

УДК 591.5:599.426(470.331)

DOI: 10.26456/vtbio293

РЕЗУЛЬТАТЫ МОДЕЛИРОВАНИЯ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РУКОКРЫЛЫХ НА ТЕРРИТОРИИ ТВЕРСКОЙ ОБЛАСТИ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ МЕТОДА МАКСИМАЛЬНОЙ ЭНТРОПИИ

Е.А. Христенко¹, А.А. Емельянова²

¹МОУ СОШ № 46, Тверь

²Тверской государственный университет, Тверь

Проведен анализ пространственного распределения рукокрылых в Тверской области методом математического моделирования MaxEnt, реализованный при помощи пакета прикладных программ Maxent (ver. 3.3.3k) и ArcGIS 10.2. Выявлено, что на вероятность обнаружения летучих мышей в регионе оказывают влияние сочетания ряда экологических факторов, среди которых наибольшее значение имеют: высота над уровнем моря, средние температуры самого теплого месяца и плотность населения. Хироптерофауна Тверского Верхневолжья распределена неравномерно, что обусловлено пространственной локализацией наиболее благоприятных мест обитания, преимущественно приуроченных к долинам крупных рек, озерам Валдайской возвышенности и водохранилищам. Отмечаются видовые особенности в требованиях к условиям обитания.

Ключевые слова: *Chiroptera, летучие мыши, Nyctalus noctula, Vespertilio murinus, Eptesicus nilssonii, Pipistrellus nathusii, Тверская область, пространственное распределение, метод максимальной энтропии.*

Введение. Знание географического распространения видов – важная задача биологии. Изучение экологических ниш позволяет выявить предпочитаемые условия жизни для изучаемого вида (Kramer-Schadt et al., 2013). Обычно практические данные представляют собой набор географических координат, где были зафиксированы виды, для объяснения особенностей распространения привлекаются данные по ряду экологических переменных: температура, среднее количество осадков, высота над уровнем моря и т.д., которые измеряются или оцениваются для региона исследования. Моделирование пространственного распределения позволяет предсказать, какие районы рассматриваемого региона располагают наиболее благоприятными условиями для обитания объекта изучения (Anderson, Martinez-Meyer, 2004). В последнее десятилетие набирает популярность метод максимальной энтропии (MaxEnt). Безусловным

преимуществом данного метода является то, что он применяется на основе только “положительных” данных о наличии вида и не требует подробного исследования территории (Phillips, Elith, 2011). Метод был опробован при моделировании пространственного распределения рукокрылых (отр. Chiroptera) в Тверской области; в ходе исследования была обнаружена видовая специфика моделей (Емельянова, Христенко, 2017б). Ввиду этого представляет интерес анализ пространственного распределения населения отдельных видов рукокрылых в Тверской области с использованием метода максимальной энтропии и оценка доли факторов в общем влиянии на распространение этих видов.

Материал и методы исследования. Сбор полевого материала проводился в период с июля 2010 г. по апрель 2016 г., при этом использовалось сочетание современных методик с традиционными методами исследований: маршрутный и стационарный акустический мониторинг, отлов паутиными сетями и мобильной ловушкой конструкции Борисенко, осмотр зимних убежищ, поиск летних дневных убежищ.

Метод эхолокационного мониторинга разработан хироптерологами Лондонского института зоологии Университетского колледжа Лондона (Institute of Zoology, Zoological Society of London) и Британской организации по защите летучих мышей (Bat Conservation Trust) (Russ et al., 2003, 2005; Jones et al., 2013). Согласно данной методике в период 2010–2015 гг. было проложено 16 маршрутов в 16 административных районах Тверской области (из 36 районов). Используемый в исследовании bat-детектор с расширением по времени Tranquility Transect работает путем оцифровки сигналов высокой частоты с помощью аналого-цифрового преобразователя и хранения оцифрованных сигналов. Данный детектор замедляет ультразвуковые сигналы, и они могут быть прослушаны в качестве растянутых сигналов на слышимой частоте. Для исследования была выбрана комбинация $320\text{мс} * 10$, то есть 320 мс идет запись сигнала, затем он растягивает в десять раз и воспроизводится в течение 3,2 с, после чего происходит следующая запись (Russ et al., 2005; Jones et al., 2013). Запись эхолокационных сигналов производилась на карту памяти звукозаписывающего устройства ZOOM H2. Фиксация пространственных данных проводилась при помощи gps-навигаторов марок Garmin eTrex Venture HC и Pioneer. Данные о маршруте сохранялись на HD – карте gps-навигатора, координаты положения летучих мышей определяли с помощью наложения звукового файла и данных gps-навигатора. Всего было сделано 78 повторов маршрутов, общая длина которых составила 3135 км, записано около 129 часов аудиозаписей, зарегистрировано 1478 ультразвуковых сигналов

летучих мышей (Емельянова и др., 2016; Емельянова, Христенко, 2017а).

Расшифровка эхолокационных сигналов, сохраненных на HD-карте звукозаписывающего устройства, проводилась при помощи программы BatSound.

Записанные сигналы отображались в виде спектрограмм (сонограмм). Окно программы состоит из анализируемой области и средств настройки на верхней строке с иконками под ней для быстрого пользования. В анализируемой области: ось Y (по вертикали) – частота (кГц) и ось X (по горизонтали) – время (сек. или мс.). Некоторые особенности настроек: минимальная частота – 0, а максимальная частота – 113500 Гц (у европейских видов рукокрылых основные эхолокационные сигналы ниже 113 кГц, поэтому для просмотра частот достаточно этой точки). Несмотря на предоставляемую указанной хироптерологической программой возможность автоматического определения видовой принадлежности ультразвуковых сигналов, в наших изысканиях поиск сигналов, измерение их параметров и определение производились непосредственно исследователем. При определении учитывались: форма сигнала, длина звуковой дорожки, значения минимальных, максимальных и пиковой частот, а также продолжительности сигналов. Основные звуковые параметры, отраженные в сонограммах, сопоставлялись с эталонными согласно определителю европейских видов рукокрылых по звуковым сигналам (Dietz et al., 2009). При затруднении видовой идентификации проводился дополнительный уточняющий анализ при помощи более современной хироптерологической программы Sonobat (Szewczak, 2010, Walters et al., 2012; Walters et al., 2013). Ввиду внутривидовой вариативности эхолокационных сигналов у летучих мышей нами было проведено тестирования корректности определения при помощи программ BatSound и Sonobat. Были записаны звуковые сигналы 7 видов рукокрылых, отловленных паутиными сетями и мобильной ловушкой Борисенко, которые в дальнейшем расшифровывались на компьютере при помощи указанных программ. Тестирование показало, что с помощью программы BatSound были правильно идентифицированы 4 из 7 видов, при помощи программы Sonobat – 7 видов (Емельянова, Христенко, 2017а). Отметим, что достоверность определения отличается у различных групп рукокрылых. Для группы сигналов рода *Pipistrellus* степень корректности видовой идентификации достигает 82,6% у *Pipistrellus nathusii* и 97,6% у *Pipistrellus pipistrellus* (Walters et al., 2012, 2013; Jones et al., 2013). У рода *Nyctalus* данные показатели варьируют в пределах от 82% (у *Nyctalus leisleri*) до 97% (у *Nyctalus lasiopterus*). Более низкие показатели степени достоверности наблюдается у рода *Myotis* ввиду

