-	Кузякин, 1950; Громов и др., 1963; Фаттаев, 1978; Дзуев, 1995
4	<i>Myotis blythii</i>	Все виды этого рода (<i>Myotis</i>) кариотипический и не различаются как при рутинной, так и при дифференциальной окрасках	Виды рода <i>Myotis</i> заметно (резко) отличаются, но выделение внутривидовых таксонов фактически не удается	-	Кузякин, 1950, 1980; Громов и др., 1963; Фаттаев, 1978; Дзуев, 1995; Павлинов и др., 2002; наши данные

N N n/ n	Вид, подвид	Хромосомная изменчивость	Морфологическая изменчивость	Оценка соответ ствия 3 и 4 графы	Источник
1	2	3	4	5	6
		хромосом (2n=44, NF=50)			
5	<i>Plecotus macrobullaris</i>	По кариологическ им данным монотипически й род (2n=32, NF=50)	По экстерьерным и краниологическим признакам виды рода плохо разли чаются, соответ ственно не представляется возможным выде ление подвидов	+	Кузякин, 1950; Громов и др., 1963; Дзуев, 1995, 1998; наши данные
6	<i>Myotis mystacinus</i>	Кариотип не подвержен опти-чески видимой географическо й и популяционной изменчивости	Морфологически весьма изменчивый вид, на территории бывшего Союза описано от 3 до 8 подвидов	-	Кузякин, 1950; Громов и др., 1963; Фаттаев, 1978; Дзуев, 1995, 1998; наши данные
7	<i>Pipistrellus kuhlii</i>	Во всех исследованных популяциях и у отдельных особей 2n=44, NF=50	Какие-либо различия между особями из различ ных географичес ких пунктов Кав каза не выявлены	+	Фаттаев, 1978; Рахматулина, 1983; Дзуев, 1995, 1998; наши данные
8	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	Кариотипическ и мономорфный вид	Морфологическая изменчивость наиболее заметно выражена по окраске меха, кра ниометрическим показателям черепа	-	Кузякин, 1950; Фаттаев, 1978; Рахматулина, 1983; Дзуев, 1998; наши данные

*Знак «+» означает наличие соответствия между хромосомной и морфологической дифференциацией; знак «-» - отсутствие соответствия между этими параметрами.

Кариологический анализ представителей отряда Chiroptera Северного Кавказа, проведенный нами и другими териологами, с учетом высотно-поясной структуры горных экосистем в различных частях Северного Кавказа, показал, что по всем изученным видам отсутствует внутрипопуляционный оптически видимый хромосомный полиморфизм как по 2n, так и по гетерохромосомному комплексу.

Между тем, выявлена заметная морфологическая изменчивость по изученным нами и другими териологами параметрам тела и черепа почти у всех исследованных к настоящему времени видов рукокрылых [92, 49, 144, 63-69 и др.]

Большинство видов *Chiroptera*, в том числе и северокавказских, ведут колониальный образ жизни. Это, в свою очередь обуславливает все изученные нами в пределах Северного Кавказа ряд особенностей социальной иерархии популяций. На нее определенное влияние высота местности, на которой обитает популяция (колония), образ жизни – оседлый или перелетный, репродуктивная стратегия. По нашему мнению, знание образа жизни и особенностей социальной организации того или иного вида летучих мышей, позволяют териологам интерпретировать их хромосомную дифференциацию. Однако, следует отметить, что в группах летучих мышей, имеющих разный таксономический ранг, уровень кариотипической трансформации может быть неодинаков. Например, характерная черта подковоносых летучих мышей – это существенные морфологические различия между видами и совершенно аналогичные наборы хромосом ($2n=58$, $NF=64$). Исключение составляет малый подковонос: $2n=56$; $NF=64$ [154, 59, 60 и др.].

Аналогичную картину мы обнаружили, сравнивая друг с другом представителей семейства гладконосых летучих мышей. Так, виды родов *Myotis* и *Pipistrellus* в соматических клетках имеют 44 хромосомы при $NFa=50$, т.е. являются кариологически мономорфными. В то время, как для представителей других трех родов этого семейства показана вариация хромосомных чисел от 32 до 50. Внутрипопуляционный и межпопуляционный полиморфизм с учетом градиента высоты местности у кариологически изученных видов летучих мышей Кавказа нами и другими кариологами не обнаружен.

Таким образом, анализ имеющихся к настоящему времени данных дает возможным утверждать, что в целом для представителей отряда *Chiroptera* Кавказа, в том числе Северного Кавказа необнаруживается некоторая существенная взаимосвязь между хромосомной дифференциацией,

особенностями их высотного распространения с морфологической трансформацией у исследованного животного региона.

4.4. Некоторые особенности кариотипической эволюции гладконосых летучих мышей в горах Северного Кавказа

К настоящему времени исследователями собран достаточно обширный материал по этому вопросу роли хромосомного полиморфизма и хромосомных мутаций в формировании репродуктивной изоляции, но нет одного мнения о путях кариологических изменений. Большинство исследователей ведущая роль в эволюции кариотипа *Mammalia* отводится робертсоновским перестройкам и изменению положения гетерохроматиновых участков хромосом [25, 26, 107, 154, 6, 191, 177, 186 et al.].

И.Б. Тодд [199, 200], на основе изучения палеонтологических и зоогеографических данных у псовых и парнокопытных пришел к заключению, что в цитогенетической эволюции млекопитающих преобладает разделение двуплечих хромосом. Изучая кариотипическую эволюцию в конкретных группах Р.И. Дзуев [59], И.В. Картавцева, К.В. Коробицына, [80, 81] допускают оба варианты изменений кариотипа у млекопитающих.

Эволюция кариотипа не только летучих мышей, но и млекопитающих в целом в условиях гор Северного Кавказа специальных исследований не было проведено. Есть ряд региональных работ местных териологов по данному вопросу [76, 146, 153, 100, 95, 59, 60, 157, 10, 11 и др.]. При сравнении наших данных, полученных как с помощью рутинной, так в ряде случаев дифференциальной окраски хромосом мы попытались выявить возможные пути кариотипической эволюции изученных видов гладконосых летучих мышей. Видимо, кожан поздний (*Eptesicus serotinus*) характеризуется наиболее примитивным кариотипом. В его диплоидных клетках все аутосомы представлены акроцентрическими элементами $2n=50$, $NF=52$. Этот кариотип близок к таковому «предковой» формы. М.Д. Фаттаев [153], изучивший дифференциально окрашенные хромосомы

Vespertilionidae на территории Азербайджана и выявивший гомологию ряда из них, высказал предположение, что в кариотипе предковой формы все хромосомы по своей морфологии были акроцентриками, их перестройки дали современное разнообразие кариотипов представителей данного семейства. Как отмечено выше, в кариотипах подковоносых летучих мышей ($2n=58$, $NF=60$) содержатся три пары крупных метацентриков. Также сопоставили основные числа хромосом этих видов с «предковым» – это позволило объединить наше мнение с мнением Е. Капанна и М.В. Цивители [177, 153, 154, 68], что эти пары метацентрических хромосом образовались за счет робертсоновской транслокации из разных пар хромосом «предкового» кариотипа. В процессе исследования нами проведено сопоставление основного числа плеч хромосом у трех видов гладконосых летучих мышей (*Pipistrellus kuhlii*, *Pipistrellus nathusii* и *Pipistrellus pipistrellus*) с «предковым» видом. Показано, что все три типа в идиограммах кариотипа содержат три пары крупных метацентрических хромосом, при $2n=42-44$, а $NF_a=60$, которые образовались за счет робертсоновской транслокации, произошедшей у «предкового» вида. Это подтверждается сходством G-исчерченности первой-третьей пар двуплечих хромосом нетопырей *Pipistrellus kuhlii*, *Pipistrellus nathusii* и *Pipistrellus pipistrellus* и ряда акроцентрических элементов хромосомного набора кожана позднего [153, наши данные] и является доказательством предположения, высказанного ранее Е. Капанна и М.В. Цивители [177]. Мы выявили следующую вероятную схему эволюции кариотипа этого семейства, которая не совсем схожа со схемой, составленной А.П. Кузьякиным [92] на основании данных по морфологии, но схожа с такой же схемой, выстроенной для этого семейства Е. Капанна и М.В. Цивители [177], М.Д. Фаттаевым [153], Р.И. Дзуевым [59] (рис. 23).

Построенная схема может быть не полной и показывает лишь один из возможных путей филогенетического развития гладконосых летучих мышей, на основе полученных данных по рутинной и дифференциальной окраскам хромосом.

По нашим данным и как показано на схеме (рис. 23), наиболее «архаичный» кариотип имеют представители рода *Eptesicus*, хромосомный набор *Eptesicus serotinus* содержит только акроцентрические аутосомы. Поэтому на схеме этот род стоит на низшей ступени генеалогического древа этого семейства. В порядке увеличения количества двуплечих хромосом на следующих ступенях находятся роды *Barbastella* и *Plecotus*.

Внутри этого семейства наблюдается стабильность кариотипа. Однако, обнаруживаются внутренние факторы, провоцирующие мутации или ограничивающие ее. Отметим, что в родах *Myotis*, *Pipistrellus*, *Nyctalus*, *Plecotus* и *Vespertilio* семейства *Vespertilionidae* присутствует маркерная маленькая субметацентрическая пара хромосом.

Как показали результаты исследования цитогенетических параметров восьми видов *Vespertilionidae*, проведенных нами и другими исследователями [177, 153, 59, 60] число хромосом в диплоидном наборе варьирует незначительно и составляет 32-50 при $NF_a = 48-50$.

Роды *Myotis*, *Pipistrellus*, *Nyctalus*, *Plecotus*, *Vespertilio*, *Eptesicus* характеризуются еще наличием маркерной пары субметацентрических хромосом малого размера. Все это позволяет нам говорить о высокой гомологии кариотипов представителей разных родов семейства *Vespertilionidae*, а также замедленных темпах эволюции кариотипов гладконосых лтучих мышей. В целом, полученные нами данные, позволяют поддержать гипотезу монофилетического происхождения *Vespertilionidae*.

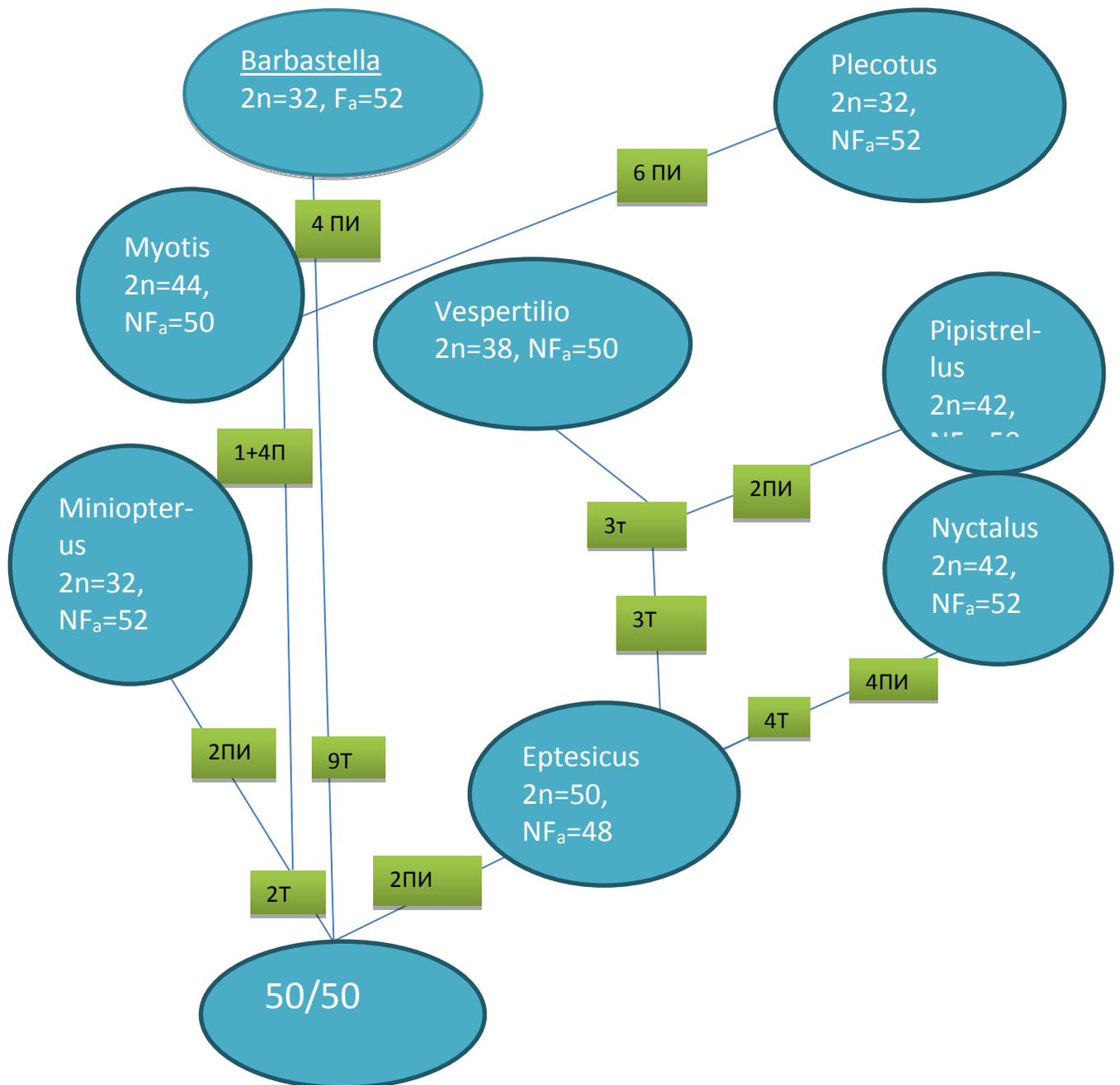


Рис.23. Вероятная схема пути эволюции хромосомного набора родов из семейства Vespertilionidae по литературным и нашим данным. Число транслокаций и перичентрических инверсий указаны цифрами.

ПИ-перичентрическая инверсия, Т- транслокация.

ГЛАВА V. ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ТЕЛА И ЧЕРЕПА ИССЛЕДОВАННЫХ ВИДОВ РУКОКРЫЛЫХ

На протяжении более чем 250-летней истории исследования млекопитающих Кавказа, териологи всегда уделяли значительное внимание изучению различных аспектов географической и популяционной изменчивости.

Масштабы важности этой проблемы на современном этапе только возросли. Это обусловлено необходимостью совершенствования стратегии и тактики охраны биоресурсов и биологического разнообразия уникальных экосистем горной системы Кавказа. В большинстве случаев были описаны виды эндемичные для териофауны Кавказа, или те, большая часть ареалов которых находится в данном регионе. Например, неожиданные результаты нами и нашими коллегами были получены по следующим родам: *Talpa* [55, 59, 73, 16], *Crocidura* [57], *Pitymys* [76, 157, 11], *Sicista* [134, 135, 136, 57, 59].

Видимо, аналогичные результаты можно ожидать и по ряду других групп млекопитающих Кавказа, особенно по представителям *Muridae*, *Vespertilionidae*, *Cricetidae*. В частности, об этом свидетельствуют данные молекулярно-генетических исследований представителей отряда *Insectivora*, полученные Е.Д. Землемеровой [73], А.А. Банниковой [16].

Описание нового вида, по нашему мнению, это лишь начало исследования. Затем начинается всестороннее его изучение. Чтобы познать изменчивость вида необходимо сопоставить различные цитогенетические, морфологические, географические, экологические и другие параметры и на этой основе, говорить об управлении численностью, сохранении генетических ресурсов, биоразнообразия.

Для более полной характеристики всего диапазона видовых параметров, в том числе и размаха внутривидовой изменчивости, на Северном Кавказе имеются благоприятные условия. Такой предпосылкой А.К. Темботов и др. [146], считают сложную высотно-поясную структуру горных ландшафтов, разнообразное сочетание природных и антропогенных факторов. По их мнению,

это позволяет на основе сравнительного анализа выявить довольно объективный «портрет», определить экологическую нишу каждого вида, соответственно и оценить ресурсный потенциал.

Видимо, к сказанному можно добавить, что история формирования живой природы Северного Кавказа, как и всего Кавказа, глубоко самобытная и древняя, а степень эндемизма фауны и флоры значительно выше, чем это было принято до недавнего времени, [146, 59] и поэтому можно согласиться с мнением, что важной региональной проблемой является изучение полного спектра изменчивости всех параметров вида в условиях трехмерного пространства гор Кавказа, в том числе Северного Кавказа.

На наш взгляд, для выявления механизмов внутривидовой изменчивости млекопитающих в условиях трехмерного пространства гор Северного Кавказа, весьма удобны представители семейства Vespertilionidae.

Наибольшее число видов этого семейства, как известно, относится к группе широко распространенных млекопитающих, которые встречаются в различных ландшафтах и вариантах поясности, имеются также узкоареальные виды, встречающиеся строго в определенных ландшафтах.

Исходя из вышеизложенного, а также из-за отсутствия в научной литературе данных по особенностям морфометрической изменчивости параметров тела и черепа представителей этого семейства, нами сделана попытка частично восполнить этот пробел в изучении гладконосых летучих мышей северного макросклона Центрального Кавказа.

5.1. Ночница остроухая– *Myotis blythii* Tomes, 1857

Диагноз: окраска двухцветного меха спины серовато-палевая, у половозрелых особей с преобладанием палевых, у молодых – серых оттенков. Нижняя сторона грязно- или серо-белесая. Для взрослых живых особей характерно наличие тёмно-бурых, а иногда голых плечевых пятен. Голые части ушей и летательных перепонки буроватые или палево-серые.

Размеры тела. Одна из наиболее крупных гладконосых летучих мышей Северного Кавказа – длина тела – 66,0-82,4 мм; длина предплечья – 53,5-64,9 мм; высота уха – 18,3-25,0 мм, высота козелка – 8,0-14,2 мм; длина хвоста – 43,7-66,0 мм, масса тела ночниц остроухих в весенне-летний период – 16,0-29,0 г (n=41 экз.). Материалы по промерам тела приведены в табл. 2.

Масса тела. По полученным нами данным, масса тела самцов и самок несколько отличаются. Достоверное различие по этому признаку в изученной популяции остроухой ночницы составляет 2,8. По данным таблицы 2, среднее значение массы тела у самцов составляет $M=21,0$ г (16,0-29,0), у самок $M=18,7$ г (17,0-23,0). Индивидуальная изменчивость у самцов наиболее высока и составляет 16,6%, а у самок ниже 10,1%.

Литературные сведения для оценки внутривидовой изменчивости массы тела недостаточны, а именно данные по летнему сезону. Выявленные нами пределы внутривидовой изменчивости не выходят за пределы литературных данных для популяций, где указаны возраст зверьков и время добычи [92, 93, 49, 112 и др.].

Длина тела. Данные по длине тела центральносеверокавказской популяции ночницы остроухой в летний период (июль-август) отражены в табл.2. В среднем этот параметр у самцов составляет 68,9мм (66,0-82,4), у самок – 64,7мм (60,2-79,5). Значения коэффициента вариации у обоих полов не превышают 10%-6,0% у самцов и 9,8% у самок. По данному параметру достоверные половые различия ($t=2,6$)

В определителях по млекопитающим [92, 93, 49, 143, 148] приводятся для центральносеверокавказской популяции ночницы остроухой пределы изменчивости длины тела (для самцов и самок вместе) от 65 до 89 мм, в среднем – 68 мм.

Таблица 2

Масса (г) и промеры тела (мм) центральносеверокавказской популяции
ночницы остроухой

№	Промеры	пол	n	Limit	M	Cv	m	t
1.	2	3	4	5	6	7	8	9
2.	Масса тела	♂ ♂	21	16,0-29,0	21,0	16,6	0,7	2,8
		♀ ♀	20	17,0-23,0	18,7	10,1	0,4	
3.	Длина тела	♂ ♂	21	66,0-82,4	68,9	6,0	0,9	2,6
		♀ ♀	20	60,2-79,5	64,7	9,8	1,4	
4.	Длина хвоста	♂ ♂	21	45,7-66,0	55,6	10,6	1,3	0,7
		♀ ♀	20	43,7-63,4	56,3	9,4	1,2	
5.	Длина предплечья	♂ ♂	21	53,5-62,6	57,7	4,1	0,5	4,7
		♀ ♀	20	56,8-64,9	61,0	3,6	0,5	
6.	Высота уха	♂ ♂	21	18,3-25,0	21,2	6,6	0,3	0,25
		♀ ♀	20	19,1-25,0	21,3	7,5	0,3	
7.	Высота козелка	♂ ♂	21	8,0-11,3	9,2	11,6	0,2	1,3
		♀ ♀	20	8,0-14,2	9,7	13,4	0,3	

Как видно из вышеизложенного нашего материала, длина тела ночницы остроухой полностью соизмерима с данными, имеющимися в научной литературе.

Длина предплечья. Как видно из табл.2, длина предплечья, в исследуемой популяции ночницы остроухой в летний период у самцов в среднем составляет 57,7 мм (limit 53,0-62,6 мм), у самок соответственно M=61,0 (limit 56,8-64,9 мм). По данному параметру выявлены значительные половые различия (t=4,7). Индивидуальная изменчивость у самцов невысока и составляет 4,1 %, а у самок, еще ниже – 3,6% (табл.2.).

Длина хвоста. По длине хвоста не выявлена внутривидовая изменчивость t=0,7. по данному параметру средние показатели у самцов

составляют $M=55,6$ мм (45,6-66,0), у самок $M=56,3$ мм (43,7-63,4). У самцов коэффициент вариации по длине хвоста составляет 10,6%, у самок 9,4%.

А.П. Кузякин [92], А.К. Темботов [142, 143], Ф.А. Темботова [148] приводят данные для популяции ночницы остроухой из Российского Кавказа: длина хвоста для обоих полов 45 – 65 мм ($M=55,7$ мм). Как видно из табл.2, пределы изменчивости длины хвоста ночницы остроухой из северного макросклона Центрального Кавказа укладываются в пределы, описанные в определителях млекопитающих.

Высота уха. Из приведенных материалов табл.2, видно, что по высоте уха не выражен половой диморфизм в исследуемой популяции ночницы остроухой ($t=0,25$). Средние показатели самцов и самок практически равны ($M=21,2$ и $21,3$ мм соответственно). Размах изменчивости составляет от 18,3 до 25,0 мм.

Высота козелка и его форма. Как считают многие териологи [92, 93, 49, 156] и показывают наши данные, высота и форма козелка – это один из наиболее используемых в целях диагностики признаков гладконосых летучих мышей. Внутрипопуляционная изменчивость по высоте козелка не достигает достоверных значений у зверьков из центральносеверокавказской популяции ночниц остроухих. У исследованных нами из данной популяции экземпляров, этот параметр составляет: у самцов $M=9,2$ мм (8,0-11,3мм), у самок – $M= 9,7$ мм (8,0-14,2мм).

Невозможно соизмерить наши данные по высоте козелка с литературными, поскольку в более ранних изданиях фактически отсутствуют сведения о величине этого параметра. Более того, порою невозможно дифференцировать сведения, касающиеся молодых особей, от таковых для половозрелых (взрослых).

Как известно, во всех определителях фауны млекопитающих особое внимание авторы обращают на промеры и структуру черепа [105, 92, 49, 20, 66, 112, 148].

Исходя из этого, нами сделана попытка определить систематический вес 12-ти промеров черепа. По данным табл.3 (рис.24), средние показатели общей длины черепа у самцов 22,5 мм (21,9-23,6мм), а у самок – 22,4 мм (22,1-23,1мм).

Коэффициент вариации составляет у самцов 1,7%, а у самок 2,8%. Половые различия по общей длине черепа не выявлены ($t=0,8$).

Таблица 3

Краниометрические показатели центрально-северокавказской популяции
ночницы остроухой

№	Промеры	пол	n	Limit	M	Cv	m	t
1	2	3	4	6	7	8	9	10
1.	Общая длина черепа	♂♂	21	21,9-23,6	22,5	1,7	0,09	0,8
		♀♀	20	22,1-23,1	22,4	1,7	0,09	
2.	Кондилобазальная длина черепа	♂♂	21	20,6-21,9	21,4	1,4	0,06	0,0
		♀♀	20	20,3-22,3	21,4	2,8	0,10	
3.	Высота черепа	♂♂	21	9,1-10,8	9,8	4,08	0,09	1,6
		♀♀	20	8,7-10,9	9,6	4,1	0,09	
4.	Скуловая ширина	♂♂	21	13,3-15,1	14,1	2,8	0,09	1,6
		♀♀	20	12,8-14,3	13,9	3,3	0,09	
5.	Ширина затылочной части черепа	♂♂	21	10,1-11,4	10,4	3,1	0,06	1,4
		♀♀	20	9,9-10,8	10,5	2,4	0,05	
6.	Ширина мозговой капсулы	♂♂	21	9,4-10,3	9,8	2,4	0,05	0,1
		♀♀	20	9,4-10,4	9,7	2,6	0,05	
7.	Межглазничная ширина	♂♂	21	5,1-5,9	5,4	3,8	0,04	1,6
		♀♀	20	5,1-5,9	5,3	4,1	0,05	
8.	Ширина лицевой части	♂♂	21	6,2-7,9	6,8	7,2	0,10	0,7
		♀♀	20	5,8-7,4	6,7	6,4	0,10	
9.	Длина верхнего ряда зубов	♂♂	21	10,6-11,7	11,1	2,7	0,06	1,0
		♀♀	20	10,5-12,1	11,0	3,8	0,09	
10.	Длина нижнего ряда зубов	♂♂	21	10,7-11,9	11,2	3,2	0,08	0,0
		♀♀	20	10,6-12,1	11,2	3,7	0,09	
11.	Длина нижней челюсти	♂♂	21	17,1-18,3	17,5	2,1	0,08	1,0
		♀♀	20	17,1-18,3	17,4	1,8	0,07	
12.	Ширина носовой капсулы	♂♂	21	5,7-6,5	6,1	4,1	0,05	0,0
		♀♀	20	5,4-6,6	6,1	5,1	0,06	

Прежде всего, по нашим данным (табл.3), обращает на себя внимание незначительное варьирование изученных показателей черепа между самцами и самками ($t < 2$). Близки между собой и показатели индивидуальной изменчивости.

Так, коэффициент вариации (C_v) по 12 изученным параметрам черепа у самцов составляет 1,4-7,2%, а у самок – 0,4-6,4%.

В научной литературе фактические данные по общей длине черепа ночницы остроухой касаются лишь европейской и переднеазиатской популяции, что касается центральносеверокавказской популяции, то данные фактически отсутствуют.

Кондилобазальная длина черепа. Общеизвестно систематико-таксономическое значение этого признака для млекопитающих, в том числе и рукокрылые. Данные по кондилобазальной длине черепа приводятся во всех отечественных и зарубежных определителях, а также в крупных монографических работах. Исходя из этого, нами ниже дается ее анализ с учетом пола у половозрелых зверьков.

Внутрипопуляционная изменчивость этого промера у ночницы остроухой в общих чертах сопоставима с таковой по общей длине черепа (табл. 3).

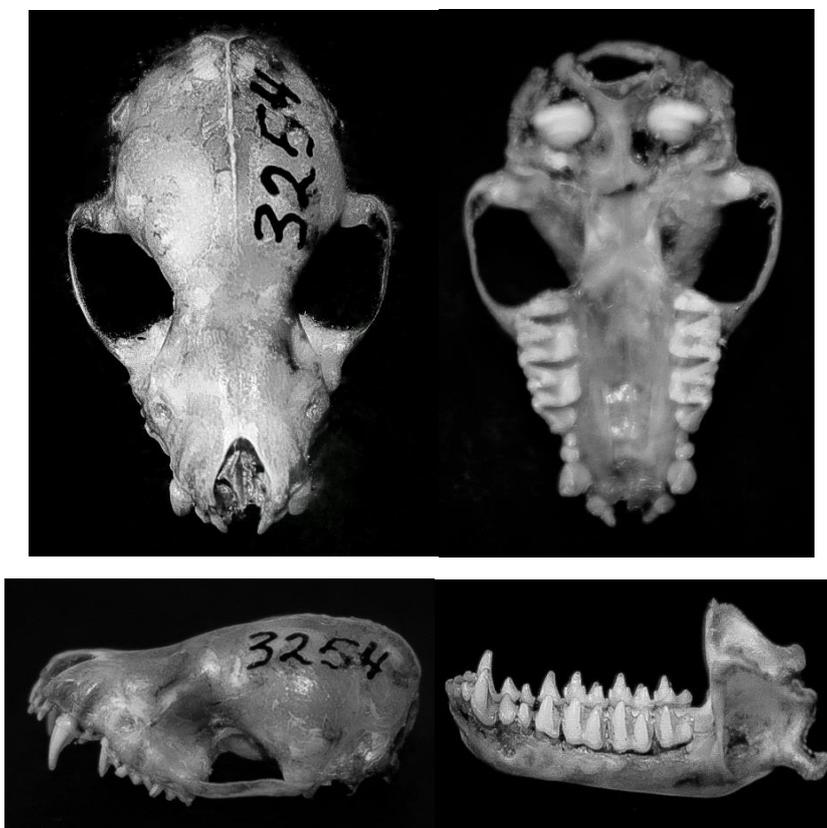


Рис. 24. Череп ночницы остроухой *Myotis blythii*

Половой диморфизм отсутствует ($t=0$); коэффициент вариации у обоих полов фактически одинаков и составляет у самцов 1,4%, а у самок – 0,4% (табл.3). У центрально-северокавказской популяции ночницы остроухой кондиллобазальная длина черепа у самцов и самок в среднем составляет $21,4 \pm 0,06$ мм.

По остальным промерам черепа зверьки ночницы остроухой из центральносеверокавказской популяции, как видно из табл.3, показывают схожую с вышеприведенными параметрами черепа картину. В этой связи, мы не показываем их анализ.

5.2. Вечерница рыжая – *Nyctalus noctula* Schreber, 1774

Диагноз: мех относительно низкий, плотно прилегающий к телу, у взрослых более шелковистый. Окраска меха подвержена географической, половой, и возрастной изменчивости. В весенне-летний период общий тон меха спинной стороны тела у взрослых особей заметно яркий палево-рыжеватый, а осенью тёмно-коричнево-бурый. Брюшная сторона тела окрашена несколько светлее, чем верхняя. На верхней стороне тела основания волос немного светлее коротких вершинок и хорошо заметны. Летательные перепонки и голые части ушей тёмно-бурые. Достаточно крупные рамеры тела, по сравнению с другими представителями летучих мышей на Северном Кавказе.

Размеры тела. Длина тела без учета пола 65,4-81,5 мм ($M=75,5$ мм); длина хвоста – 35,3-58,1 мм ($M=47,9$); длина предплечья – 49,8-58,3 ($M=53,8$); высота уха – 14,4-19,5 мм ($M=16,8$); высота козелка – 4,5-7,3 мм ($M=5,6$), масса тела – 20,8-33,9 мм ($M= 26,2$), $n=39$ экземпляров. Данные по промерам массы тела с учетом пола в весенне-летний период приводятся в таблице 4.

Масса тела. Как видно из таблицы 4, средняя масса тела у самцов и самок одинаковая и составляет 26,2 г. Масса тела варьирует у самцов от 18,5 до 34,5 г, а у самок 23,0-33,2 г. Соответственно индивидуальная изменчивость у самцов более выражена ($C_v=16,9\%$), а у самок она несколько ниже ($C_v=11,0\%$). Достоверные

различия между самцами и самками по массе тела в изученной популяции вечерницы рыжей отсутствует.

Наши данные по массе тела невозможно соизмерить с литературными, так как в старых [92, 143, 144] и современных [112, 148] работах они фактически не приводятся. Более того в научной литературе нередко сведения о рыжей и малой вечерницах даются совместно (например, монографическая работа Н.К. Верещагина [23]. Это обусловлено тем, что невозможно, отдифференцировать вечерницу рыжую, особенно молодых особей, от вечерницы малой.

Длина тела. По полученным нами данным (табл.4) длина тела изученных зверьков рыжей вечерницы из центральносеверокавказской популяции, в среднем составляет у самцов 74,5 мм (64,1-81,0), у самок – 76,4 мм (66,6-81,1). Индивидуальная изменчивость по длине тела почти не выражена и у самцов составляет 6,3%, у самок – 4,6%. Половой диморфизм по средним показателям длины тела составляет 1,52.

Для оценки внутривидовой изменчивости, по литературным сведениям, данные по длине тела малопригодны, так как они даются без учета пола.

Таблица 4

Масса (г) и промеры тела (мм) центральносеверокавказской популяции вечерницы рыжей

№	Промеры	пол	n	Limit	M	Cv	m	t
1.	2	3	4	5	6	7	8	9
1.	Масса тела	♂ ♂	19	18,5-34,5	26,2	16,9	1,03	0
		♀ ♀	20	23,0-33,2	26,2	11,0	0,6	
2.	Длина тела	♂ ♂	19	64,1-81,0	74,5	6,3	1,09	1,52
		♀ ♀	20	66,6-81,1	76,4	4,6	0,8	
3.	Длина хвоста	♂ ♂	19	32,5-56,2	48,2	11,6	1,3	0,4
		♀ ♀	20	38,0-60,0	47,5	10,5	1,2	
4.	Длина	♂ ♂	19	49,8-59,9	53,9	4,6	0,5	0,17

	предплечья	♀ ♀	20	49,7-56,7	53,8	2,9	0,3	
5.	Высота уха	♂ ♂	19	14,3-20,5	17,0	10,5	0,4	1,13
		♀ ♀	20	14,5-18,5	16,5	6,9	0,2	
6.	Высота козелка	♂ ♂	19	5,1-7,7	5,9	11,8	0,16	2,4
		♀ ♀	20	3,8-6,9	5,3	16,9	0,2	

Данные с учетом пола, которые приводятся в нашей работе, как диагностический параметр по рыжей вечернице, четко укладываются в пределы, описанные в научной литературе (Кузякин, 1950; Бобринский и др., 1965; Темботов и др., 1984; Павлинов и др., 2002; Темботова, 2015; Дзюев, Хашкулова, 2019).

Длина предплечья. Как отмечено для предыдущего вида, длина предплечья у этой группы млекопитающих имеет высокий диагностический вес. Именно с этим связан тот факт, что во всех определителях млекопитающих как более раннего издания, так и современных, к этому параметру обращаются отечественные и зарубежные систематики при диагностике видов рукокрылых. Видимо, это также связано и с тем, что данный признак у половозрелых зверьков практически не подвержен половозрастной трансформации.