спектрального и временного сходства их эхолокационных сигналов. Группа сигналов *M. brandtii*/*M. daubentonii*/*M. mystacinus* различается корректно лишь в 49,2 – 53,9% случаев. В то же время показатель достоверности у *Myotis nattereri* и *Myotis dasycneme* составляет 80,7% и 75,9% соответственно (Walters et al., 2012; Walters et al., 2013).

Стационарный эхолокационный мониторинг проводился в июле 2014 и 2015 гг. Bat-детектор устанавливался стационарно и фиксировал все ультразвуковые сигналы летучих мышей, кормившихся поблизости от аппарата. Одновременно со стационарным ультразвуковым мониторингом рукокрылых отлавливали с помощью паутиной сети (общие размеры 6 x 2,4 м, толщина нити – 0,08 мм, ячейка – 14 мм) и мобильной ловушки конструкции Борисенко (Борисенко, 1999). За период 2014-2015 гг. было произведено 14 отловов. Изучение рукокрылых в зимних местах обитания проводилось в подземных полостях в Старицком р-не – в штольнях «Ледяная», «Лисичка», «Парабеллум», «Сельцо»: в период 2015-2016гг. состоялось 9 выездов. Животные определялись, регистрировался пол, возраст, физиологическое состояние, проводилась морфометрия, в зимних укрытиях производился подсчет рукокрылых, фиксировались характер размещения зверьков и склонность к скоплению в группы (Кузякин, 1950; Кожурина, 1997, Павлинов и др., 2002; Dietz et al., 2004).

Для моделирования использовался пакет прикладных программ Maxent (ver. 3.3.3k) и ArcGIS 10.2, который предоставляет пользователю средства выбора и просмотра разнообразных геоданных, их редактирования, анализа и вывода (Elith et al., 2011; Kramer-Schadt et al., 2013; Phillips et al., 2006; Phillips, Elith, 2011; Ward et al., 2009). Результатами моделирования ареалов в программе MaxEnt являются: схемы распространения вида по региону, таблица значений корреляций данных по встречам вида с экогеографическими параметрами и схема соответствия между модельным и «проверочным» шагами расчетов (Phillips et al., 2006). Для выделения по результатам моделирования «оценочного оптимума» используется «относительная вероятность», значения которой варьируют в пределах от 0 до 1. Для биоклиматического моделирования использовались геоклиматические параметры, полученные на образовательном геопортале ТвГУ (Образовательный геопортал Тверского государственного...).

Для построения моделей были использованы:

1. GPS-данные о 960 географических координатах мест, где при помощи bat-детектора с расширением по времени были зарегистрированы звуковые сигналы летучих мышей во время маршрутных и стационарных исследований;

2. данные о распространении рукокрылых по территории Тверской области, полученные в ходе собственных исследований: отловов, изучения мест зимовок и летних дневных убежищ (Емельянова и др., 2014; Емельянова и др., 2016; Емельянова и др., 2020);

3. данные о распространении летучих мышей по территории Тверской области, полученные из литературных источников и при изучении коллекций Зоологического музея МГУ (Строганов, 1936; Юргенсон, Юргенсон, 1951; Шапошников и др., 1956; Крускоп, 1996; Глушкова, Федутин, 2002; Глушкова, Крускоп, 2007).

В анализе было использовано 50% точек gpr-координат мест регистрации летучих мышей для построения модели и 50% для ее проверки. Проверка достоверности модели проводилась количественно. Каждая модель распространения вида подвергалась репликации. Суть репликации состоит в том, что каждая модель строится несколько раз. При репликации используется кросс-валидация, во время которой образцы разбиваются на группы равного размера и модель создается по каждому из них отдельно. Оставшиеся группы потом используются для оценки точности (Phillips et al., 2006; Phillips, Dudik, 2008). Было проведено 10 репликаций для каждой модели и итоговая модель является средним арифметическим всей информации кросс-валидации.

Результаты и обсуждение. Территория Тверской области расположена в средней части Восточно-Европейской равнины, в верховьях рек Волги, Западной Двины, Мсты и притоков рек, впадающих в оз. Ильмень, на площади 84,3 тысячи квадратных километров, между 55,5⁰ и 59,0⁰ северной широты и 31-39⁰ восточной долготы. Область занимает промежуточное положение между районами с морским климатом на западе и континентальным климатом на востоке. На востоке выпадает 550-600 мм осадков в год, на западе – 700-750 мм. На севере и северо-востоке области среднегодовые температуры достигают +3,0 и +3,1⁰С, на западе и юго-западе - +3,7-+3,9⁰С. Меньше всего различаются на территории Тверской области температурные условия весной, летом и осенью. В эти сезоны года некоторые различия температуры наблюдаются при движении с севера на юг. Наиболее резкие различия имеются в зимних температурах, и их изменение происходит на территории области с востока на запад. Изотермы января проходят в долготном направлении, а изотермы апреля, июля и октября – в широтном (Широкова, 1960). Тверская область находится в переходной зоне от таежных к хвойно-широколиственным лесам. При этом большая часть области попадает в зону смешанных лесов, лишь её северная часть

заята тайгой (южно-таёжные леса). Граница между зоной смешанных лесов и южной тайгой проходит примерно по линии Лесное-Молоково-Красный Холм. (Дорофеев и др., 1992). Зональные особенности находят свое выражение прежде всего в почвенно-растительном покрове. Из хвойных пород на востоке области несколько преобладает сосна, на западе – ель. При движении с востока на запад сосновые и сосново-мелколиственные леса постепенно переходят в елово-мелколиственные и еловые леса. Почти по всей территории области разбросаны элементы широколиственных пород, но чем дальше на запад, тем примесь широколиственных пород значительнее. На крайнем западе имеются небольшие островки дубрав (Невский, 1960).