Как видно из материалов табл.4, длина предплечья у самцов в исследуемой популяции вечерницы рыжей варьирует от 49,8 до 59,9 мм (M=53,9), у самок – от 49,7 до 56,7 мм (M=53,8). Внутрипопуляционная изменчивость не достигает нужного предела и по этому параметру тела в исследуемой популяции вечерницы рыжей полового диморфизма нет (табл.4).

Длина хвоста. Изменчивость длины хвоста аналогична таковой длины предплечья (табл.4). В этой связи мы опускаем анализ этого параметра.

Высота уха. Как видно из табл.4, средний показатель высоты уха у самцов составляет 17,0 мм (14,3-20,5), у самок – 16,5 мм (14,2-18,5). Эти данные, прежде всего, обращают на себя внимание незначительным отличием этого показателя между самцами и самками в исследуемой популяции ($t < 2$). В пределах отдельных

половых групп коэффициент вариации по высоте уха (C_v) составляет от 6,9 до 10,5%.

В научной литературе данные по высоте уха даются лишь для зверьков с европейской части ареала, а для аналогичных представителей этого вида на Кавказе они не приводятся.

Высота козелка. Согласно ряду исследований [105, 92, 49, 66, 67, 112, 148] высота козелка для гладконосых летучих мышей – это хороший диагностический параметр, особенно его строение. Исходя из этого, мы решили дать краткую характеристику его строения для зверьков исследуемой популяции. Козелок у всех отловленных животных характерной булавовидной формы, причем стержень ее относительно длинный, а вершинная часть имеет небольшие размеры и овально округленные очертания. Наши данные по высоте козелка у животных из центральносеверокавказской популяции с учетом пола сведены в табл.4. Прежде всего, обращают на себя внимание существенные отличия этого промера между самцами и самками ($t=2,4$). Как видно из табл.4, выявлены следующие пределы изменчивости в этой популяции: самцы – от 5,1 до 7,7 мм ($M=5,9$), а самки – 3,8-6,9 мм ($M=5,3$). Коэффициент вариации с учетом пола составляет от 11,8 до 16,9%.

Полученные нами данные по внутривидовой изменчивости высоты козелка вечерницы рыжей укладываются в пределы, описанные для того вида другими исследователями в условиях Российского Кавказа [105, 92, 63].

Наши данные по краниометрическим параметрам центральносеверокавказской популяции вечерницы рыжей сведены в табл. 5 (рис.25).

Общая длина черепа. Как это видно из табл.5, данный параметр, у половозрелых (взрослых) самцов составляет от 18,4 до 19,9 мм ($M=19,1$), а у самок – от 18,5 до 19,7 мм ($M=19,0$). Половые различия по общей длине черепа зверьков вечерницы рыжей из центральносеверокавказской популяции не достигают достоверного значения ($t<1$). Степень индивидуальной изменчивости по общей длине черепа в исследуемой популяции вечерницы рыжей невысокая и составляет у самцов 2,4%, а у самок – 2,1%.

В своих монографических работах С.И. Огнев [105], А.П. Кузякин [92], А.К. Темботов [142, 143, 145], И.Я. Павлинов [112] и другие не приводят данных по этому признаку для вечерницы рыжей.

Кондилобазальная длина черепа. Данные по кондилобазальной длине черепа, как отмечено, имеют большое значение для систематики млекопитающих, в том числе и представителей рукокрылых. Об этом свидетельствуют материалы, которые приводятся во всех определителях по млекопитающим. Как видно из табл.5, кондилобазальная длина черепа в исследуемой нами популяции вечерницы рыжей составляет в среднем значении у обоих полов 18,9 мм. Индивидуальная изменчивость (C_v) невысокая – 2,6% у самцов и 1,3% у самок. В своих монографических работах С.И. Огнев [105], А.П. Кузякин [93], А.К. Темботов [142, 143, 145] и др. приводят для вечерницы рыжей Северного Кавказа данные, которые соизмеримы с приведенными нами выше.

Таблица 5

Краниометрические показатели (мм) центрально-северокавказской популяции вечерницы рыжей

№	Показатели	пол	n	Limit	M	C	m	t
1	2	3	4	5	6	7	8	9
1.	Общая длина черепа	♂ ♂	20	18,4-19,9	19,1	2,4	0,13	0,5
		♀ ♀	19	18,5-19,7	19,0	2,1	0,09	
2.	Кондилобазальная длина черепа	♂ ♂	20	18,2-20,0	18,9	2,6	0,15	0,0
		♀ ♀	19	18,5-19,2	18,9	1,3	0,05	
3.	Высота черепа	♂ ♂	20	8,0-9,70	8,8	5,1	0,13	0,6
		♀ ♀	19	8,3-9,60	8,7	5,0	0,10	
4.	Скуловая ширина	♂ ♂	20	12,0-13,9	13,1	3,3	0,9	0,0
		♀ ♀	19	12,5-13,6	13,1	2,5	0,07	
5.	Ширина затылочной части черепа	♂ ♂	20	10,6-12,3	11,7	3,9	0,13	1,4
		♀ ♀	19	10,8-12,1	11,5	2,8	0,07	
6.	Ширина мозговой капсулы	♂ ♂	20	9,8-10,4	10,0	1,7	0,05	1,4
		♀ ♀	19	9,6-10,8	9,9	2,6	0,06	

7.	Межглазничная ширина	♂ ♂	20	4,5-5,5	5,3	5,4	0,08	1,25
		♀ ♀	19	5,1-5,6	5,2	2,8	0,03	
8.	Лицевая ширина черепа	♂ ♂	20	7,5-8,7	7,7	4,8	0,13	0,7
		♀ ♀	19	7,3-8,3	7,6	4,0	0,07	
9.	Длина верхнего ряда зубов	♂ ♂	20	7,0-7,4	7,1	2,2	0,07	1,4
		♀ ♀	19	7,0-7,4	7,2	1,6	0,02	
10.	Длина нижнего ряда зубов	♂ ♂	20	7,4-8,5	7,8	3,3	0,07	1,8
		♀ ♀	19	7,7-8,8	8,0	5,1	0,09	
11.	Длина нижней челюсти	♂ ♂	20	13,5-15,4	14,2	4,6	0,19	1,9
		♀ ♀	19	14,0-15,6	14,6	3,2	0,10	
12.	Ширина носовой капсулы	♂ ♂	20	6,6-7,4	6,9	3,4	0,07	1,25
		♀ ♀	19	6,6-7,3	7,0	3,1	0,04	

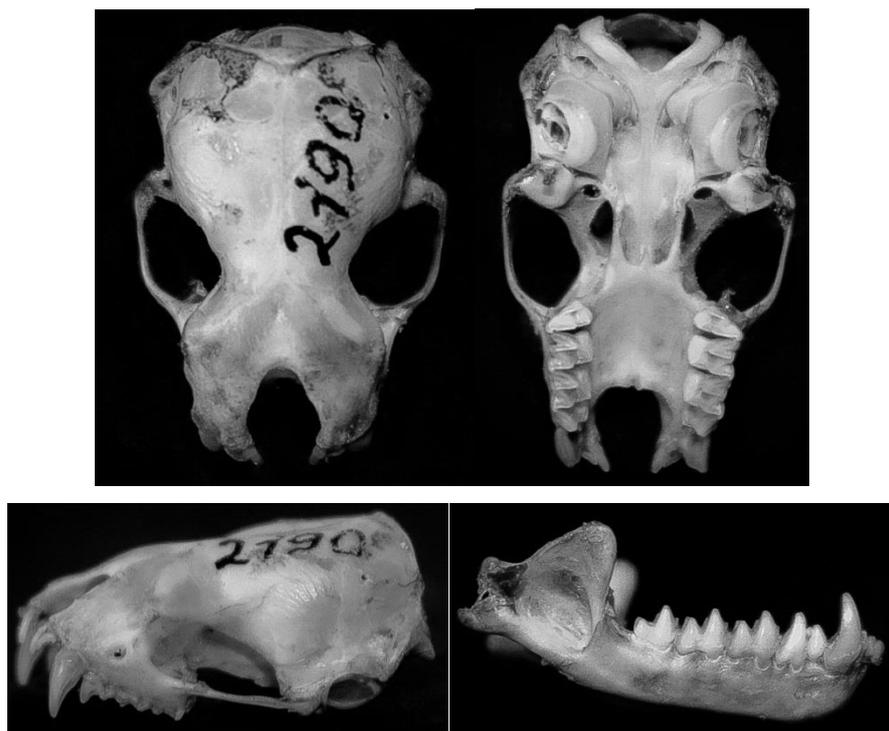


Рис. 25. Череп вечерницы рыжей *Nyctalus noctula*

Как видно из материалов табл. 5, все остальные промеры черепа вечерницы рыжей с северного макросклона Центрального Кавказа иллюстрируют сходную с кондиллобазальной длиной черепа картину. В этой связи, мы опускаем анализ этих 10 промеров черепа.

5.3. Нетопырь-карлик – *Pipistrellus pipistrellus* Schreber, 1774

Диагноз: окраска меха густого относительно низкого и ровного волосяного покрова бледная серовато-палевая у зверьков центральнокавказской популяции. Нижняя сторона окрашена несколько бледнее и тусклее верхней. Основания волос темные черно- или аспидно-бурые. Уши и перепонки серые или темно-бурые. Ухо заметно суженое и закругленное к вершине. Козелок короткий, слегка отклоненный вперед; ширина его на всем протяжении почти одинакова.

Размеры очень мелкие. Длина тела 35,5-50,6 мм; хвоста 23,5-37,0 мм; высота уха – 8,0-12,3 мм; козелка – 3,9–6,9 мм; предплечья – 26,9–35,3 мм. Масса

тела – 3,9-6,3 г. Общая длина черепа – 11,8-14,4 мм; кондилобазальная длина черепа – 11,4-14,0 мм; скуловая ширина черепа – 7,1-8,7 мм; высота черепа – 5,8-6,6 мм.

Таблица 6

Масса (г) и промеры тела (мм) центральносеверокавказской популяции нетопыря-карлика

№	Параметры	пол	n	Limit	M	Cv	m	t
1	2	3	4	5	6	7	8	9
1.	Масса тела	♂ ♂	11	3,9-6,3	4,3	26,9	0,3	1,02
		♀ ♀	9	3,9-6,3	4,7	15,9	0,25	
2.	Длина тела	♂ ♂	11	34,4-51,0	42,7	11,7	1,6	0,4
		♀ ♀	9	36,5-50,2	41,6	10,1	1,5	
3.	Длина хвоста	♂ ♂	11	24,0-34,2	28,6	11,8	1,1	2,3
		♀ ♀	9	23,0-39,8	33,3	14,4	1,7	
4.	Длина предплечья	♂ ♂	11	27,3-33,5	30,5	6,7	0,6	1,5
		♀ ♀	9	26,5-37,0	32,4	8,7	1,0	
5.	Высота уха	♂ ♂	11	8,0-11,4	9,1	12,0	0,3	3,0
		♀ ♀	9	8,0-13,2	10,6	15,1	0,5	
6.	Высота козелка	♂ ♂	11	3,5-5,5	4,1	14,2	0,16	4,3
		♀ ♀	9	4,3-8,2	5,6	19,6	0,3	

Масса тела. По полученным нами данным, масса тела (табл. 6), в изученной популяции нетопыря-карлика у самцов и самок варьирует в одинаковых пределах – от 3,9 до 6,3 г, поэтому $M=4,3$ и $M=4,72$.

Коэффициент вариации по этому параметру у самцов равен 26,9%, у самок несколько ниже и составляет 15,9%. На основании полученных данных выявили отсутствие полового диморфизма ($t=1,02$) по массе тела у нетопыря-карлика. Сведений в научной литературе по массе тела найти не удалось, поэтому о размахе внутривидовой изменчивости говорить пока невозможно.

Длина тела. У центральносеверокавказской популяции нетопыря-карлика на высоте 500 м над уровнем моря (в условиях лесостепного пояса) пределы изменчивости длины тела у самцов 34,4-51,0 мм ($M=42,7$), а у самок – 36,5-50,2 мм ($M=41,6$). Внутрипопуляционная изменчивость по данному параметру не выражена ($t=0,4$). Индивидуальная изменчивость у представителей обоих полов характеризуется близкими значениями C_v : 11,7% у самцов и 10,1% у самок (табл.6).

В научной литературе данные приводятся без учета пола, поэтому они малопригодны для наших исследований [92, 144, 148].

Длина хвоста. Средние параметры длины хвоста у изученной нами центральносеверокавказской популяции нетопыря-карлика равны у самцов 28,6 мм (24,0-34,2), у самок – 33,3 мм (23-39,8). Степень индивидуальной изменчивости составляет у самцов 11,8%, а у самок – 14,4%. Половые различия по данному параметру, хотя не достигают полового диморфизма, но приближаются к достоверному показателю ($t>2$), т.е. самки более длиннохвостые, чем самцы.

А.П. Кузякин [92], А.К. Темботов [142, 145] приводят для северокавказской популяции длину хвоста (для самцов и самок вместе) 23-33мм ($M=30,5$). По данным Р.И. Дзюева [63], этот показатель для описываемого вида равен 37,0-50,0 мм. Как видно из вышеизложенного нашего материала, данные по длине хвоста нетопыря-карлика из центральной части Северного Кавказа полностью соизмеримы с данными научной литературы.

Длина предплечья. По данным табл.6, длина предплечья у центральносеверокавказской популяции нетопыря-карлика равна в среднем у самцов 30,5 мм (27,3-33,5), а у самок – 32,4 мм (26,5-37,0). Половая изменчивость не выражена ($t= 1,5$). Индивидуальная изменчивость по длине предплечья (C_v) особо не выражена и составляет в среднем от 6,7 до 8,7%.

Наши данные по изменчивости длины предплечья нетопыря-карлика из Центрального Российского Кавказа полностью соизмеримы с таковыми, содержащимися в работах А.П. Кузякина [92], А.К. Темботова [142, 145], И.Я. Павлинова и др. [112].

Высота уха. Как видно из таблицы 6, зверьки исследуемой нами популяции нетопыря-карлика, характеризуются следующими значениями: у самцов $M=9,1$ мм (8,0-11,4), самок – $M=10,6$ мм (8,0-13,2). Индивидуальная изменчивость высоты уха нетопыря-карлика наиболее высокая из всех изученных нами промеров тела, и находятся в пределах от 14,2 до 19,6% (табл.6).

Высота уха нетопыря-карлика в условиях северного макросклона российского Кавказа подвержена половой изменчивости ($t=3$).

Высота козелка. Как видно из табл. 7, внутрипопуляционная изменчивость нетопыря-карлика по этому признаку наиболее высокая, различия между самцами и самками достигает достоверного показателя ($t=4,3$). По данным таблицы 6 высота козелка у самцов варьирует от 3,5 до 5,5мм (в среднем 4,1), а у самок соответственно – от 4,3 до 8,2мм (5,6). Индивидуальная изменчивость у самцов составляет 14,2%, а у самок 19,6%.

Данные А.П. Кузякина [92], А.К. Темботова [143], И.Я. Павлинова и др. [126] по высоте козелка нетопыря-карлика соизмеримы с пределами вышеприведенной внутрипопуляционной изменчивости.

Данные по внутрипопуляционной изменчивости промеров черепа нетопыря-карлика, полученные нами, сведены в табл. 7 (рис. 26).

Кондилобазальная длина черепа. По данным табл. 7, средние показатели кондилобазальной длины черепа у самцов и самок равны и доходят до 12,3 мм, а изменчивость варьирует у самцов от 10,9 до 14,6 мм, а у самок – 11,9-13,4 мм. Также в данной исследуемой популяции нетопыря-карлика коэффициент вариации у самцов составляет 8,2%, соответственно у самок – 3,7%. Аналогичную картину внутрипопуляционной изменчивости показывают следующие промеры черепа: общая длина черепа, скуловая ширина, ширина мозговой капсулы, длина нижнего ряда зубов, длина нижней челюсти. В этой связи, мы опускаем их анализ.

Межглазничная ширина черепа. Териологи старшего поколения придавали важное значение межглазничной ширине в диагностике рукокрылых [105, 92 и др.], как одному из эффективнейших диагностических параметров вида. Как видно из табл.7, межглазничная ширина составляет у самцов в среднем 3,6 мм

(3,2-3,8 мм), соответственно у самок 3,8 мм (3,7-4,2 мм). Коэффициент вариации невысокий – у самцов 5,0%, самок – 5,5%. Внутрипопуляционная изменчивость по данному параметру достигает полового диморфизма ($t=2,8$).