На территории Тверской области выделяется несколько физико-географических провинций, различающихся между собой устройством верхней части земной коры, возрастом, высотой и характером рельефа, особенностями гидрографической сети, четвертичными отложениями, почвенно-растительным покровом и климатом: Прибалтийская, Валдайская, Верхневолжская и Смоленско-Московская (Дорофеев и др., 1992; Дорофеев, 2009) (рис. 1).

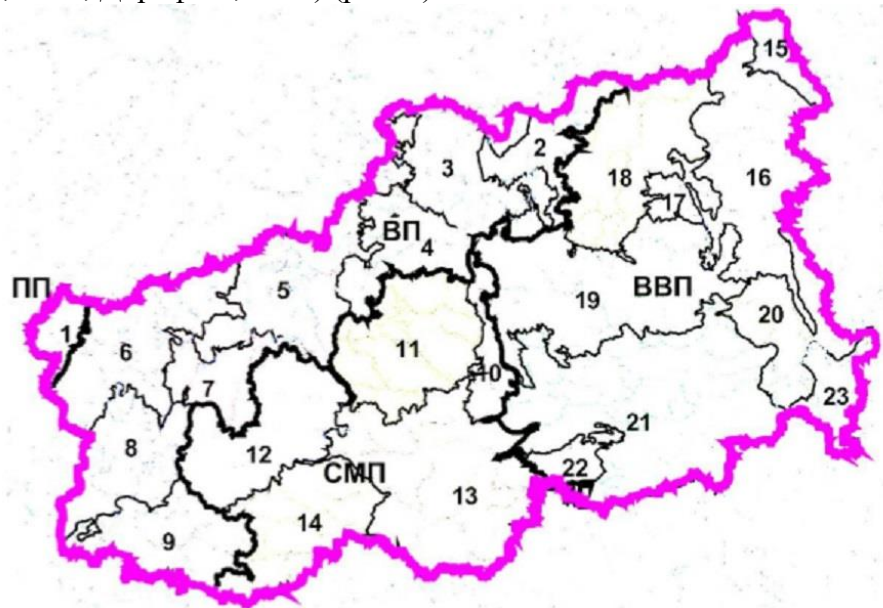


Рис. 1. Схема физико-географического районирования Тверской обл., где: 1-23 – физико-географические районы; ПП – Прибалтийская провинция; ВП – Валдайская провинция; СМП – Смоленско-Московская провинция; ВВП – Верхневолжская провинция (по Дорофеев, 1992, 2004, 2009)

Таким образом, на территории рассматриваемой области наблюдается градиент условий внешней среды, как абиотических, так

и биотических. Представляет интерес подробный анализ влияния внешних факторов и их сочетаний в разных частях региона на вероятность встреч рукокрылых. Обсуждения моделей распространения рукокрылых в пределах Тверской области производится в рамках физико-географических провинций.

Пространственные модели распределения наиболее распространенных рукокрылых Тверской области.

В ходе исследований были созданы модели пространственного распределения для рыжей вечерницы *Nyctalus noctula* (*N. noctula*), двухцветного кожана *Vespertilio murinus* (*V. murinus*), северного кожана *Eptesicus nilssonii* (*E. nilssonii*), лесного нетопыря *Pipistrellus nathusii* (*P. nathusii*). Ввиду недостаточности данных для остальных видов данные модели не создавались. Результирующее изображение цветами показывает расчётную вероятность того, что условия для находки подходящие: красный цвет и близкие к нему оранжевый и желтый цвета указывают на высокую вероятность подходящих условий для вида (1–0,77); зелёный цвет и его оттенки — условия, похожие на те, в которых фиксировались летучие мыши (0,69–0,38); оттенки синего – маловероятные условия (0,31–0).

Nyctalus noctula (Schreber, 1774) – Вечерница рыжая

Для создания модели пространственного распределения рыжей вечерницы были использованы GPS-данные о 282 точках, где был зафиксирован данный вид (рис. 2). Модель является статистически достоверной (AUC=0.822) (рис. 3).

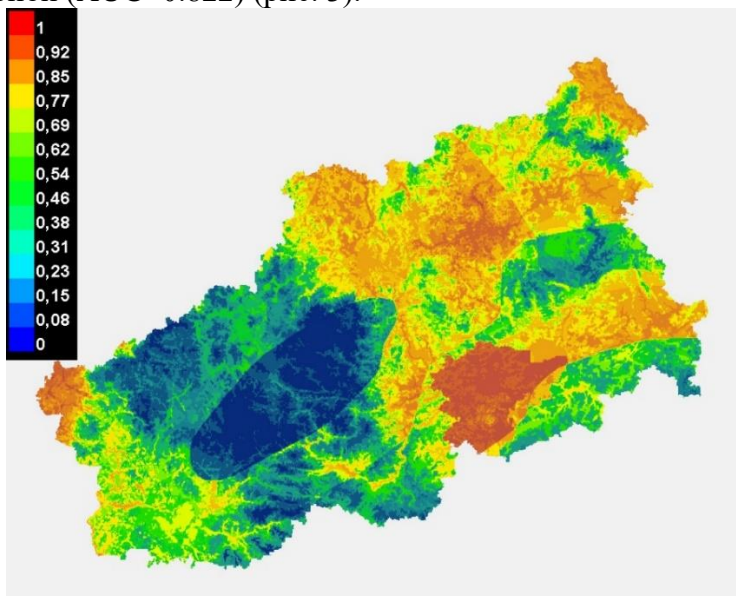


Рис. 2. Модель пространственного распределения *Nyctalus noctula* на территории Тверской области