Таблица 7

Краниометрические показатели (мм) центральносеверокавказской
популяции нетопыря-карлика

№	Показатели	пол	n	Limit	M	Cv	m	t
1	2	3	4	5	6	7	8	9
1.	Общая длина черепа	♂ ♂	11	11,1-14,8	12,5	8,0	0,3	0,6
		♀ ♀	9	12,4-13,9	12,7	3,7	0,1	
2.	Кондилобазальная длина черепа	♂ ♂	11	10,9-14,6	12,3	8,2	0,3	0,0
		♀ ♀	9	11,9-13,4	12,3	3,7	0,14	
3.	Высота черепа	♂ ♂	11	5,6-6,7	6,2	5,5	0,09	3,0
		♀ ♀	9	5,9-6,5	5,9	6,1	0,1	
4.	Скуловая ширина	♂ ♂	11	7,0-8,7	7,5	7,2	0,1	0,0
		♀ ♀	9	7,2-8,6	7,5	5,5	0,14	
5.	Ширина затылочной части черепа	♂ ♂	11	6,5-7,5	6,9	4,0	0,06	2,2
		♀ ♀	9	6,6-7,4	6,7	3,7	0,07	
6.	Ширина мозговой капсулы	♂ ♂	11	6,5-7,9	6,7	8,1	0,16	0,5
		♀ ♀	9	6,5-7,9	6,6	7,5	0,14	
7.	Межглазничная ширина	♂ ♂	11	3,2-3,8	3,6	5,0	0,03	2,8
		♀ ♀	9	3,7-4,2	3,8	5,5	0,07	
8.	Ширина лицевой части	♂ ♂	11	5,1-6,5	5,7	8,0	0,10	6,1
		♀ ♀	9	4,6-5,3	4,9	5,9	0,07	
9.	Длина верхнего ряда зубов	♂ ♂	11	4,8-5,8	5,2	5,7	0,09	2,3
		♀ ♀	9	5,5-6,6	5,9	6,1	0,10	
10.	Длина нижнего ряда зубов	♂ ♂	11	4,7-6,1	5,4	8,6	0,12	0,0
		♀ ♀	9	5,3-5,9	5,4	3,7	0,07	
11.	Длина нижней челюсти	♂ ♂	11	7,9-9,7	8,5	6,4	0,16	0,0
		♀ ♀	9	8,1-9,4	8,5	4,8	0,14	
12.	Ширина носовой капсулы	♂ ♂	11	3,2-4,1	3,5	8,2	0,06	1,5
		♀ ♀	9	3,6-4,9	3,7	12,2	0,14	

Ширина лицевой части черепа. Этот параметр характеризуется значительным половым диморфизмом. Как это видно из табл. 7, ширина лицевой

части черепа у самцов в среднем составляет 5,7 мм (5,1-6,5 мм), у самок 4,9 мм (4,6-5,3 мм) ($t=6,1$).

Длина верхнего ряда зубов. Как отмечает крупный специалист по рукокрылым мировой фауны А.П. Кузякин (1950), в фауне бывшего Союза представлены две географические расы нетопыря-карлика, очень хорошо и устойчиво различающиеся главным образом по окраске меха и промерам черепа – особенно по длине верхнего ряда зубов. В исследуемой нами популяции этого вида, как это видно из табл. 8, длина верхнего ряда зубов у самцов составляет в среднем 5,7мм (5,1-6,5), а у самок – 4,9мм (4,6-5,3). Половые различия по вышеприведенному параметру достигают достоверного уровня ($t=2,3$). В изученной популяции нетопыря-карлика коэффициент вариации составляет 5,7% у самцов и 5,9% у самок.



Рис. 26. Череп нетопыря – карлика *Pipistrellus pipistrellus*

В научной литературе приводятся данные по длине верхнего ряда зубов для этого вида. При сравнении их с результатами наших исследований

видно то, что размах внутрипопуляционной изменчивости в условиях Центральной части Северного Кавказа фактически не укладывается в пределы, выявленные этими авторами. Так, по сравнению с данными С.И. Огнева [105], средний показатель длины верхнего ряда зубов в наших сборах по этой форме (североцентральнокавказская популяция) больше почти на 1,5 мм. Максимальная длина верхнего зубного ряда в изученной нами коллекции черепов 5,8 мм. Аналогичные результаты дает сравнение результатов, наших исследований с данными А.П. Кузьякина [92] по *P. pipistrellus* Schreber, 1775.

5.4. Нетопырь средиземноморский – *Pipistrellus kuhlii* Kuhl, 1817

Диагноз: окраска довольно густого и ровного меха у взрослых зверьков почти светлая. Общий тон верхней стороны яркий желтовато-палевый. Нижняя сторона тоже цветистая белесо-палевая. Основания волос темные черно-бурые. Перепонки палево – бурые. Для этого вида характерно наличие широкой белой полосы, которая тянется вдоль свободного края перепонки от хвоста до пятого пальца передней конечности [92].

Размеры тела. Длина тела – 38,6-54,6 мм; длина хвоста – 26,6-43,5 мм; длина предплечья – 29,8-39,0 мм; высота уха – 8,7-14,4 мм; высота козелка – 3,5-6,8 мм. Масса тела – 4,5-7,6 г (табл. 8).

Масса тела. По данным табл. 8, масса тела у центрально-северокавказской популяции средиземноморского нетопыря находится в пределах у самцов от 4,0 до 7,8 г ($5,7 \pm 0,13$), а у самок – 4,1-7,5 г ($5,7 \pm 0,17$). Коэффициент вариации этого параметра у самцов равен 14,3%, а у самок чуть ниже – 17,0%. Следовательно, по нашим полученным данным половой диморфизм по массе тела не обнаружен ($t < 1$).

Длина тела. Этот параметр у центральносеверокавказской популяции средиземноморского нетопыря (табл. 8) варьирует в следующих пределах: у самцов от 40,2 до 58,7 мм ($46,2 \pm 0,74$), а у самок – от 37,0 до 50,5 мм ($45,1 \pm 0,54$). Половой диморфизм по данному признаку не выражен ($t=1,2$). Коэффициент

вариации по длине тела невысок и составляет у самцов – 9,8%, а у самок – 6,7% (табл. 8).

Таблица 8

Масса (г) и промеры тела (мм) центральносеверокавказской популяции нетопыря средиземноморского

№	Параметры	пол	n	Limit	M	m	C _v	t
1	2	3	4	5	6	7	8	9
1.	Масса тела	♂ ♂	37	4,0-7,8	5,7	0,13	14,3	0,3
		♀ ♀	31	4,1-7,5	5,7	0,17	17,0	
2.	Длина тела	♂ ♂	37	40,2-58,7	46,2	0,74	9,8	1,2
		♀ ♀	31	37,0-50,5	45,1	0,54	6,7	
3.	Длина хвоста	♂ ♂	37	22,9-43,0	36,9	0,65	10,8	0,2
		♀ ♀	31	30,4-44,0	37,1	0,66	9,9	
4.	Длина предплечья	♂ ♂	37	30,5-39,9	34,9	0,31	5,2	0,3
		♀ ♀	31	29,0-38,0	35,1	0,38	6,1	
5.	Высота уха	♂ ♂	37	9,5-13,8	10,8	0,23	13,3	0,4
		♀ ♀	31	7,8-15,0	11,1	0,29	14,8	
6.	Высота козелка	♂ ♂	37	3,8-6,50	5,2	0,14	16,1	0,7
		♀ ♀	31	3,1-7,10	5,1	0,18	19,7	

Длина хвоста. Полученные нами результаты по длине хвоста нетопыря средиземноморского (табл. 8) показывают, что данный параметр не подвержен резко выраженной внутривидовой изменчивости, т.е. подчиняется той же закономерности, что и длина тела ($t=0,2$). Средние показатели составляют у самцов – 35,9 мм (22,9-43,0), у самок – 37,1 мм (30,4-44,0). Уровень индивидуальной изменчивости по длине хвоста у самцов 10,8%, а у самок – 9,9%.

Фактически не приводятся данные по длине тела и хвоста центральносеверокавказской популяции нетопыря средиземноморского в работах С.И. Огнев [105], А.П. Кузякина [92, 93], Н.К. Верещагина [23]. Как отмечено

выше, А.К. Темботов [142, 145] не признает существования этого вида на Северном Кавказе.

Сходные данные для центральносеверокавказской популяции из предгорной зоны для этого вида приводят Р.И. Дзугев и Л.А. Хамизов [63]. Между тем, зверьки из этой популяции несколько крупнее по длине тела, чем зверьки из Закавказья, которых исследовали А.П. Кузякин [92], И.К. Рахматулина [123].

Длина предплечья. По мнению А.П. Кузякина [92], данный признак обладает наиболее высоким систематико-таксономическим весом и поэтому автор считает, что при проведении этого промера необходимо обращать особое внимание на правильность измерения. Он предлагает его проводить с тыльной стороны, причем всегда на сложенном крыле.

По полученным нами данным по длине предплечья (табл.8), у центральносеверокавказской популяции нетопыря средиземноморского средние показатели составляют у самцов 34,9 мм (30,5-39,9), у самок – 35,1 мм (29,0-38,0). Половой диморфизм по этому промеру не выражен и достоверность различий составляет 0,3. Индивидуальная изменчивость (C_v) по данному промеру у обоих полов в пределах от 5,2 до 6,1%.

В доступной научной литературе имеются данные только для Закавказской части ареала. Поэтому данные полученные нами, невозможно соизмерить с таковыми, имеющимися в доступных нам научных изданиях по данному виду.

Высота уха. Высота уха у центральносеверокавказской популяции нетопыря средиземноморского (табл. 8), как и остальные промеры тела, не подвержена внутривидовой изменчивости. Половой диморфизм по данному промеру не выражен ($t=0,4$), а средние показатели составляют: у самцов $M = 10,8$ мм (9,5-13,8), самок $M=11,1$ мм (7,8-15,0). Коэффициент вариации высоты уха равен у самцов 13,3%, а у самок 14,8%, что видно из табл.8.

Высота козелка. Этот параметр, как мы писали выше, приводится как наиболее стойкий систематический признак и фиксируются во всех определителях страны [105, 20, 92, 49, 143, 112, 148 и др.].

По нашим данным (табл. 8), высота козелка – один из самых изменчивых параметров тела нетопыря средиземноморского. Коэффициент вариации у самок чуть выше, чем у самцов и составляет 19,7%, и 16,1% соответственно. Половые различия не достигают существенного различия ($t=0,7$).

Анализ данных, полученных нами для центральносеверокавказской популяции нетопыря средиземноморского (табл. 9) выявил отсутствие внутривидовой изменчивости по всем изученным краниометрическим признакам. Как видно из табл.10, как пределы изменчивости, так и средние значения этого промера фактически не различаются у самок и самцов ($t=0,1$) (рис.27).

Таблица 9

Краниометрические показатели (мм) нетопыря средиземноморского в условиях Центрального Российского Кавказа

№	Параметры	пол	n	Limit	M	Cv	m	t
1	2	3	4	5	6	7	8	9
1.	Общая длина черепа	♂ ♂	37	12,5-14,9	13,8	3,3	0,07	0,00
		♀ ♀	35	12,6-14,6	13,8	3,1	0,07	
2.	Кондилобазальная длина черепа	♂ ♂	37	12,2-14,5	13,6	2,9	0,06	0,10
		♀ ♀	35	12,3-14,5	13,5	3,2	0,08	
3.	Высота черепа	♂ ♂	37	5,1-6,9	6,4	5,1	0,05	0,08
		♀ ♀	35	5,4-6,9	6,2	5,7	0,06	
4.	Скуловая ширина	♂ ♂	37	7,9-8,8	8,4	2,6	0,03	0,00
		♀ ♀	35	7,5-9,9	8,4	5,3	0,08	
5.	Ширина затылочной части черепа	♂ ♂	37	7,4-8,8	7,6	3,5	0,04	0,07
		♀ ♀	35	7,4-8,9	7,7	4,5	0,06	
6.	Ширина мозговой капсулы	♂ ♂	37	6,4-7,4	6,8	4,5	0,05	0,09
		♀ ♀	35	6,4-7,9	7,1	5,9	0,07	
7.	Межглазничная ширина	♂ ♂	37	3,5-4,8	3,9	8,5	0,05	0,00
		♀ ♀	35	3,6-4,9	3,9	8,0	0,05	
8.	Ширина лицевой части	♂ ♂	37	4,6-5,8	5,10	22,9	0,19	0,26
		♀ ♀	35	5,1-5,9	5,14	19,1	0,18	
9.	Длина верхнего	♂ ♂	37	5,4-6,3	4,8	4,1	0,32	0,33

	ряда зубов	♀ ♀	35	5,1-6,8	5,7	7,3	0,07	
--	------------	-----	----	---------	-----	-----	------	--

10.	Длина ряда зубов	нижнего	♂♂	37	5,1-6,7	6,01	4,9	0,04	0,08
			♀♀	35	5,1-6,6	6,07	6,4	0,07	
11.	Длина челюсти	нижней	♂♂	37	9,6-10,9	10,07	11,8	0,19	0,21
			♀♀	35	8,4-10,4	9,88	4,15	0,07	
12.	Ширина капсулы	носовой	♂♂	37	3,7-5,3	4,35	9,39	0,06	0,09
			♀♀	35	4,1-5,5	4,48	7,84	0,06	

Рис. 27. Череп нетопыря средиземноморского *Pipistrellus kuhlii*

5.5. Кожан двухцветный – *Vespertilio murinus* L., 1758

Диагноз: окраска меха в общих чертах серебристо-рыжая, но подвержена сезонной и половозрастной изменчивости. У взрослых особей, которые добыты осенью (свежий материал), мех на верхней стороне тела серебристо-рыжий с палево-коричневым оттенком. Вершины волос наиболее длинные на рыжей стороне тела и горловой участок – светло-бурые; каемка светлоокрашенных волос у основания перепонки узкая, у некоторых – едва намеченная. Основания спинных волос поношенного летнего меха шоколадно-коричневые. Общий тон

нижней стороны тела становится летом сравнительно светлым желтовато-серым. На нижней стороне тела двухцветные волосы занимают лишь относительно небольшой эллипсовидный участок; вершины этих волос и одноцветные волосы широкой краевой каймы и большого горлового участка тоже бывают чисто белыми. Маска черная, у молодых зверьков центральносеверокавказской популяции, ювенильный мех однородный серебристо-черный. Козелок по строению имеет булавовидную форму.

Размеры тела. Длина тела – 54,4-59,8 мм, длина хвоста – 35,7-42,6 мм, длина предплечья – 41,5-46,5 мм, высота уха – 9,9-14,1 мм, высота козелка – 3,2-5,5 мм. Масса тела – 9,7-14,0 г.

Масса тела. По полученным нами данным (табл. 10) масса тела у самцов изменяется от 9,4 до 14,9 г ($M=11,5$ г), у самок – 10,0-13,0 г ($M=11,5$ г). Средние значения этого параметра схожие, но просматривается более широкий размах изменчивости у самцов в отличие от самок; коэффициент вариации у самцов равен 15,6%, а у самок – 9,5%. Наши результаты по данному параметру трудно сравнить с литературными, так как фактически во всех источниках отсутствуют данные с учетом пола.

Длина тела кожана двухцветного с северного макросклона Центрального Кавказа, как показано в табл.10, у самцов в среднем достигает 58,0 мм (51,5-55,8), у самок – 60,7 мм (57,2-63,7). Коэффициент вариации длины тела чуть выше у самцов ($Cv=8,1\%$), чем у самок ($Cv=3,6\%$). Половые различия достигают 2,1.

Аналогичные данные по этому параметру в условиях северного макросклона Центрального Кавказа для кожана двухцветного получены предыдущими исследователями. По данным А.К. Темботова [142, 145], для центральной части Северного Кавказа длина тела двухцветного кожана составляет 51,3-56,8 мм, а в условиях терского варианта поясности (окр. Владикавказа), по А.П. Кузякину [92], 50,7-58,9 мм. Как видно из вышеизложенного, длина тела всех зверьков кожана двухцветного, изученных к настоящему времени, укладывается в пределы внутрипопуляционной изменчивости, выявленной нами.

Длина предплечья. Как отмечено при описании предыдущих видов, этот показатель обладает достаточно высоким систематическо-таксономическим весом, и поэтому фактически приводятся во всех крупных монографических работах, в том числе и в определителях млекопитающих.

Таблица 10

Масса (г) и промеры тела (мм) центральносеверокавказской популяции
кожана двухцветного в условиях лесостепного пояса

№	Параметры	пол	n	Limit	M	Cv	m	t
1	2	3	4	5	6	7	8	9
1.	Масса тела	♂ ♂	21	9,4-14,9	11,5	15,6	0,4	0,0
		♀ ♀	11	10,0-13,0	11,5	9,5	0,3	
2.	Длина тела	♂ ♂	21	51,5-55,8	58,0	8,1	1,0	2,1
		♀ ♀	11	57,2-63,7	60,7	3,6	0,7	
3.	Длина предплечья	♂ ♂	21	40,0-47,4	43,3	5,3	0,5	2,4
		♀ ♀	11	43,0-45,5	44,5	1,7	0,2	
4.	Длина хвоста	♂ ♂	21	34,0-42,2	36,1	8,8	0,7	5,5
		♀ ♀	11	37,3-43,0	41,1	5,1	0,6	
5.	Высота уха	♂ ♂	21	9,7-14,2	11,8	13,9	0,3	1,8
		♀ ♀	11	10,2-14,0	12,7	11,8	0,4	
6.	Высота козелка	♂ ♂	21	3,2-5,7	4,6	15,2	0,1	2,8
		♀ ♀	11	3,2-5,2	4,2	14,2	0,1	

Показатели длины предплечья, по нашим данным, у половозрелых зверьков центральносеверокавказской популяции кожана двухцветного находятся в пределах: у самцов от 40,0 до 47,4 мм (M=43,3 мм), у самок – 43,0-45,5 мм (M=44,5 мм). Коэффициент вариации невысокий и составляет: Cv=5,3% у самцов и 1,7% у самок. Достоверность различия между средними показателями по данному признаку составляет 2,4.

Длина хвоста. Данные, полученные нами, подтверждают заметную внутривидовую изменчивость, которая показана в табл.10. Средние значения по этому параметру у самцов M=36,1 мм (34,0-42,2), а у самок M=41,1 мм (37,3-43,0). Наши результаты соизмеримы с литературными данными по

среднеевропейской [92] и закавказской популяции (Огнев, 1928) и доказывают наличие выраженного полового диморфизма по длине хвоста у кожана двухцветного ($t=5,5$). Внутрипопуляционная изменчивость (C_v) равна 8,8% у самцов и 5,1% у самок.

Высота уха. Как показывают наши данные (табл.10), по высоте уха менее выражена внутрипопуляционная изменчивость, чем по длине хвоста. Средние значения у самцов составляют 11,8 мм (9,7-14,2), у самок – 12,7 мм (10,2-14,0). На себя обращает внимание и то, что в индивидуальном плане высота уха является более изменчивым признаком. Индивидуальная изменчивость (C_v) составляет 13,9% у самцов, а у самок – 11,8%. Можно сделать вывод, что по этому признаку не выражен половой диморфизм (табл.11).

Высота козелка. По данным таблицы 10, среднее значение высоты козелка у центральносеверокавказской популяции кожана двухцветного достигают у самцов $M=4,6$ мм (3,2-5,7), у самок $M=4,2$ мм (3,2-5,2). Достоверность различий между средними показателями равна 2,8.

Данные по промерам черепа, полученные нами, сведены в табл. 11.

По ряду краниометрических параметров у зверьков из центральносеверокавказской популяции кожана двухцветного такие как общая длина и ширина черепа, кондилобазальная длина черепа, высота черепа, скуловая ширина, длина нижней челюсти нами выявлен половой диморфизм (рис.28, табл. 11).

Кондилобазальная длина черепа. По данным табл.11 видно, что средние значения кондилобазальной длины черепа составляют у самцов 14,9 мм (14,2-15,9), а у самок – 15,3 мм (14,5-16,1). Можно заметить, что данный показатель у самок в средних значениях на 0,4 мм, больше чем у самцов. Половой диморфизм по данному признаку выражен и составляет 4,0.

Общая длина черепа. Аналогичная картина наблюдается и по общей длине средние значения этого показателя самок больше самцов на 0,3 мм. Лимит данного параметра у самцов варьирует от 14,4 до 16,2 мм ($M=15,3$), у самок – 14,9-16,2 мм ($M=15,6$).

Краниометрические параметры черепа (мм) центрально-северокавказской популяции кожана двухцветного в условиях лесостепного пояса

№	Параметры	пол	n	Limit	M	Cv	m	t
1	2	3	4	5	6	7	8	9
1.	Общая длина черепа	♂ ♂	21	14,4-16,2	15,3	1,9	0,06	2,6
		♀ ♀	11	14,9-16,2	15,6	2,2	0,10	
2.	Кондилобазальная длина черепа	♂ ♂	21	14,2-15,9	14,9	1,3	0,04	3,7
		♀ ♀	11	14,5-16,1	15,3	2,6	0,10	
3.	Высота черепа	♂ ♂	21	6,4-7,7	7,0	4,2	0,06	1,8
		♀ ♀	11	6,9-7,9	7,2	3,8	0,09	
4.	Скуловая ширина	♂ ♂	21	9,2-10,1	9,5	3,1	0,06	1,7
		♀ ♀	11	9,2-10,2	9,7	3,4	0,10	
5.	Ширина затылочной части черепа	♂ ♂	21	8,5-9,9	8,8	4,0	0,08	0,5
		♀ ♀	11	8,5-10,1	8,9	7,3	0,50	
6.	Ширина мозговой капсулы	♂ ♂	21	5,1-5,8	5,4	5,9	0,07	1,2
		♀ ♀	11	5,4-5,6	5,5	2,5	0,04	
7.	Межглазничная ширина	♂ ♂	21	4,1-4,9	4,3	5,3	0,05	0,0
		♀ ♀	11	4,1-4,6	4,3	4,4	0,50	
8.	Ширина лицевой части	♂ ♂	21	5,1-6,1	5,6	2,9	0,07	0,0
		♀ ♀	11	5,0-6,2	5,6	2,4	0,02	
9.	Длина верхнего ряда зубов	♂ ♂	21	5,1-5,7	5,4	3,5	0,04	0,5
		♀ ♀	11	5,4-5,7	5,5	1,6	0,20	
10.	Длина нижнего ряда зубов	♂ ♂	21	6,1-7,7	6,5	5,2	0,07	1,1
		♀ ♀	11	6,2-6,7	6,6	3,0	0,06	
11.	Длина нижней челюсти	♂ ♂	21	10,5-11,8	11,1	3,6	0,09	2,6
		♀ ♀	11	11,1-11,7	11,4	2,0	0,07	
12.	Ширина носовой капсулы	♂ ♂	21	4,9-5,6	5,2	4,4	0,05	1,4
		♀ ♀	11	5,1-5,7	5,3	3,7	0,06	

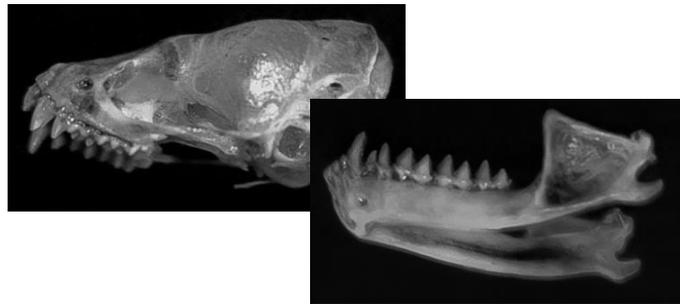
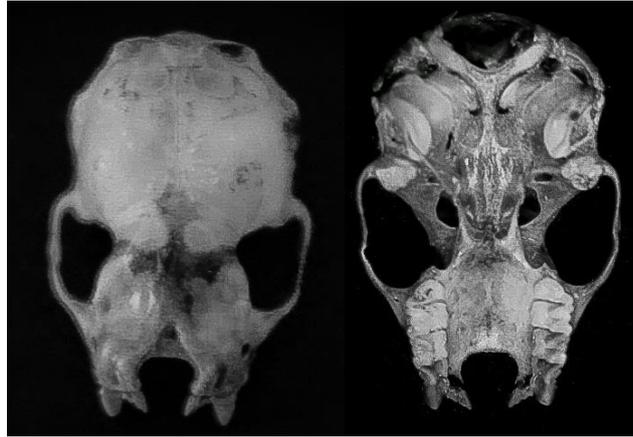


Рис. 28. Череп кожана двухцветного *Vespertilio murinus*

Половой диморфизм резко не выражен, но достоверность различия с учетом пола составляет – 2,6. Индивидуальная изменчивость (C_v) по общей длине черепа в пределах отдельных половых групп составляет 1,9% и 2,2%. По высоте черепа и скуловой ширине, как видно из табл.11, нами выявлена сходная половая изменчивость, т.е. самки имеют в среднем более высокие показатели, чем самцы. Как видно из этой таблицы, высота черепа в среднем у самцов 7,0 мм (6,4-7,7), у самок 7,2 мм (6,9-7,9). Различия по высоте черепа между самцами и самками, не достигает достоверного значения ($t= 1,8$). Схожая картина наблюдается и по скуловой ширине черепа (табл.11). Коэффициент вариации достигает 3,4% у самцов, а 3,1% у самок

Длина нижней челюсти. В табл.11 приводятся средние значения этого параметра, который у самцов составляет 11,1 мм (10,5-11,8), а у самок – 11,4 мм (11,1-11,7). Достоверность различий между самцами и самками равна 3,0, половой

диморфизм выражен. Степень индивидуальной изменчивости у самцов составляет 3,6%, а у самок 2,0%.

Обращает на себя внимание, что в центральносеверокавказской популяции кожана двухцветного, по полученным нами данным, самки крупнее самцов по большинству краниометрических параметров. Общий диапазон изменчивости выборки кожана двухцветного (32 особи) из популяции северного макросклона Центрального Кавказа по морфологическим и краниометрическим показателям практически укладывается в пределах изменчивости, описанные для двухцветного кожана в различных частях ареала на территории бывшего Союза А.П. Кузякиным [92], И.Я. Пантелеевым и др. [113] и др., а также на территории КБР А.К. Темботовым [145].

5.6. Поздний кожан – *Eptesicus serotinus* Schreber, 1774

Диагноз: окраска меха темная. Волосы верхней стороны тела обычно трехцветны, хотя различно окрашенные участки слабо отграничены один от другого и соединены плавными переходами. Основания этих волос тусклые, буроватые; за ними следует широкая, более интенсивно окрашенная середина, и затем – яркая шелковисто-блестящая буровато-коричневая вершинная часть. Нижняя сторона светлее; волосы здесь нередко двухцветны. Основания их буровато-серые; вершины – грязно-соломенного цвета. Уши и перепонки темно-бурые.

Размеры тела. Длина тела – 65,2-77,6 мм, длина предплечья – 44,9-58,9 мм; длина хвоста – 50,8-54,7 мм; высота уха – 14,3 – 20,2 мм, высота козелка – 6,4-9,4 мм.

Масса тела. Как видно из таблицы 12, масса тела у самцов варьирует от 16,0 до 21,5 г (M=18,5), у самок, соответственно – 17,4-25,4 г (M=20,8). Индивидуальная изменчивость у самок более выражена ($C_v=12,1\%$), а у самцов несколько ниже ($C_v=10,8\%$). Достоверность различий с учетом пола в изученной популяции позднего кожана составляет 2,8.

Длина тела зверьков из центральносеверокавказской популяции, как видно из табл.12, у самцов в среднем составляет 58,0 мм (51,5-55,8), у самок – 67,8 мм (65,0-73,1). Уровень индивидуальной изменчивости у самцов составляет 3,4%, у самок – 6,2%. Достоверность различий между средними показателями по длине тела самцов и самок равна 2,7.

Длина предплечья. По нашим данным, средние показатели длины предплечья половозрелых зверьков варьируют у самцов от 42,6 до 52,6 мм (M=49,8), у самок, соответственно, 47,1-65,3мм (M=54,3). Достоверность различий между средними показателями по данному признаку составляет 2,9.

Можно сказать, что этот признак подвержен внутрипопуляционной изменчивости.

Длина хвоста. Как видно из таблицы 12, этот параметр подвержен заметной внутрипопуляционной изменчивости ($t=4,5$). Средние показатели по длине хвоста у самцов M=51,3мм (50,3-51,5), а у самок M=53,3мм (51,3-57,8).

Высота уха. Средний показатель высоты уха у самцов составляет 17,2 мм (14,1-20,0), у самок – 17,3 мм (14,4-20,5) (табл.12). Из приведенных материалов видно, что высота уха не зависит от пола животного ($t=0,1$).

Таблица 12

Масса (г) и промеры тела (мм) центральносеверокавказской популяции
кожана позднего в условиях лесостепного пояса

Высота козелка. По нашим данным, средние величины высоты козелка у исследованных нами особей из центральносеверокавказской популяции составляют: у самцов 7,5 мм (6,1-9,8), у самок 4,2 мм (6,7-9,0). Достоверность различий между средними показателями равна 1,3.

Как видно из табл.13, ниже приведенные черепные признаки центральносеверокавказской популяции кожана позднего: высота черепа, скуловая ширина, ширина затылка, ширина лицевой части, длина верхнего ряда зубов, характеризуются тем, что отсутствует достоверность половых различий ($t < 1$).

Между тем, некоторые краниометрические параметры, изученные нами у позднего кожана, подвержены внутривидовой, т.е. половой изменчивости. Из 12-ти изученных промеров черепа центрально-северокавказской популяции кожана позднего с учетом пола, как видно из табл.13, по восьми промерам самки

№	Параметры	пол	n	Limit	M	Cv	m	t
1.	2	3	4	5	6	7	8	9
1.	Масса тела	♂ ♂	9	16,0-21,5	18,5	10,8	0,6	2,8
		♀ ♀	16	17,4-25,4	20,8	12,1	0,6	
2.	Длина тела	♂ ♂	9	65,0-73,1	67,8	3,4	0,8	2,7
		♀ ♀	16	65,5-82,0	71,4	6,2	1,1	
3.	Длина предплечья	♂ ♂	9	42,6-52,6	49,8	6,3	1,1	3,0
		♀ ♀	16	47,1-65,3	54,3	8,0	1,1	
4.	Длина хвоста	♂ ♂	9	50,3-51,5	51,3	1,5	0,2	5,0
		♀ ♀	16	51,3-57,8	53,3	3,3	0,4	
5.	Высота уха	♂ ♂	9	14,1-20,0	17,2	11,6	0,6	0,1
		♀ ♀	16	14,4-20,5	17,3	12,1	0,5	
6.	Высота козелка	♂ ♂	9	6,1-9,8	7,5	15,1	0,3	1,3
		♀ ♀	16	6,7-9,0	7,9	8,8	0,15	

достоверно превосходят самцов данной популяции или половые различия приближается к достоверному уровню ($t > 2$).

Кондилобазальная длина черепа. Средняя величина по кондилобазальной длине черепа у самцов составляет 19,6 мм (18,9-20,5), а у самок соответственно – 20,1 мм (19,4-20,9). Как видно, среднее значение этого промера у самок данной популяции на 0,6 мм больше, чем у самцов, достоверность различия между исследуемыми половыми группами по данному параметру составляет 2,6 (табл. 13, рис. 29).

По наибольшей ширине мозговой капсулы, межглазничной ширине и длине нижнего ряда зубов, длине нижней челюсти, ширине носовой капсулы нами выявлена та же картина изменчивости, что и по кондилобазальной длине черепа, в этой связи мы опускаем анализ этих параметров.

Литературные данные по размаху индивидуальной изменчивости промеров черепа по центральносеверокавказской популяции кожана позднего соответствуют нашим, но по средним показателям трудно провести такое сопоставление.

Таблица 13

Краниометрические показатели (мм) центральносеверокавказской популяции кожана позднего

№	Параметры	пол	n	Limit	M	Cv	m	t
1	2	3	4	5	6	7	8	9
1.	Общая длина черепа	♂ ♂	9	20,1-21,1	20,5	1,4	0,17	2,6
		♀ ♀	16	20,5-21,9	21,0	1,9	0,10	
2.	Кондилобазальная длина черепа	♂ ♂	9	18,9-20,5	19,6	2,7	0,17	2,6
		♀ ♀	16	19,4-20,9	20,1	2,2	0,10	
3.	Высота черепа	♂ ♂	9	7,2-9,2	8,5	9,9	0,20	1,5
		♀ ♀	16	8,1-9,9	8,8	6,5	0,10	
4.	Скуловая ширина	♂ ♂	9	12,7-14,4	13,5	4,7	0,20	1,0
		♀ ♀	16	13,1-14,3	13,7	3,1	0,10	
5.	Ширина затылка	♂ ♂	9	10,5-11,8	11,0	4,1	0,10	1,0
		♀ ♀	16	10,4-11,4	10,9	2,7	0,07	

6.	Ширина мозговой капсулы	♂♂	9	9,1-10,8	9,7	4,9	0,10	3,3
		♀♀	16	9,5-10,8	10,1	3,6	0,07	
7.	Межглазничная ширина	♂♂	9	4,3-5,1	4,6	5,8	0,07	2,2
		♀♀	16	4,5-5,9	4,8	8,1	0,07	
8.	Ширина лицевой части	♂♂	9	7,1-8,1	7,6	3,9	0,07	0,0
		♀♀	16	7,2-7,8	7,6	2,4	0,02	
9.	Длина верхнего ряда зубов	♂♂	9	8,4-9,8	8,8	4,5	0,14	1,3
		♀♀	16	8,6-9,5	9,0	3,4	0,07	
10.	Длина нижнего ряда зубов	♂♂	9	9,1-9,7	9,2	2,4	0,07	2,2
		♀♀	16	9,1-10,3	9,4	3,7	0,07	
11.	Длина нижней челюсти	♂♂	9	15,1-16,1	15,4	2,0	0,1	3,1
		♀♀	16	15,1-16,9	15,9	3,1	0,13	
12.	Ширина носовой капсулы	♂♂	9	6,3-7,1	6,6	4,2	0,07	2,5
		♀♀	16	6,1-6,8	6,4	3,4	0,05	



Рис. 29. Череп позднего кожана *Eptesicus serotinus*

Так, С.И. Огнев [105], А.П. Кузякин [92], А.К. Темботов [145], И.Я. Павлинов и др. [112], Ф.А. Темботова [148] не приводят средние значения по

промерам черепа, в их работах приводятся минимум и максимум (limit) и притом без учета пола.

Полученные материалы, на наш взгляд, позволяют сделать заключение о том, что уровень индивидуальной изменчивости морфометрических показателей у половозрелых зверьков практически одинаков у обеих изученных половых групп. Наиболее вариабельны такие параметры как масса тела и размеры тела, длина верхнего и нижнего ряда зубов, высота черепа. Следовательно, использование этих параметров в диагностических целях, возможно, видимо, только при учете целого комплекса других признаков. Индивидуальная изменчивость большинства показателей не находится в прямой зависимости от пола зверьков.

ГЛАВА VI. ЗНАЧЕНИЕ ГЛАДКОНОСЫХ ЛЕТУЧИХ МЫШЕЙ СЕВЕРНОГО КАВКАЗА

Как отмечает А.П. Кузякин [92], «если даже допустить предположение о причастности летучих мышей к поддержанию очагов редкого клещевого возвратного тифа и к переносу постельных клопов, то выраженный этим ущерб окажется все же крайне ничтожным по сравнению с огромной пользой, которую приносят все летучие мыши фауны СССР».