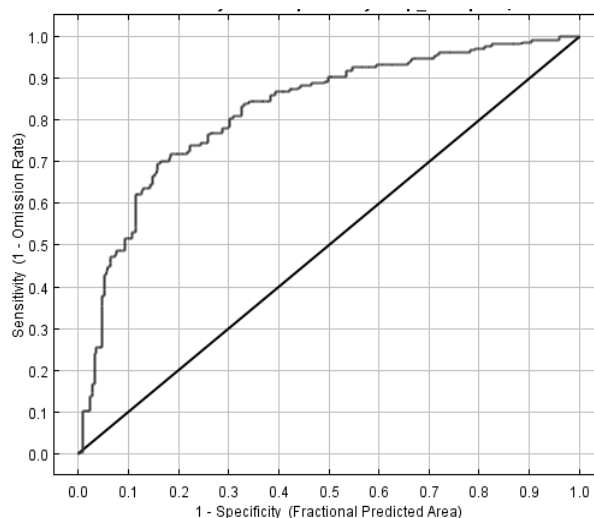


Рис. 3. Показатель AUC (площадь под ROC-кривой) модели распределения *Nyctalus noctula* на территории Тверской области

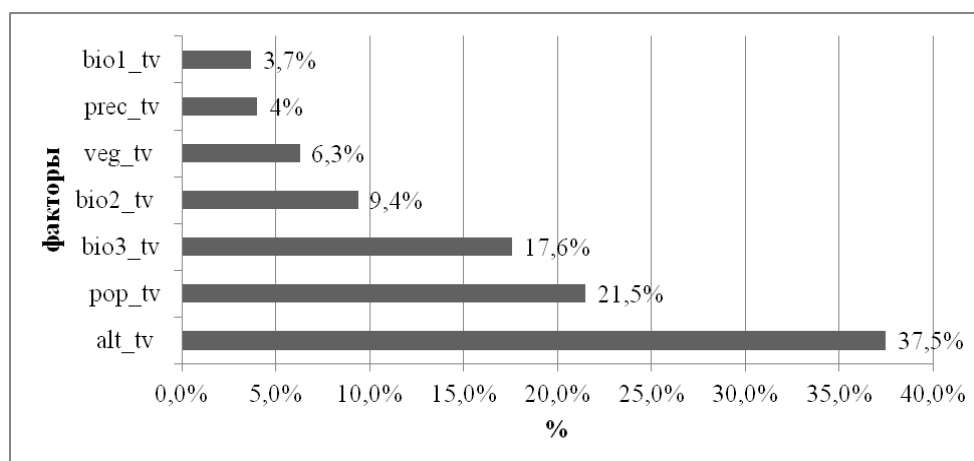


Рис. 4. Доля факторов в общем влиянии на распространение *Nyctalus noctula* на территории Тверской области, где: alt_tv – высота над уровнем моря; pop_tv – плотность населения; bio3_tv – средняя температура самого теплого месяца; bio2_tv – среднегодовая температура; veg_tv – растительность; prec_tv – среднегодовые осадки; bio1_tv – средняя температура самого холодного месяца

Рыжая вечерница на территории Тверской области является массовым, широко распространенным видом (Глушкова и др., 2006; Емельянова и др., 2014; Христенко, 2015; Емельянова и др., 2016).

Согласно модели, факторы, оказывающие наибольшее влияние на пространственное распределение рыжей вечерницы в Тверской области: высота над уровнем моря (37,5%), плотность населения (21,5%), средняя температура самого теплого месяца (17,6%) и

лесистость (6,3%) (рис. 4). Незначительное влияние среднегодового и средне январского температурного режима (4% и 3,7% соответственно) может быть объяснено тем, что данный вид на территории Тверской области не остается на зимовку, а предпочитает откочевывать в более южные регионы (Кузякин, 1950).

В целом можно отметить высокие показатели вероятности обнаружения рыжей вечерницы в пределах Тверской области. Согласно модели пространственного распределения, пригодной для обитания данного вида является более 50% территории исследуемого региона. Данные показатели объясняются экологической пластичностью *N. noctula*, обитающей в широком спектре местообитаний (Dietz et al., 2009).

Северо-западная часть Торопецкого р-на, расположенная в **Прибалтийской провинции**, отличается мягким с наименьшей континентальностью климатом и повышенным количеством осадков (Дорофеев и др., 1992; Макаренко, 2014). По лесорастительному районированию относится к юго-западному району хвойных лесов с участием липы и дуба, лесистость составляет 62,1%. Сосновые леса и старовозрастные ельники с включениями широколиственных пород обеспечивают рыжую вечерницу большим выбором естественных убежищ (Воробьев, Пажетнов, 2000). Вероятность встречи *N. noctula* $\geq 0,69$. Прибалтийскую провинцию можно охарактеризовать, как обладающую благоприятными условиями для обитания рыжей вечерницы. Согласно модели пространственного распределения, максимальная вероятность обнаружения особей данного вида (0,85-1) относится к бассейнам рек Кунья, Сережа, Большая Смата, Малая Смата и Алешина (рис. 2).

Моделирование пространственного распределения рыжей вечерницы показало, что на территории Торопецкого, Андреапольского, Осташковского и Фировского р-нов, расположенных на северо-западе **Валдайской провинции**, наиболее подходящими для обитания вида являются бассейны рек Оборля (вероятность встречи – 0,62-0,92), Граничная (0,54-0,69), Валдайка (0,54-0,77), Западная Двина (0,54-0,77) и озер Селигер (0,62), Стерж (0,54), Волго (0,54), Шлино (0,77) и Глубокое (0,62). Низкие показатели вероятности встречи данного вида наблюдаются в районе Рвеницких гор (0,08-0,31), Торопецкого поднятия (0,08-0,38), Валдайской (0,08-0,31) и Осташковской (0,08-0,38) гряд. Мягкий влажный климат со среднеиюльскими температурами около +17°C, наличие по берегам рек Западная Двина, Торопа и Межа дубрав обеспечивают комфортные для обитания рыжей вечерницы условия (Дорофеев и др., 1992). Вероятность встречи данного вида на юго-западе провинции $\geq 0,46$. Максимальным набором благоприятных

факторов для обитания *N. noctula* обладают северо-восточные районы Валдайской провинции. Вероятность обнаружения рыжей вечерницы в бассейне рек Мста, Кемка, Березайка, озер Кафтино, Пирос, Бологое и Вышневолоцкого водохранилища $\geq 0,85$ (рис. 2).

Повышение вероятности обнаружения рыжей вечерницы в **Смоленско-Московской провинции** наблюдается с севера на юг. В зоне с пониженными среднеиюльскими температурами ($+16^{\circ}\text{C}$ – $+16,5^{\circ}\text{C}$) и высотой над уровнем моря 200-346 м. отмечены низкие показатели вероятности обнаружения данного вида: от 0-0,15 в Кувшиновском (Цнинская возвышенность) и Нелидовском (Оковский лес) до 0,23-0,31 в бассейне р. Волга в Селижаровском районах. На южных склонах Валдайской возвышенности, где средняя высота над уровнем моря 200-225 м. наиболее благоприятными для обитания *N. noctula* территориями являются бассейны рек Волга (вероятность обнаружения вида 0,54-0,85), Обша (0,46-0,77), Берёза (0,54-0,77), Лучесна (0,46-0,77) и Шоша (0,69-0,85) (рис. 2).

Наличие естественных убежищ, большое количество крупных рек, озер и высокие среднеиюльские температуры (выше $+17^{\circ}\text{C}$) обуславливают комфортные условия для обитания рыжей вечерницы на территории **Верхневолжской провинции** Тверской области (Дорофеев и др., 1992). Пониженные значения вероятности встречи данного вида отмечаются только в Бежецком р-не (0,08-0,62), где расположено поднятие Бежецкий Верх. Невелика в районе и доля лесных массивов, которые концентрируются на севере и юго-востоке данного района. Наиболее благоприятны для обитания *N. noctula* в Верхневолжской провинции: Рыбинское водохранилище и впадающие в него реки Кесьма, Реня, Сыровертка и Черная (вероятность обнаружения вида – 0,85-0,92); бассейны рек Молога (0,8–1), Могоча (0,85–0,92), Волчина (0,85–1), Медведица (0,77–0,92), Тьма (0,77–0,92), Волга (0,92–1) и Кашинка (0,85–0,92); озёра Великое (0,92–1), Светлое (0,85–1), Верестово (0,77–0,92) и Ивановское водохранилище (0,77–0,85) (рис. 2).

Vespertilio murinus (Linnaeus, 1758) – Кожан двухцветный

Для построения модели пространственного распределения кожана двухцветного были использованы GPS-данные о 165 точках, в которых были зафиксированы ультразвуковые сигналы, отмечены места зимовок и летних дневных убежищ. Модель является статистически достоверной (AUC=0,846) (рис. 5–7).

Двухцветный кожан обычен на территории Тверского региона, выводковые колонии уязвимы в связи со склонностью вида к синантропности в летних местах обитания (Глушкова и др., 2006;

Емельянова, Христенко, 2013; Емельянова и др., 2014; Христенко, 2015а; Христенко, 2015б; Емельянова и др., 2016).

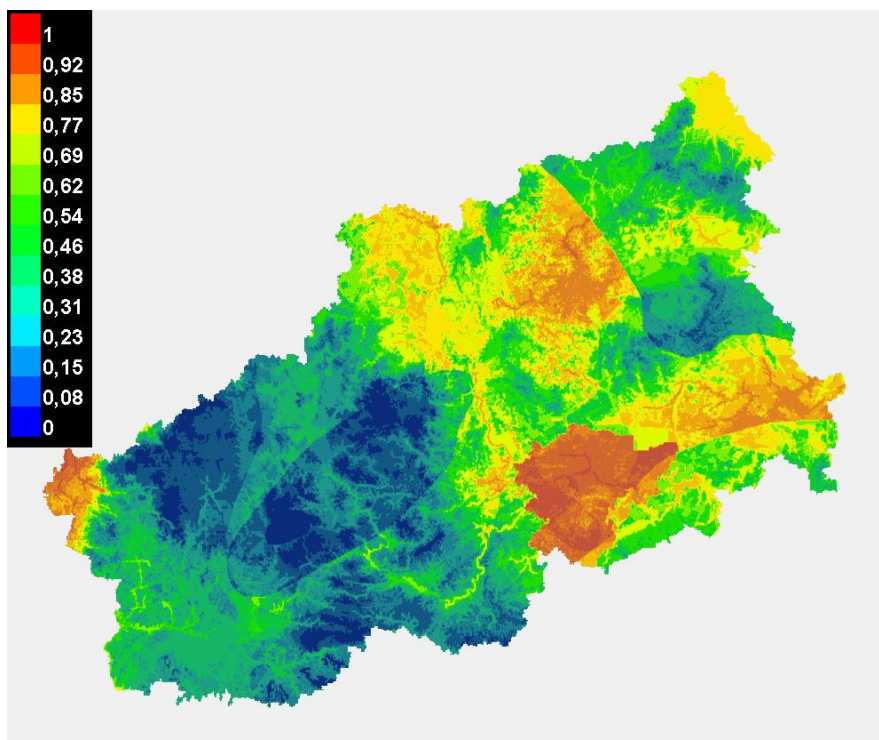


Рис. 5. Модель пространственного распределения *Vespertilio murinus* на территории Тверской области

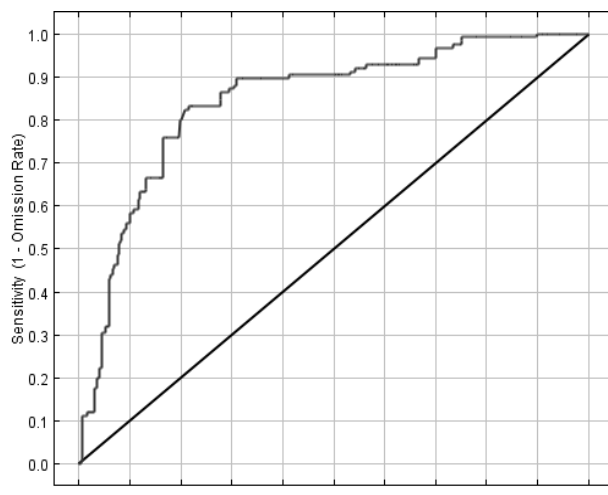


Рис. 6. Показатель AUC (площадь под ROC-кривой) модели распределения *Vespertilio murinus* на территории Тверской области