Далее, автор отмечает, что Кох еще в середине позапрошлого века дал такую характеристику пользы от европейских летучих мышей. «...Добычу крупных летучих мышей особенно Ранидо (*Nyctalus*) и *Myotis*, охотящихся в больших лесах, полях и парках, составляют такие вредные ночные бабочки, как *Cossus ligniperda*, *Chetocampa processionea*, *Cerura*, *Phalera*, *Orgyria*, *Liparis*, *Porthesia*, *Chelonia* и многие другие гусеницы, которые наносят большой или меньший вред. В пищу им попадают также разные виды *Sphinx* и *Smerinthus*, большое количество мелких ночных бабочек из семейства *Ycometridae*, *Pyralides*, *Ygrambidae* и другие, которые в периоды массового появления, несмотря на их небольшие размеры, приносят очень большой вред. В их истреблении особенно энергичную деятельность развивают подковоносы и малые вечерницы». По данным этого же автора, исключительную пользу приносят такие летучие мыши, как нетопыри, широкоушки, ночницы, ушаны и другие уничтожением массы двукрылых как *Vibio*, *Simula*, *Tipula*, *Sarcophaga*, *Musca*, *Oestrus* и многих других.

Значение летучих мышей в уничтожении распространителей малярии – комаров (из рода *Anopheles*) и переносчиков лейшманиоза – москитов (род *Phlebotomus*) общепризнано. Во многих странах ведется политика, на примере которых можно учиться, как не надо подходить к разрешению практически важных задач [92].

Как отмечено выше (гл.3), при описании убежищ, большинство нами изученных видов гладконосых летучих мышей в отношении выбора своих укрытий проявляет более или менее узкую специализацию. Типичные обитатели

пещер (как подковоносы и длиннокрылы) никогда не поселяются в дуплах. Типичные дуплогнездники (как вечерницы) не встречаются в пещерах и других подземных сооружениях. Виды, приуроченные к жилью человека (как кожаны, нетопыри и др.), избегают и пещер, и дупел деревьев. Ошибка некоторых сторонников того, что летучие мыши встречаются только в подземных сооружениях (пещеры, штольни, заброшенные шахты и т.д.) заключалась в том, что они не знали узкой специализации летучих мышей в отношении выбора пищи. Так, П.А. Резник [124] провел интересное исследование содержимого желудков двух крупных видов вечерниц и, как отмечает А.П. Кузякин [92], вполне естественно, что не смог обнаружить в них остатков мелких двукрылых – комаров и москитов, так как эти крупные летучие мыши питаются жуками и ночными бабочками, а мелких насекомых не ловят. Однако П.А. Резник, не зная или упустив из вида существование мелких летучих мышей как все нетопыри, мелкие виды ночниц, мелкие подковоносы и другие мелкие представители этого отряда, озаглавил свою статью «О значении летучих мышей в борьбе с малярией» и пришел к выводу, что «летучие мыши комаров не ловят». Как отмечает А.П. Кузякин [92], указанные этим автором объекты исследования помогают вскрыть несостоятельность этого вывода. Кроме того, об этом свидетельствуют данные Я.П. Власова [27] о наличии комаров и москитов в Бахарденской пещере, где живут десятки тысяч длиннокрылов, много остроухих ночниц и три вида подковоносов. Как позднее отметил профессор А.П. Кузякин [92], за четверо суток, проведенных им в Бархаденской пещере в середине сентября 1937 года, он не видел ни комаров, ни москитов.

О большой роли этих животных в деле регуляции численности комаров (вероятно и в борьбе с малярией) можно убедиться, как нам кажется на следующих примерах. В окрестностях города Нальчика, в местах, где много населенных зверьками дуплистых деревьев (например, в парке у трех озер), несмотря на обилие водоемов, комаров бывает очень мало. Мы неоднократно и специально сидели на берегу всех трех озер по очереди, с целью охоты за многочисленных нетопырей и ночниц, но мы никогда не ощущали заметного

беспокойства от комаров. Между тем, в окрестностях г. Нальчика, где расположены индивидуальные садовые участки, где практически нет дуплистых деревьев и, соответственно мало летучих мышей, несмотря на меньшую площадь водоемов, комаров в летнее время бывает очень много.

В пещере «Шаухна» на высоте 1050м над уровнем моря, наши неоднократные обследования показали, что здесь постоянно зимуют два вида гладконосых летучих мышей – ночница остроухая и ушан горнокавказский, из семейства подковоносые – подковонос малый. Эти зимние обследования (февраль, 2013; декабрь, 2015 и начало марта, 2017) и тщательный осмотр различных участков пещеры, особенно щелей и траншей, показали, что в тех местах, где летучих мышей не было, насекомые держались в более или менее большом количестве и распределялись по стенам в определенном порядке. В участках пещеры, населенных зверьками, насекомых было гораздо меньше и в их распределении мы не выявили какой-либо закономерности. Видимо, зимующих комаров там поедают просыпающиеся время от времени летучие мыши (особенно ушаны и широкоушки). У вскрытых нами ушанов, ночниц остроухих и подковоносов малых нами обнаружено в кишечнике скопление песка, который мог попасть, вероятно, лишь вместе со схваченными насекомыми. Очевидно, поедание комаров зимой летучими мышами приносят особенно большую пользу, так как десяток комаров, уничтоженный за зимовку, по мнению А.П. Кузякина [92], дает больший эффект, чем уничтожение многих тысяч в летний период.

Отмечая, несомненно, большую пользу, приносимую зверьками уничтожением переносчиков возбудителей различных заболеваний, мы особенно обращаем внимание на пользу от истребления множества насекомых, приносящих огромный вред сельскому и лесному хозяйству. Как отмечено выше, если комаров и мух ловят в основном мелкие формы летучих мышей, то крупными (особенно совками), питаются наиболее крупные представители отряда Chiroptera.

Как отмечают А.П. Кузякин [92, 93], С.В. Газарян [31] и многие другие, количество насекомых, которое поедают до крайности прожорливые летучие

мышь, огромно. Они считают, что вес съедаемого за один прием корма составляет в среднем около 1/3 веса животного. Александр Петрович отмечает, что в Бахарденской пещере живет около 40000 особей длиннокрылов; вес каждого из них колеблется в среднем от 10 до 12 г., следовательно, члены только одной этой колонии за одну ночь съедают около 150 кг корма или полутора миллионов насекомых величиной со среднего мучного червя.

Кроме того, А.П. Кузякин [92] отмечает, что помет (гуано) летучих мышей представляет высококачественное удобрение, и, что местами из него образуются довольно большие залежи.

Как пишет в своей капитальной монографии А.П. Кузякин [92], «...Летучие мыши представляют значительный интерес как незаменимые объекты для изучения целого ряда вопросов, освоение которых может дать важные практические результаты». Автор имеет в виду, например, изучение механики полета этих животных. Далее Александр Петрович, обращает внимание на очень актуальную для исследования проблему – это изучение условий длительного переживания половых продуктов, такое, как он отмечает, в естественных условиях имеет место только у летучих мышей. Автору кажется, вполне обоснованным предполагать, что длительного переживания структурно простых и принципиально сходных сперматозоидов можно достичь, если не у всех, то, во всяком случае, у большинства животных при условии создания для этого соответствующих условий. К числу последних автор относит следующие: относительно низкая температура (от +2 до +10⁰), а к составу среды – обилие гликогена и коллоидность консистенции. Как считает А.П. Кузякин [92], если наука достигнет переживания сперматозоидов домашних и сельскохозяйственных животных вне организма до 6-7 месяцев, как это наблюдается у летучих мышей, то, вероятно, найдем этому применение в животноводстве и т.д.

Кроме того, как отмечает А.П. Кузякин, летучие мыши с каждым годом получают все большее распространение, как объекты для целого ряда экспериментальных исследований, имеющих большое практическое значение.

Из вышеизложенного видно, что все летучие мыши фауны России, в том числе Северного Кавказа в природе, а также в экономике нашего сельского и лесного хозяйства, имеют весьма важное положительное значение. Особенно велика их роль в истреблении множества насекомых, причиняющих вред как уничтожением посевов и насаждений, так и распространением целого ряда заболеваний. Учитывая сказанное, не следует также упускать из виду, что эти животные, даже при их предельном для определенного региона обилии, могут уничтожить лишь большую или меньшую часть насекомых, так как при уменьшении кормовых запасов до уровня меньшего, чем «прожиточный минимум», существование животных становится вообще невозможным. Путем обеспечения охраны и создания для этих уникальных животных благоприятных условий существования, можно, видимо, добиться еще большей эффективности их действия.

Заключение

На основании комплексного исследования и литературных сведений показана реальность существования на Северном Кавказе 20 видов гладконосых летучих мышей, относящихся к 8 родам, в том числе: род *Myotis* – 6 видов, род *Plecotus* – 2 вида, род *Barbastella* – 2 вида, род *Pipistrellus* – 4 вида, род *Vespertilio* – 1 вид, род *Eptesicus* – 1 вид, род *Nyctalus* – 3 вида и род *Miniopterus* – 1 вид.

1. Выявлена родоспецифичность кариотипов в пределах семейства Vespertilionidae. Он является основным систематико-таксономическим признаком многих морфологически сходных родов. Число хромосом в наборе у представителей изученных родов этого семейства варьирует от 32 до 50, а число плеч аутосом у всех видов 50.

2. В дифференциации кариотипов изученных нами видов Vespertilionidae основную роль сыграли точковые мутации и частично робертсоновские транслокации и перицентрические инверсии.

3. Внутрипопуляционная изменчивость морфологических и морфометрических показателей у изученных видов гладконосых летучих мышей северного макросклона Центрального Кавказа характеризуется незначительной индивидуальной изменчивостью и отсутствием полового диморфизма.

4. Структура ареала избранных видов гладконосых летучих мышей меняется в трех пространственных направлениях: высотная поясность, широтная зональность и сектральность, что очередной раз подтверждает взаимодействие этих трех общегеографических закономерностей дифференциации ландшафтов.

5. Ландшафтные изменения с северо-запада на юго-восток на Северном Кавказе, а также антропогенные изменения горных и равнинных экосистем ведут к мозаичности ареала влаголюбивых видов гладконосых летучих мышей, наоборот, для сухолюбивых – способствуют увеличению, численности и расширению ареала

6. Основу хироптерофауны Российского Кавказа составляют представители переднеазиатского и средиземноморского комплекса – 36,8% (7 видов);

палеарктические виды (широкораспространенные мезофилы) – 26,5% (6 видов), европейские лесные представители – 21% (4 вида), туранские – (пустынно-полупустынные) – 10,5% (2 вида) и кавказско-мезофильные – 5,2% (1 вид).

Предложения и рекомендации

1. Научно-практическим организациям Северного Кавказа осуществляющих исследования динамики численности и особенности биоресурсного потенциала млекопитающих в их естественной среде обитания, рекомендуем использовать результаты по эколого-биологическим особенностям гладконосых летучих мышей и разработанные кадастровые карты изучения.

2. При организации новых или реорганизации существующих охраняемых территорий в условиях Северного Кавказа целесообразно использовать материалы диссертации по распространению численности, характерных мест обитания и убежищ и современной антропогенной трансформации структуры ареалов изученных видов рукокрылых.

3. Данные диссертации по особенностям экологии, биологии и закономерностям внутривидовых признаков, параметров тела и черепа рекомендуем использовать при подготовке определителей млекопитающих, региональных Красных Книг, в учебном процессе ВУЗов, а также при подготовке учебных пособий по териологии, биогеографии, кариосистематике и т.д.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абдурахманова Н.Ю. Фауна рукокрылых (Mammalia, Chiroptera) горной системы Большого Кавказа // *Plecotus et al.*, 2009. № 11-12. С. 62-70.
2. Агаджанян А.К. Филогенетические связи полевок северной Евразии // Проблемы изменчивости и филогении млекопитающих. М: Изд-во МГУ, 1984. С. 135-190.
3. Алекперов У.К. Модификация ионолом естественных и индуцированных аббераций хромосом *Strepis capillars* // Докл. АН СССР. 1975. Т. 220. № 4. С. 953-954.
4. Александров В.Я. О биологическом смысле соответствия уровня теплоустойчивости белков температурным условиям существования вида // Успехи современной биологии. 1965. Т. 60. N 1. С. 28-44.
5. Амирханов З.М. Размещение рукокрылых в Дагестане // В кн.: Рукокрылые (Chiroptera). М., Наука. 1980. С. 63-69.
6. Анбиндер Е.М. Кариология и эволюция ластоногих // М: Наука, 1980. 151 с.
7. Артюшин И.В. Филогения и филогеография кожанов рода *Eptesicus* Восточной Палеарктики Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М., 2013. 22 с.
8. Артюшин И.В., Крускоп С.В., Лебедев В.С., Банникова А.А. Молекулярная филогения кожанов (Mammalia, Chiroptera, *Eptesicus*) с акцентом на исторической эволюции и таксономии видовой группы «*E. Serotinus*» // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. Издательство М.: Наука. 2018. № 5. С. 527-536.
9. Артюшин И.В., Банникова А.А., Крускоп С.В., Лебедев В.С. Кожаны рода *Eptesicus* (Vespertilionidae) Северной Палеарктики: молекулярная систематика и филогеография // В сб. «Териофауна России и сопредельных территорий (VIII съезд Териологического общества)». М., 2011. Т. 1. С. 30.
10. Ахвердян М.Р. Цитогенетика и систематика близких видов и видов-двойников полевок фауны Закавказья. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Москва, 1989. 22 с.

11. Ахвердян М.Р., Ляпунова Е.А., Воронцов Н.Н. Кариология и систематика кустарниковых полевок Кавказа и Закавказья (*Terricola*, *Arvicolinae*, *Rodentia*) // Зоологический журнал. 1992. №71(3). С. 96-109.
12. Ахриева Л.А. Особенности биоресурсного потенциала кротов (*Mammalia: Talpidae*) Северного Кавказа. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Владикавказ, 2018. 22с.
13. Баишев Ф.З., Смирнов Д.Г., Вехник В.П., Курмаева Н.М., Титов С.В. и др. Генетическое разнообразие *Myotis daubentonii* и *Eptesicus nilssonii* (*Mammalia: Chiroptera*) в условиях Жигулевских гор // Известия Самарского научного центра РАН, 2014. № 16(5(1)). С. 380-385.
14. Банникова А.А., Матвеев В.А., Крамеров Д.А. Опыт использования интер-SINE-ПЦР в изучении филогенеза млекопитающих // Генетика. 2002. № 38. С. 853-864.
15. Банникова А.А. Молекулярная филогенетика и современная систематика млекопитающих // Журнал общей биологии. 2004. Т. 65. № 4. С. 278-305.
16. Банникова А.А. Молекулярная эволюция и проблема филогенетической реконструкции истинных насекомоядных (*Mammalia: Eulipotyphlia*): Автореф. Дисс. докт. биол. наук. М.: 2019. 49с.
17. Батхиев А.М. Высотные пределы распространения млекопитающих в горных системах Евразии (на примере Кавказа) // Нальчик: Изд-во Эльфа, 2004. – С. 207.
18. Батхиев А.М., Темботов А.К. Современные тенденции антропогенных изменений высотных пределов распространения млекопитающих // Межвед. сб. научн. тр. «Фауна, экология и охрана животных Северного Кавказа». Нальчик, 1987. С. 3-16.
19. Беме Л.Б. К биологии кавказского тетерева *Lyrurus mlokoslewieczii* Tacz // Украинский охотник и рыболов. Харьков, 1925. № 4. С. 18-19.
20. Бобринский Н.А., Кузнецов Б.А., Кузякин А.П. // Определитель млекопитающих СССР. М: Просвещение, 1965. 381 с.

21. Борисенко А.В. Мобильная ловушка для отлова рукокрылых // *Plecotus et al.* 1999. №2. С.10-19.
22. Бородулина О.Р., Крамеров Д.А. Широкое распространение коротких перемежающихся элементов среди эукариотических геномов // *FEBS Letters*, 1999. № 457. С. 409-413.
23. Верещагин Н.К. Млекопитающие Кавказа: История формирования фауны. М: Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 704 с.
24. Воронцов Н.Н. Значение изучения хромосомных наборов для систематики млекопитающих. Бюлл. МОИП отд. биол. 1958. –Т.63.
25. Воронцов Н.Н., Раджабли С.И., Волобуев В.Т. Сравнительная кариология летучих мышей семейства *Vespertilionidae* (Chiroptera) // Млекопитающие (эволюция, кариология, фаунистика, систематика). Новосибирск, 1969. С. 16-25.
26. Воронцов Н.Н. Развитие эволюционных идей в биологии. М: Прогресс-Традиция. 1999. 640 с.
27. Власова, Л.М. К вопросу о санитарном изучении городских почв: Исследование почвы г. Днепропетровска // *Гигиена и эпидемиология*. 1927. № 8. С. 11-21.
28. Газарян С.В. Новые находки редких видов рукокрылых на Западном Кавказе. 2001. № 4. С. 57-63.
29. Газарян С.В., Казаков Б.А. Экология рыжей вечерницы *Nyctalus noctula* на Северном Кавказе и в Предкавказье: Сообщение 1. Характер пребывания, убежища, колониальность, гонное поведение // *Plecotus et al., pars spec.* 2002. С. 74-82.
30. Газарян, С.В., Казаков Б. А. Экология рыжей вечерницы *Nyctalus noctula* на Северном Кавказе и в Предкавказье. Сообщение 2. Поведение. Сезонная динамика полового и возрастного состава // *Plecotus et al., pars spec.* 2002. С. 83-88.