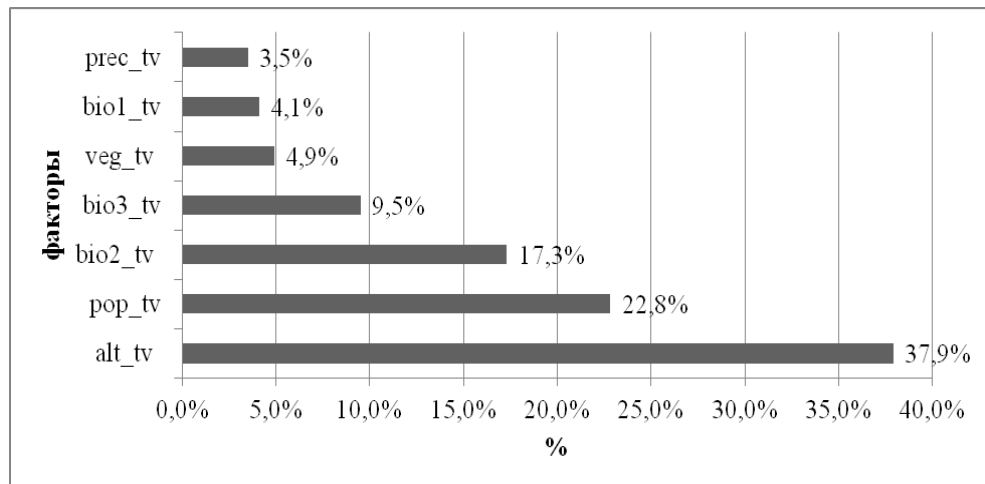


Рис. 7. Доля факторов в общем влиянии на распространение *Vespertilio murinus* на территории Тверской области, где: alt_tv – высота над уровнем моря; pop_tv – плотность населения; bio3_tv – средняя температура самого теплого месяца; bio2_tv – среднегодовая температура; veg_tv – растительность; prec_tv – среднегодовые осадки; bio1_tv – средняя температура самого холодного месяца

По итогам моделирования пространственного распределения, факторы, оказывающие максимальное влияние на распространение двуцветного кожана на территории Тверской области – высота над уровнем моря (37,9%), плотность населения (22,8%) и среднегодовые показатели температуры (17,3%) (рис. 7). Следует отметить, что общая доля влияния температурного режима на распространение *V. murinus* достигает 31%. В Тверской области двуцветный кожан на зимовках не отмечался. Известны находки в Средней Европе, где большинство зимующих двухцветных кожанов обнаружено в городских высотных зданиях (Стрелков, 2001). Зимой 2005-2006 гг. две особи были отловлены в г. Санкт-Петербург (Богдарина, 2006). Осенью 2015 г. нами были зафиксированы два случая устройства на зимовку особей данного вида в жилых помещениях г. Твери, что согласуется с предположением С.В. Богдариной о пластичности поведения *V. murinus* и возможности формирования оседлой популяции, представители которой приспособились зимовать в условиях искусственно подогреваемых убежищ (Богдарина, 2006).

Наименьшее влияние на распространение двухцветного кожана в Тверской области оказывают растительность (4,9%) и среднегодовые осадки (3,5%). Вид склонен к синантропности, преимущественно селится и охотится по соседству с человеком, поэтому необходимость в наличии естественных убежищ, таких как дупла деревьев, невысока. Возможно, ввиду этого степень влияния лесистости на встречаемость

двухцветного кожана также незначительна (4,9%) (Большаков, 2005) (рис. 7).

В целом по Тверской области вероятность встречи *V. murinus* повышается с запада на восток. Западные районы малонаселены – плотность населения варьирует от 4,1 чел./км² в Жарковском до 11,9 чел./км² в Нелидовском р-нах; основная доля людей сосредоточена в районных центрах – более 55% – по предварительной оценке на январь 2016 г. (Территориальный орган Федеральной службы государственной статистики по Тверской области...). Наиболее благоприятными в Тверской области (вероятность встречи вида $\geq 0,62$) для обитания двухцветного кожана являются: Прибалтийская провинция (северо-запад Торопецкого р-на); северо-восток Валдайской провинции – Бологовский, Вышневолоцкий и Удомельский р-ны и все районы Верхневолжской провинции кроме Бежецкого (рис. 5).

Максимально подходящим набором факторов для распространения двухцветного кожана в **Прибалтийской провинции** обладают поймы рек Серёжа (дер. Волок и Плоскошь), Малый Тудер (дер. Языковщина) и Кунья (дер. Уварово, Волоковое и Кочута). Вероятность обнаружения *V. murinus* в окрестностях данных сельских поселений – 0,85-1 (рис. 5).

Согласно модели пространственного распределения, в зоне **Валдайской провинции** наиболее вероятны находки двухцветного кожана в сельских поселениях, расположенных по берегам рек и озер. Возможные места обитания вида в пойме реки Торопа: г. Торопец (вероятность встречи *V. murinus* – 0,46-0,62), деревни Торопаца (0,31-0,38), Понизовье (0,38-0,54), Речане (0,54), Антоново (0,62) и Аверково (0,62). В бассейне р. Западная Двина двухцветный кожан может быть встречен: в городах Андреаполь (0,38) и Западная Двина (0,54-0,62), деревнях Севостьяново (0,69), Устье (0,69) и поселке Первомайский (0,62). Около рек Велеса и Туросна вид может поселиться в д. Баево (вероятность обнаружения – 0,54), Зеленьково (0,54) и Обухово (0,62). Вдоль течения р. Межа вероятные места обитания *V. murinus*: пос. Жарковский (0,38), дер. Кривая Лука (0,38), Королевщина (0,38) и Понизовье (0,46). В районе оз. Селигер и расположенных рядом с ним г. Осташков и деревень Ботово, Хитино, Залучье и Сосница вероятность находки двухцветного кожана – 0,38-0,54. Максимальных значений вероятность обитания *V. murinus* в зоне Валдайской провинции наблюдается в бассейнах рек Березайка (0,85), Мста (0,85), Съежа (0,77-0,85), Шлина (0,54-0,69) и озер Кафтино (0,85), Бологое (0,85), Пирос (0,77-0,85) и Вышневолоцкого водохранилища (0,77) (рис. 5).

Обитание двухцветного кожана в зоне **Смоленско-Московской** провинции наиболее вероятно в бассейне реки Волги и ее притоков Большая Коша, Итомля, Тудовка, Сишка, Бойня, Осуга и Держа. Вероятность обнаружения данного вида в различных, расположенных здесь административных единицах: г. Ржев – 0,69; пос. Старица – 0,69-0,77; пос. Зубцов – 0,54-0,69; пос. Селижарово – 0,38-0,46; с. Михалки – 0,54; с. Глебово – 0,54; д. Зайцево – 0,38; с. Сытьково – 0,69; с. Родня – 0,69 (рис. 5).

Верхневолжская провинция, согласно модели пространственного распределения, наиболее благоприятна для обитания *V. murinus*. Низкие значения вероятности обнаружения двухцветного кожана на территории данной провинции наблюдаются только в Бежецком (поднятие Бежецкий Верх, вероятность встречи вида $\leq 0,38$), Лихославльском (Лихославльская гряда, вероятность встречи вида 0,15-0,54) и юге Весьегонского (Овинищенская возвышенность, 0,08-0,46) районах. Максимально комфортными для обитания двухцветного кожана условиями обладают бассейны рек Молога (вероятность обнаружения вида – 0,85-0,92), Волчина (0,85), Медведица (0,54-0,85), Тверца (0,77-0,92), Волга (0,77-1), Орша (0,85-1), Кашинка (0,77-0,92); озёр Великое (0,85-1), Верстово (0,85) и Угличского водохранилища (0,85-0,92). Большое число сельских и городских административных единиц обеспечивают *V. murinus* наличием убежищ. Среднегодовые и средние июльские температуры выше $+3,5^{\circ}\text{C}$ и $+16,5^{\circ}\text{C}$ соответственно, среднегодовое количество осадков 580-660 мм. Совокупность данных факторов составляет подходящие условия для обитания двухцветного кожана (рис. 5).

Eptesicus nilssonii (Keyserling, Blasius, 1839) – Кожанок северный

Для создания модели пространственного распределения северного кожанка были использованы GPS-данные о 162 точках, где был зафиксирован данный вид. Модель является статистически достоверной (AUC=0.824) (рис. 8–10).

Вид на территории Тверской области является оседлым, обычен в летних местах обитания, в последнее время все реже фиксируется на местах зимовок в подземных убежищах (Глушкова и др., 2006; Василькова и др., 2014; Емельянова и др., 2014; Христенко, 2015; Емельянова и др., 2016; Емельянова, Христенко, 2017а; Емельянова и др., 2019; Емельянова и др., 2020).

Суммарное влияние температурного режима на построение модели пространственного распределения северного кожанка составило 55,4%. Данный факт примечателен, поскольку известно, что *E. nilssonii* характеризуется широкой экологической валентностью, ввиду чего продвигается к северу Европы дальше, нежели все

остальные виды рукокрылых (Rydell, 1994; Michaelsen, 2016; Белкин, Илюха и др., 2019). Северный кожанок устойчив к заморозкам, чаще других видов рукокрылых регистрировался зимой и весной при низких значениях температуры воздуха, так же встречались особи, зимующие при минусовых температурах (Глушкова и др., 2006; Хижкин и др., 2019). Способность северного кожанка к холодной адаптации объясняется спецификой физиолого-биохимических процессов, обеспечивающих эффективное функционирование метаболических систем в условиях гибернации при низких температурах (Белкин, Хижкин и др., 2019; Узенбаева, Кижина и др., 2019; Белкин, Илюха, 2020).

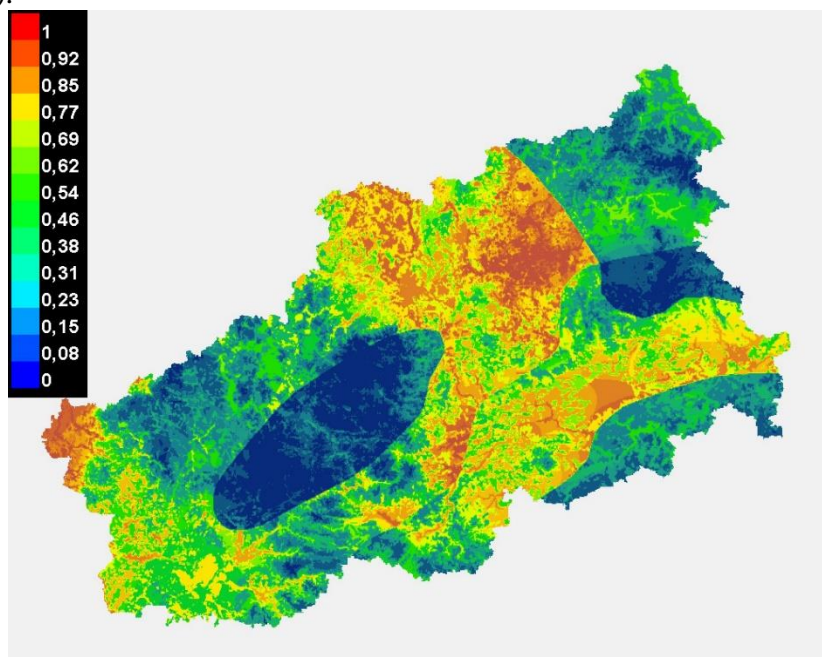


Рис. 8. Модель пространственного распределения *Eptesicus nilssonii* на территории Тверской области

E. nilssonii может выбирать в качестве летних дневных убежищ жилища человека, но в целом не проявляет склонности к синантропности. Ввиду этого вполне объясним низкий показатель влияния плотности населения на модель распространения северного кожанка (0,7%). Влияние растительного покрова составило 12,3%, рельефа – 28,4% (рис. 10).

Согласно модели пространственного распределения, наиболее благоприятные для северного кожанка места обитания характеризуются сочетанием следующих величин показателей температурного режима: среднегодовые показатели температуры –

выше $+3,5^{\circ}\text{C}$; средние t° самого теплого месяца – $+16,5^{\circ}\text{C}$ – $+17,5^{\circ}\text{C}$; средние t° самого холодного месяца – выше $-11,5^{\circ}\text{C}$.