31. Газарян С.В. Эколого-фаунистический анализ населения рукокрылых (Chiroptera) Западного Кавказа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., ИПЭЭ РАН., 2002. С. 1-24.
32. Газарян С.В. Комментарии к разделу «Рукокрылые» Красной книги РФ // *Plecotus et al. pars specialis*. 2002. С. 126-131.
33. Газарян С.В. О современном фаунистическом статусе водяной ночницы *M. daubentonii* (Chiroptera, Vespertilionidae) на Кавказе // *Plecotus et al.* 2002. 6. С. 37-48.
34. Газарян С.В. К вопросу о таксономическом статусе крупных ночниц Кавказа // В кн.: Проблемы экологии горных территорий. М., 2006. С. 25-31.
35. Газарян С.В. Иваницкий А.Н. К вопросу о фаунистическом и таксономическом статусе южного подковоноса *Rhinolophus euriale* в Западном Закавказье // *Plecotus et al.* 2005. № 8. С. 54-61.
36. Газарян С.В., Джамирзоев Г.С. Итоги и перспективы изучения хироптерофауны Дагестана // Мат-лы межд. конф. 4-9 сентября «Млекопитающие горных территорий». М: КМК, 2005. С. 49-57.
37. Газарян С.В., Джамирзоев Г.С. Рукокрылые заповедника «Дагестанский» и прилегающих территорий // Известия Дагестанского государственного педагогического университета. Естественные и точные науки, 2007. № 1. С. 44-47.
38. Газарян С.В. Новые находки южного подковоноса *Rhinolophus euriale* в России // *Plecotus et al.* 2007. №10. С. 47-50.
39. Газарян С.В. Распространение, биология и охранный статус остроухой ночницы на Северном Кавказе // В кн.: Труды ЮНЦ РАН. Р.-н.-Д.: изд-во ЮНЦ РАН. 2007. С. 284-299.
40. Газарян, С.В. Распространение *Plecotus macrobullaris* Kuzyakin, 1965 на Российском Кавказе // Животный мир горных территорий. 2009. С. 259-263.
41. Газарян С.В., Темботова Ф.А. Новые находки рукокрылых на Центральном Кавказе // Зоологический журнал, 2007. № 86(6). С. 761-762.

42. Газарян С.В., Джамирзоев Г.С. Хироптерофауна Самурского заказника и прилегающих территорий // Труды государственного природного заповедника Дагестанский. 2008. № 2 (2). С. 106-110.
43. Газарян С.В. Остроухая ночница, *Myotis blythii* (Vespertilionidae, Myotinae) на российском Кавказе // Plecotus et al. 2017. 20. С. 30-53.
44. Газарян С.В., Джамирзоев Г.С. Новые сведения о распространении широкоухого складчатогуба *Tadarida teniotis* (Chiroptera, Molossidae) в России // Plecotus et al. 2018. № 21. С. 3-18.
45. Гептнер В.Г., Гептнер В.Г. Млекопитающие Дагестана. Сб. тр. Зоол. Музея МГУ. Т.6. М.: изд-во МГУ. – 1941. – 74 с.
46. Гилева Э.А. Хромосомная изменчивость и эволюция. М.: Наука. 1990. 140 с.
47. Грант В. А. Эволюция организмов. М: Мир. 1980. 407с.
48. Графодатский А.С., Билтуева Л.С. Гомология G-окрашенных хромосом млекопитающих // Генетика. 1987. № 23. С. 93-103.
49. Громов И.М., Гуреев., Г.А. Новиков, И.И. Соколов, П.П. Стрелков, К.К. Чапский Млекопитающие фауны СССР. Ленинград. 1963. 1100 с.
50. Гвоздетский Н.А., Голубчиков Ю.Н. Горы. М: Мысль. 1987. 399 с.
51. Гулисошвили В.З. Природные зоны и естественно-исторические области Кавказа. М: Наука, 1964. 327 с.
52. Дзеверин И.И. Возможная роль гетерохронных трансформаций в эволюции структур черепа некоторых палеарктических видов ночниц, *Myotis* (Chiroptera, Vespertilionidae) // Plecotus et al. 1999. № 2. С. 125-126.
53. Дзеверин И.И., Стрелков П.П. Таксономический статус остроухих ночниц (*Myotis blythii*, Chiroptera, Vespertilionidae) с Алтая. Зоологический журнал. 2008. Т. 87. N 8. С. 973-982.
54. Дзеверин И.И., Гхазали М.А. Биометрическая характеристика и таксономический статус остроухих ночниц, *Myotis blythii* (Chiroptera, Vespertilionidae) Крыма: размеры и форма черепа // Вестник зоологии. 2012. Т. 46. № 1. С. 59-67.

55. Дзуев Р.И. О распространении кариотипических форм кротов Кавказа // Межвед. сб. науч. трудов «Фауна, экология и охрана животных Северного Кавказа». Нальчик, 1976. Вып. 3. С. 147-153.
56. Дзуев Р.И. Кариотип ушана на Кавказе // Матер. 4-го Всесоюз. териологического общества. М: изд-во АН СССР, 1986. С. 54-55.
57. Дзуев Р.И. Закономерности географической изменчивости млекопитающих в горах Кавказа. Учебное пособие для студентов биологических отделений. Нальчик. 1989. 103 с.
58. Дзуев Р.И. К биологии серого ушана (*Plecotus austriacus*) на Кавказе // Материалы V Всесоюзн. совещания по рукокрылым «Рукокрылые». Пенза, 1990. С. 82-84.
59. Дзуев Р.И. Распространение и хромосомный набор усатой ночницы (*Myotis mystacinus*) на Северном Кавказе // Материалы научно-практ. конф. «Актуальные вопросы экологии и охраны природы водных экосистем и сопредельных территории». Краснодар, 1995. С. 114-115.
60. Дзуев Р.И. Особенности кариологической эволюции млекопитающих в горах Кавказа // Межвед. тематич. сб. научн. трудов «Вопросы экологии и растениеводства». Нальчик, 1997. С. 139-152.
61. Дзуев Р.И. Редкие и исчезающие виды млекопитающих и птиц Кабардино-Балкарии // Тез. докл. XII межресп. науч-практ. конф. «Актуальн. вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий». Краснодар, 1998. С. 140-144.
62. Дзуев Р.И., Темботова Ф.А. Хромосомные наборы пяти видов рукокрылых Кавказа // Тезисы докладов III съезда ВТО АН СССР. М., 1982. С. 316.
63. Дзуев Р.И., Хамизов Л.А. Рукокрылые Кабардино-Балкарской республики и их анализ // Материалы международной конференции «Проблемы популяционной экологии животных», посвященных памяти академика И.А. Шилова. Томск, 2006. С. 205-210.
64. Дзуев, Р.И. Чепракова А.А., Начоева Э.С. Особенности роста и развития обыкновенной полевки *Microtus arvalis macrocranius* Ogn. ($2n=46$, $NF=72$) в

- лабораторных условиях // Тез. докл. «Териофауна России и сопредельных территорий». М., 2007. С. 130.
65. Дзуев Р.И., Дзуев А.Р. Особенности кариотипической эволюции млекопитающих в горах Кавказа // Юг России: экология, развитие. Махачкала, 2013. № 4. С. 57-68.
66. Дзуев Р.И., Хашкулова М.А. Внутрипопуляционная изменчивость промеров тела и черепа центральнокавказской популяции двухцветного кожана // Известия Горского ГАУ. Владикавказ, 2015. Т. 52. Ч. 3. С. 236-241.
67. Дзуев Р.И., Хашкулова М.А., Дзуев А.Р., Евгажукова А.А. Изменчивость позднего кожана (*Eptesicus serotinus*) в условиях северного макросклона Центрального Кавказа // Современные проблемы науки и образования. Махачкала, 2016. С. 27-29.
68. Дзуев Р.И., Хашкулова М.А., Дзуев А.Р. Сравнительная цитогенетика четырех видов летучих мышей из семейства Vespertilionidae с помощью дифференциальной (G-полос) окраски // Известия Горского ГАУ. Владикавказ, 2017. Т. 54. Ч. 2. С. 191-195.
69. Дзуев Р.И., Хашкулова М.А., Барагунова Е.А., Сабанова Р.И. Внутрипопуляционная изменчивость морфофизиологических показателей рыжей вечерницы (*Nyctalus noctula* Schreber, 1174) в условиях лесостепного пояса Северного макросклона Центрального Кавказа // Естественные и технические науки. Москва, 2019. С. 224-232.
70. Динник Н.Я. Общие замечания о фауне Кавказа // Труды Ставропол. общества для изучения Сев. - Кав. края, 1911. Вып. 1. С. 1-14.
71. Динник Н.Я. Звери Кавказа // Записки Кавказского отдела Императорского русского географического общества. 1914. Кн. 27. Вып. 1. Ч. 1-2. Китообразные, копытные и хищные. 560 с.
72. Дубровский Д.И. К анализу методологических аспектов биосоциальной проблемы // Биология и современное научное познание. М., 1980. 223 с.
73. Землемерова Е.Д., Банникова А.А., Лебедев В.С., Абрамов А.В. Структура вида у млекопитающих: Криптическое разнообразие кротов (*LIPOTYRNHA*,

- TALPIDAE, EUROSCAPTO // Материалы научной конференции 21-23 октября 2015 г. ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН «Структура вида у млекопитающих». 2015. С. 33-33.
74. Иваницкая Е.Ю. Существуют ли закономерности хромосомной эволюции млекопитающих // Тезисы докладов Всесоюзного совещания ДВО АН СССР «Эволюционные и генетические исследования млекопитающих». 1990. С. 3-16.
75. Иванов, В.Г. Кариотип обыкновенной слепушонки // III конференция зоологов педвузов РСФСР. Волгоград, 1967. С. 483-486.
76. Иванов В.Г., Темботов А.К. Хромосомные наборы и таксономический статус кустарниковых полевок Кавказа // Фауна, экология и охрана животных Северного Кавказа. Нальчик: КБГУ. Вып. 1.1972. С. 45–71.
77. Исаков Ю.А. Состояние изученности авифауны СССР // Птицы СССР. Гагары. Поганки. Трубноносые. История изучения. М: Наука, 1982. С. 208-227.
78. Казаков Б.А., Ярмыш Н. Н. О фауне рукокрылых Предкавказья // Матер. 1 Всесоюзн. совещ. по рукокрылым. Л: ЗИН АН СССР, 1974. С. 69-72.
79. Казаков Б.А., Ирковский Э.Р., Исаков В.М., Зенкович Е.И. Новые находки редких рукокрылых на Северном Кавказе // Материалы к Красной книге «Редкие и нуждающиеся в охране животные». М. ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1989. С. 22-24.
80. Картавцева И.В. Внутривидовой хромосомный полиморфизм широкоареальных видов: краснохвостой песчанки и серого хомячка II Фенетика популяций // Саратов, 1985. С. 84-85.
81. Картавцева И.В., Павленко М.В., Костенко В.А., Чернявский Ф.Б. Хромосомная изменчивость и аномальные кариотипы красносерой полевки *Clethrionomys rufocanus* (Rodentia, Microtinae) // Генетика. 1998. Т. 34. № 8. С. 1106-1113.

82. Картавцева И.В., Горобейко У.В., Тиунов М.П. Современное состояние хромосомных исследований рукокрылых (Chiroptera) Дальнего Востока России // Зоологический журнал. 2014. № 93(7). С. 887-900.
83. Кожурина Е.И., Варзарева В.Г., Газарян С.В. Предварительные сведения о рукокрылых города Майкопа // Мат. научн. -практ. конф. «Животные в городе». М: ИПЭЭ РАН, 2000. С. 48-50.
84. Комаров Ю.Е., Комарова Н.А. К фауне и биологии рукокрылых Северной Осетии // Сб. науч. тр. ЦНИЛ Главохоты «Мелкие млекопитающие заповедных территорий». М, 1984. С. 131-143.
85. Кормилицина В.В. Виды рукокрылых Кавказского заповедника // 3 Съезд Всесоюзн. териол. об-ва «Млекопитающие». Красная книга России. М: изд-во Астрель, 2000. Т.2. – С.872.
86. Кириллова Н.Ю., Кириллова А.А. Популяционная экология трематод ночницы Брандта (Chiroptera, Vespertilionidae) // Материалы Междунар. науч. конф. «Биоразнообразие и экология паразитов наземных и водных ценозов». М., 2008. С. 167-170.
87. Красовский Д.Б. Материалы к познанию фауны наземных позвоночных Рутульского кантона Дагестанской АССР // Известия 2- го Сев.-Кавк. пед. Инта, 1932. Т. 9. С. 189.
88. Крускоп С.В. Эколого-морфологическое разнообразие гладконосых рукокрылых: Vespertilionidae, Chiroptera: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.08. М., 1998. 24 с.
89. Крускоп С.В., Цыцулина Е.А. Фауна и население рукокрылых (Mammalia, Chiroptera) Адлера // Материалы научно-практ. конф. «Животные в городе». М., ИПЭЭ РАН, 2000. С. 50-52.
90. Крускоп С.В. Отряд Chiroptera. В кн.: Павлинов И.Я., Лисовский А.А. (ред.). Млекопитающие России: систематико-географический справочник. М., 2002. с.73-126.

91. Крускоп С.В., Артюшин И.В. Молекулы и морфология в систематике рукокрылых: расхождение во взглядах // В сб. «Целостность вида у млекопитающих (изолирующие барьеры и гибридизация)». М., 2010. С. 46.
92. Кузякин А.П. Летучие мыши (систематика, образ жизни и польза для сельского и лесного хозяйства). М: Советская наука, 1950. 443 с.
93. Кузякин А.П. Отряд Рукокрылые. Ordo Chiroptera. Определитель млекопитающих СССР. М: Просвещение, 1965. С. 79-116.
94. Кузякин А.П. Зоогеография СССР // Учен. зап. Моск. обл. пед. ин-та им. Н.К. Крупской. 1962. Т. 109. Вып. 1. С. 3-182.
95. Кулиев Г.К., Кулиев Г.Н. Кариотипические различия у трех форм кустарниковых полевок // Изв. АН АзССР. 1978. Т.1. С. 94-97.
96. Куранова В.Н., Колбинцев В.Г., Панфилов А.Н. Биотопическое распределение и численность обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) в летний период // Герпетофауна Дальнего Востока и Сибири. Владивосток, 1978. С. 14.
97. Лакин Г.Ф. Биометрия. М: Высшая школа. 1990. 352 с.
98. Любин В.П., Формозов А.А. Изучение нижнего палеолита СССР за последние десять лет (1946-1955). М: Акад. наук СССР, 1956. 24 с.
99. Малыгин В.М. Систематика обыкновенных полевок. Москва, Наука. 1983. 208 с.
100. Мамедов Т.О. Сравнительная кариология диких и домашних полорогих Азербайджана. Автореф. дисс... канд. биол. наук. Баку, 1978. 20 с.
101. Матвеев В.А. Банникова А.А., Крамеров Д.А. Использование MIR-повторов в систематике рукокрылых на примере ночниц (*Myotis*, *Vespertilionidae*) // *Plecotus et al.* М: ИПЭЭ РАН, 2002. С. 29-34.
102. Матвеев В.А. Систематика рукокрылых Старого света по результатам исследования диспергированных повторов ДНК. Диссертация на соиск. канд... биол. наук: 03.00.08. Москва, 2004. 293 с.
103. Морозов П.Н. Популяционные и видовые характеристики летательного аппарата рукокрылых в связи с особенностями их экологии. Автореферат

- дис. на соиск. канд... биол. наук: 03.00.08 М: Ин-т эволюционной морфологии и экологии животных РАН им. А.Н. Северцова. 1994. 19 с.
104. Макгрегор Г., Варли Дж. Методы работы с хромосомами животных // Пер. с англ. В.М. Гиндилиса, Ю.Б. Юрова. Под ред. Н.Н. Воронцова. М: Мир, 1986. 272 с.
105. Огнев С.И. Звери Восточной Европы и Северной Азии. Т.1. Насекомоядные и летучие мыши // М.-Л., 1928. С. 384-631.
106. Оно С. Генетические механизмы прогрессивной эволюции // М: Мир, 1973. С. 228.
107. Орлов В.Н. Кариосистематика млекопитающих [Текст] / В.Н. Орлов. – М: Наука, 1974. – 207с.
108. Орлов В.Н., Чудиновская Г.А., Крюкова Е.П. Исследование хромосомных наборов млекопитающих // М.: Изд. МГУ, 1976. 36с.
109. Орлов В.Н., Чудиновская Г.А., Живкович С.А. Сравнительное кариологическое исследование *Microtus subarvalis* из СССР и Югославии с применением дифференциальной окраски хромосом по Гимза // Тезисы докладов 2 Съезд ВТО. 1978. С. 36-37.
110. Орлов В.Н., Булатова Н.Ш. Сравнительная цитогенетика и кариосистематика млекопитающих // М: Наука, 1983. 405 с.
111. Орлов О.Л., Орлова М.В. Рукокрылые природного парка олени ручьи и их эктопаразиты // Вестник Удмуртского университета. 2010. № 6-3. С. 40-43.
112. Павлинов И.Я., Крускоп С.В., Варшавский А.А., Борисенко А.В. Наземные звери России. Справочник-определитель // М.: изд-во КМК. 2002. 298 с.
113. Пантелеев П.А., Герехина А.Н., Варшавский А.А., Тарасов М.А. О закономерностях изменчивости грызунов в горных условиях // Зоологический журнал. 1983. Т. 62. № 3. С. 271-279.
114. Панютина А.А., Корзун Л.П., Кузнецов А.Н. Морфо-функциональный подход к вопросу о происхождении полета у млекопитающих // Териофауна России и сопредельных территорий. Материалы международного совещания. М., 2011. 364 с.

115. Плохинский Н.А. Биометрия // Изд. МГУ, 1970. 247 с.
116. Радде Г.И. Коллекции Кавказского музея. Зоология // Тифлис, 1899. Т.1. С. 18-21.
117. Раджабли С.И., Лосева М.И., Сидорова Л.Д., Дегтярева М.М. и др. Исследование хромосомных наборов лейкоцитов периферической крови у больных лейкозами и лимфогрануломатозом // Материалы Сиб. научн. конф. терапевтов «Вопросы гематологии и иммунопатологии». Новосибирск, 1967. С. 24-27.
118. Раджабли С.И., Воронцов Н.Н., Волобуев В.Т. Сравнительная кариология летучих мышей семейства Vespertilionidae (Chiroptera) // Мат. II Всесоюзн. совещ. по млекопит. «Млекопитающие». Новосибирск, 1969. С. 12-13.
119. Раджабли С.И., Крюкова Е.П. Сравнительный анализ дифференциальной окраски двух видов хомячков: даурского и китайского // Цитология. 1973. Т. 15. С. 1527-1530.
120. Радищев А.М. Материалы к познанию фауны грызунов Кабардино-Балкарской автономной области // Изв. Сев.-Кавк. краев, ст. защ. раст. Ростов н/Дону, 1926. №2. С. 83-89.
121. Рахматулина И.К. К распространению азиатской широкоушки в Азербайджане // Изв. АН Аз. ССР. Сер. биол. наук. 1970. №5-6. С. 88-89.
122. Рахматулина И.К. Материалы по экологии рукокрылых Азыхской пещеры // Рукокрылые (Chiroptera). М., Наука, 1980. С. 154-179.
123. Рахматулина И.К. Морфометрическая характеристика некоторых видов рукокрылых Азербайджана // Бюлл. МОИП, отд. Биол. 93(1). 1988. С. 34-43.
124. Резник П.А. О значении летучих мышей (Chiroptera) в борьбе с малярией // Природа, 1936. С. 126-127.
125. Россиков К.Н. Обзор млекопитающих долины реки Малка // Записки АН. М., 1887. 98с.
126. Россиков К.Н. В горах северо-западного Кавказа (Поездка в Заагдан и к истокам р. Большой Лабы с зоогеографической целью) // Известия

- императорского Русского географического общества. С.-Петербург, 1890. Т. XXVI. С. 193-256.
127. Росина В.В., Барышников Г.Ф. Динамика сообщества плейстоценовых рукокрылых (Chiroptera, Mammalia) палеолитической стоянки Матузка (Северный Кавказ) // Матер. междунард. симпоз. «Позднекайнозойская геологическая история севера аридной зоны». Ростов-на-Дону, 2006. С. 252-255.
128. Сатунин К.А. Обзор исследований млекопитающих Кавказского края // Зап. Кавказского отдела Императорского Русского географического общества. 1903. С.1-314.
129. Сатунин К.А. Первое дополнение к списку млекопитающих Кавказского края // Известия Кавказского музея. 1908. Т. 4. Вып. 1-2. С. 47-50.
130. Сатунин К.А. Млекопитающие Кавказского края // Кавк. музей. Серия А. 1915. Т.1. 410 с.
131. Сатунин К.А. Млекопитающие Кавказского края // Тбилиси, 1920. Т. 2. 223 с.
132. Сельникова О.П., Антонова Л.А., Моисеева А.В., Нестеренко Е.Ю., Ботвинкин А.Д. Случай бешенства у человека в Украине, связанный с укусом летучей мыши // Эпидемиология и инфекционные болезни. 2006. №5. С. 55-56.
133. Смирнов Д.Г. Находки рукокрылых в Ахштырской пещере (Краснодарский край) // Plecotus et.al. №4. 2001. С.64-68.
134. Соколов В.Е., Баскевич М.И., Ковальская Ю.М. Ревизия обыкновенных березовых мышей из Кавказа: родственный вид *Sicista caucasica* Виноградов и *S. kluchorica* Сп. n. (Rodentia, Dipodoidea) // Зоологический журнал. 1981. № 60 (9). С. 1386-1393.
135. Соколов В.Е., Баскевич М.И., Лукьянова И.В. К вопросу о распространении одноцветных мышовок (Rodentia, Zoaropidae) Кавказа // Зоологический журнал, 1987. № 66 (11). С. 1730-1736.

136. Соколов В.Е., Темботов А.К. Позвоночные Кавказа. Млекопитающие. Насекомоядные // М: Наука, 1989. 547 с.
137. Соколов В.Е., Ковальская Ю.М., Баскевич М.И. О видовой самостоятельности мышовки Штранда *S. strandi* Formosov (Rodentia, Dipodoidea) // Зоологический журнал. 1989. № 68 (10). С.95-106.
138. Стрелков П.П., Ункурова В.И, Медведева Г.А. Новые данные о нетопыре Куля (*Pipistrellus kuhiii*) и динамика его ареала в СССР // Зоол. журн. 1985. Т. 64. Вып. 1. С. 87-97.
139. Стрелков П.П., Ильин В.Ю. Рукокрылые (Chiroptera, Vespertilionidae) юга Среднего и Нижнего Поволжья // Труды зоол. ин-та АН СССР. 1990. С. 42-167.
140. Стрелков П.П., Волобуев В.Г. Идентичность кариотипов в роде *Myotis* – Млекопитающие (эволюция, кариология, фаунистика, систематика) // Новосибирск, 1969. С. 14-15.
141. Сухомесова М.В. Особенности биоресурсного потенциала хищных млекопитающих северного макросклона Центрального Кавказа. Диссер. на соиск. ученой степени к.б.н. Владикавказ, 2013. 240 с.
142. Темботов А.К. Млекопитающие Кабардино-Балкарской АССР. Нальчик: Эльбрус, 1960. 195с.
143. Темботов А.К. Определитель млекопитающих Северного Кавказа. Нальчик, 1965.
144. Темботов А.К. География млекопитающих Северного Кавказа. Нальчик: Эльбрус, 1972. 245 с.
145. Темботов А.К., Шхашамишев Х.Х. Животный мир Кабардино-Балкарии. Нальчик: Эльбрус, 1984. 180с.
146. Темботов А.К., Дзуев Р.И. Об актуальных задачах изучения ареалов рукокрылых Кавказа // Рукокрылые. 1988. С. 92-96.
147. Темботов А.К., Дзуев Р.И. Об актуальных задачах изучения ареалов рукокрылых Кавказа // Рукокрылые: морфол., экол., эхолок., паразиты, охрана. Киев, 1989. С. 92-96.

148. Темботова Ф.А. Млекопитающие Кавказа и омывающих его морей. Определитель. М: Товарищество научных изданий КМК. 2015. 352 с.
149. Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции // Институт биологии развития АН СССР. М: Наука, 1973. 280 с.
150. Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. и др. Краткий очерк теории эволюции. М: Наука, 1977. 302 с.
151. Туров С.С. Опыт систематического обзора млекопитающих Осетии (Северный Кавказ) // Уч. зап. Северо-Кавказ. ин-та краевед. Владикавказ, 1926. Вып.1. С. 311-337.
152. Туров С.С., Турова-Морозова Л.Г. Материалы по изучению млекопитающих Северного Кавказа и Закавказья // Изв. Горского пед. ин-та. Владикавказ, 1929. Т.6. С.157-186.
153. Фаттаев М.Д., Кулиев Г.К. Сравнительное исследование кариотипов трех видов летучих мышей из семейства Vespertilionidae с помощью дифференциальной окраски // Извн. АН. АзербССР. серия биол. наук, 1976. С. 43-89
154. Фаттаев М.Д. Сравнительная кариология некоторых рукокрылых Азербайджана (цитологический и эволюционный аспекты). Баку, 1978. 25с.
155. Формозов А.Н. Заметки о млекопитающих Северного Кавказа // Уч. зап. Сев.- Кав. ин-та краеведения. 1926. С. 75-90.
156. Хабилов Т.К. Фауна Республики Таджикистан // Млекопитающие Рукокрылые. Душанбе, Изд-во «Дониш», 1992. Т. XX. Ч. 7. 351 с.
157. Хатухов А.М., Дзуев Р.И., Темботов А.К. Новые кариотипические формы у кустарниковых полевок (*Pitymys*) Кавказа // Зоол.журнал. – 1978. Т.57. Вып.10. С.1566-1570.
158. Хатухов А.М. Кустарниковые полевки Кавказа. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Свердловск. 1982. 23 с.
159. Хуламханова М.М. Эколого-биологические особенности гудаурской полевки (*Chionomys gud* Satunin, 1909) на Кавказе. Диссер. на соиск. ученой степени к.б.н. Нальчик, 2007. 223 с.

160. Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М: Наука, 1980. 277 с.
161. Шифферс Е.В. Растительность Северного Кавказа и его природные кормовые угодия. М: АН СССР, 1953. С. 3-399.
162. Шуберт Г.Г. Ботанический атлас Шуберта как вспомогательное дополнение ко всякому учебному руководству с приложением краткого пояснительного текста в переводе Н.И. Раевского. 3-е изд. Санкт-Петербург: Ф.А. Битепаж, 1887. №10. 68 с.
163. Шхашамишев Х.Х. Типы ареалов млекопитающих Кавказа в связи с высотнопоясной структурой ландшафтов // 5 съезд ВТО АН СССР. М., 1990. Т. I. С. 155-156.
164. Шхагапсоев С.Х., Волкович В.Б., Старикова Н.В. Растительный покров Кабардино-Балкарии и его охрана. Нальчик: Эльбрус, 2002. 95 с.
165. Шхагапсоев С.Х., Старикова Н.В. Анализ естественной дендрофлоры Кабардино-Балкарии. Нальчик: Издательство Кабардино-Балкарского университета. 2002. 113 с.
166. Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение . 2 изд. М., 1981.
167. Ярмыш Н.Н., Казаков Б.А. Находки редких рукокрылых в Предкавказье // Редкие виды млекопитающих и их охрана. Материалы II Всесоюзного совещания. М: Наука, 1977. С. 67.
168. Ярмыш Н.Н., Казаков Б.А., Сони́на И.Ю., Усвайская А.А. Новые находки рукокрылых на Северном Кавказе // В кн.: Рукокрылые (Chiroptera). М: Наука, 1980. С. 72-77.
169. Artyushin I.V., Lebedev V.S., Bannikova A.A., Krusko S.V. A molecular reappraisal of the taxonomic status of *Eptesicus serotinus turcomanus* // *Vespertilio*. 2012. T.16. P. 31-42.
170. Artyushin I.V., Lebedev V.S., Smirnov D.S., Krusko S.V. Taxonomic position of the Bobrinski's serotine (*Eptesicus bobrinskoi*, Vespertilionidae, Chiroptera) // *Acta Chiropterologica*. Polska Akademia Nauk (Poland), 2012. T. 14. № 2. P. 291-303

171. Artyushin, I.V., Bannikova A.A., Lebedev V.S., Kruskop S.V. Mitochondrial DNA relationships among North Palaearctic *Eptesicus* (Vespertilionidae, Chiroptera) and past hybridization between Common Serotine and Northern Bat // *Zootaxa*. Magnolia Press (New Zealand), 2009. T. 2262. P. 40-52
172. Artyushin I.V., Bannikova A.A., Lebedev V.S., Kruskop S.V. North palearctic serotines, molecular Study // *Abst. VI European Congress of Mammalogy*. Paris, France, 2011. P. 77
173. Asher R.J., Martin T.V. Neither a Rodent nor a Platypus: a Reexamination of *Necrolestes patagonensis* Ameghino // *Biology Journal of Mammalian Evolution*. Sep. 2009. P. 204-225.
174. Baker R.J., Patton J.L. Karyotypes and karyotypic variation of North American vespertilionid bats // *Mammal*. 1967. №48. P. 270-286.
175. Capanna E. Chromosomal rearrangement and speciation in progress in *Mus musculus* // *Folia Zoologica*, 1980. №29. P. 43.
176. Capanna E., Givitelli M.V. Chromosomes di alcune spesiedi microchiroterri itallani // *Boll. Zool.*, 1964. V. 31(2). P. 21-30.
177. Capanna E., Givitelli M.V. Chromosomal mechanisms in the evolution of chiropteran karyotype // *Chromosomal tables of Chiroptera*. *Caryologia*. 1970. Vol. 23. № 1. P. 79-111.
178. Capanna E., Cristaldi M.V., Perticone P., Rizzoni M. Identification of chromosomes involved in the 9 Robertsonian fusions of the Apennine Mouse with 22 – chromosome karyotype // *Experientia*. 1975. Vol. 31. №3. P. 294-296.
179. Capanna E., Gropp A., Winking H. Robertsonian metacentrics in the mouse // *Chromosoma*. 1976. Vol. 58. P. 341-353.
180. Corbert G.B. The mammals of the Palearctic Region: A taxonomic review // *British museum (Natural History) L.: Ithaca: Cornell Univ. Press*. 1970. P. 314.
181. Ford C.E., Hamerton G.L. A colchicine hypotonic citrate squash suquence for mammalian chromosomes // *Stain. Technol*. 1956. Vol. 31. P. 247-251.
182. Hooper S.R. Molecular phylogenetics of the chiropteran family Vespertilionidae *Acta Chiropterologica* // 5 (suppl), 2003. P. 1-63.

183. Hsu T.C., Benirschke K. An atlas of Mammalian // Berlin: Heidelberg and N.-York, 1968. 2. Vol. 86. P. 1-196.
184. Hughes A. Some effects of abnormal tonicity on dividing cells in chick tissue cultures // Quart. J. Microsc. Sci. 1952. Vol. 93. №2. P. 207.
185. Karataş A., Sözen M., Matur F. Karyology of some bat species // Chiroptera: Rhinolophidae, Molossidae from Turkey Mammalian biology. 71 (3). 2006. P. 159-163.
186. Kratochvil J., Schadelkriterien der Wild- und Hauskatze (*Felis silvestris silvestris* Schreb. 1777 und *F. s. f. catus* L. 1758) // Acta Sei. Nat. Acad. Sei. Bohemoslov, 1973. №7 (10). P. 1-50.
187. Kruskop C.V., Esipov D.S., Prokhorov L.V., Sidorenko E.V., Kozshikova O.V. Study of the extract of reindeer antler poulder incyt ologenological experiments // Journal Advances in Gerontology, 2012. Tom 20, №3, p. 43-44.
188. La Cour L. Acetic – ofcein: A new stain fixtive for chromosomes // Stain. Techn. 1941. Vol. 16. P. 169-174.
189. Lack J.B., Roehrs Z.P., Stanley C.E., Ruedi M.R. A molecular phylogenetics of *Myotis* indicate familial-level divergence for the genus *Cistugo* (Chiroptera) // Journal of Mammalogy, 2010. 91 (4). P. 976-992.
190. Makino S., Nishimura I. Water pretreatment squash technique // Stain. Technol. 1952. Vol. 27. №1. P. 1-7.
191. Matthey R., Chiarelli A.B., Capanna E. The chromosome formulae of eutherian mammals. -In: Cytotaxonomy and vertebrate evolution // N.V. Acad.press, 1973. P. 532-616.
192. Painter T.S. A comparative study of the chromosomes of mammals // Amer. Natur., 1925. Vol. 59. P. 385-409.
193. Rothfels K., Siminovitch L. Air drying technique for flattening chromosomes in mammalian cells grown in vitro // Stain. Technology. 1958. Vol. 33. P. 73.
194. Ryder O.A. Chromosomal polymorphism in *Equus hemionus*. Cytogenet // Cell Genet. 1978. Vol. 21. P. 177-183.

195. Sachs L. Simple methods for mammalian chromosomes // *Stain.Technol.* 1953. Vol.28, P.169.
196. Seabright, M.A rapid banding technique for human chromosomes // *Lancet*, 1971. Vol.2. № 7731. P. 971-972.
197. Spitzenberger F., Strelkov P.P., Winkler H., Haring E. A preliminary revision of the genus *Plecotus* (Chiroptera, Vespertilionidae) based on genetic and morphological results // *Zoologica Scripta.* 2006. № 35(3). P. 187-230.
198. Tgjo I.H., Lewan A. The chromosomes number of man // *Hereditas.* 1956.
199. Todd N.B., Theor J. Karyotypic fissioning and canid phylogeny // *Biol.* – 1970. Vol. 26. P. 445-480.
200. Todd N.B. Chromosomal mechanisms in the evolution of artiodactyls // *Paleobiology*, 1975. Vol. 1. № 2. P. 175-188.
201. White M.S. *Animal cytology and evolution* // *Srd eol.* Cambridge: Cambridge Univ. press, 1973. P. 962.
202. Winiwarter H. von Études sur la Spermatogenèse humaine // *Arka. de Biologie*, T.27. 1912. P.73-89.
203. Yosida T.H., Sagal T. Similarity of Giemsa banding patterns of chromosomes in several species of the genus *Rattus* // *Chromosoma.* 1973. Vol. 41. P. 93-101.

Приложение



Рис. 30. Коллекция ночницы остроухой зоологического музея КБГУ



Рис. 31. Коллекция вечерницы рыжей зоологического музея КБГУ



Рис.32. Коллекция нетопыря-карлика зоологического музея КБГУ



Рис. 33. Коллекция кожана двухцветного зоологического музея КБГУ