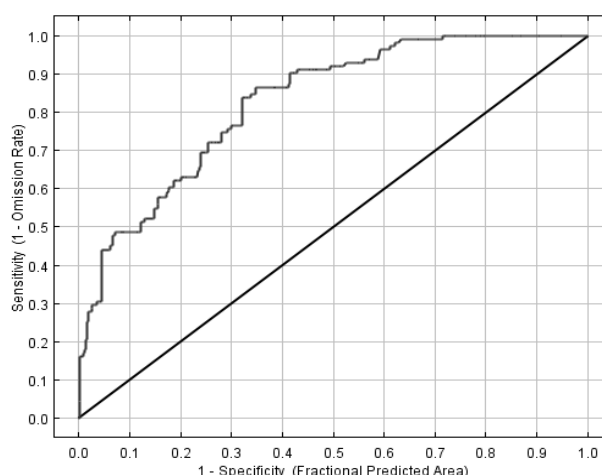


Рис. 9. Показатель AUC (площадь под ROC-кривой) модели распределения *Eptesicus nilssonii* на территории Тверской области

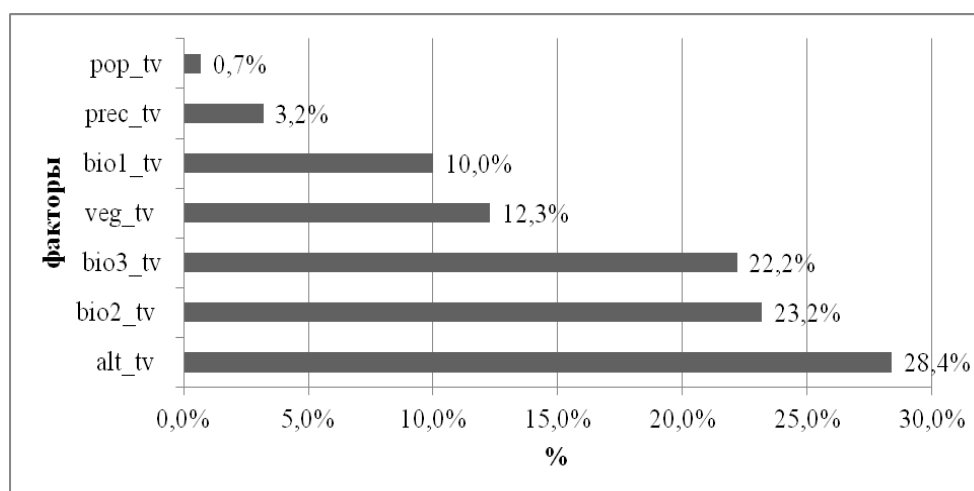


Рис. 10. Доля факторов в общем влиянии на распространение *Eptesicus nilssonii* на территории Тверской области, где: alt_tv – высота над уровнем моря; pop_tv – плотность населения; bio3_tv – средняя температура самого теплого месяца; bio2_tv – среднегодовая температура; veg_tv – растительность; prec_tv – среднегодовые осадки; bio1_tv – средняя температура самого холодного месяца

В пределах Тверской региона комфортными для обитания северного кожанка условиями обладает более 50% территорией области, где вероятность встречи вида выше 0,46 (рис. 8). Минимальные показатели вероятности обнаружения *E. nilssonii* (0-0,46) наблюдаются: в зоне с пониженными средними июльскими

температурами (+16°C—+16,5°C) **Смоленско-Московской провинции** – в Кувшиновском, Селижаровском и Нелидовском районах; в зоне относительно невысоких среднегодовых температур (менее +3°C) **Верхневолжской провинции** – в Весьегонском, Сандовском, Молоковском, Краснохолмском, Бежецком и Краснохолмском районах; в **Валдайской провинции** при высоте над уровнем моря выше 250 м. Более благоприятными для обитания *E. nilssonii* в данных районах являются поймы рек Волга (вероятность встречи вида – 0,31-0,62), Мелеча (0,46-0,62), Могоча (0,46-0,62), Кесьма (0,38-0,54) и Сыровертка (0,38-0,54).

Благоприятными в Тверской области (вероятность встречи вида $\geq 0,62$) для обитания северного кожанка являются: **Прибалтийская провинция** – северо-запад Торопецкого р-на; юго-запад и северо-восток **Валдайской провинции** – Торопецкий, Западновинский, Жарковский, Бологовский, Вышневолоцкий и Удомельский р-ны; юго-восток **Смоленско-Московской провинции** – Старицкий и Зубцовский р-ны, а также территории Максатихинского, Лесного, Лихославльского, Калининского, Кимрского и Кашинского административных р-нов, относящихся к **Верхневолжской провинции**.

Наиболее вероятные места находок северного кожанка в **Прибалтийской провинции**: бассейны рек Серёжа (вероятность встречи вида – 0,92-1) и Кунья (0,92-1). В **Валдайской провинции**: окрестности рек Березайка (0,85-1), Мста (0,92-1), Молога (0,92-1), озер Кафтино (0,92-1), Пирос (0,92-1) и Вышневолоцкого водохранилища (0,85-0,92). В **Смоленско-Московской провинции**: бассейны рек Волга (0,77-1) и Тверца (0,85-0,92). В **Верхневолжской провинции**: бассейны рек Орша (0,92-1), Логовежь (0,92-1), Съежа (0,77-1), Волчина (0,92-1), Медведица (0,77-1) и Шлина (0,77-0,92); озёр Наволок (0,85-0,92), Великое (0,85-0,92) и Светлое (0,85-0,92) и Углицкого водохранилища (0,77-0,85) (рис. 8).

Pipistrellus nathusii (Keyserling et Blasius, 1839) – Нетопырь лесной

Для построения модели пространственного распределения лесного нетопыря были использованы GPS-данные о 79 точках, где он был зафиксирован. Модель статистически достоверна (AUC=0.731) (рис. 12).

Лесной нетопырь на территории Тверской области считается обычным, широко распространенным видом (Глушкова и др., 2006; Емельянова и др., 2014; Емельянова и др., 2016). Населяет лесную и лесостепную зоны, отдавая предпочтение опушкам, разреженным и нарушенным лесам, а также часто живет в поселениях человека (Большаков и др., 2005).

По итогам пространственного моделирования можно подтвердить, что набор благоприятных факторов для обитания данного вида присутствует практически по всей территории исследуемого региона (рис. 11).

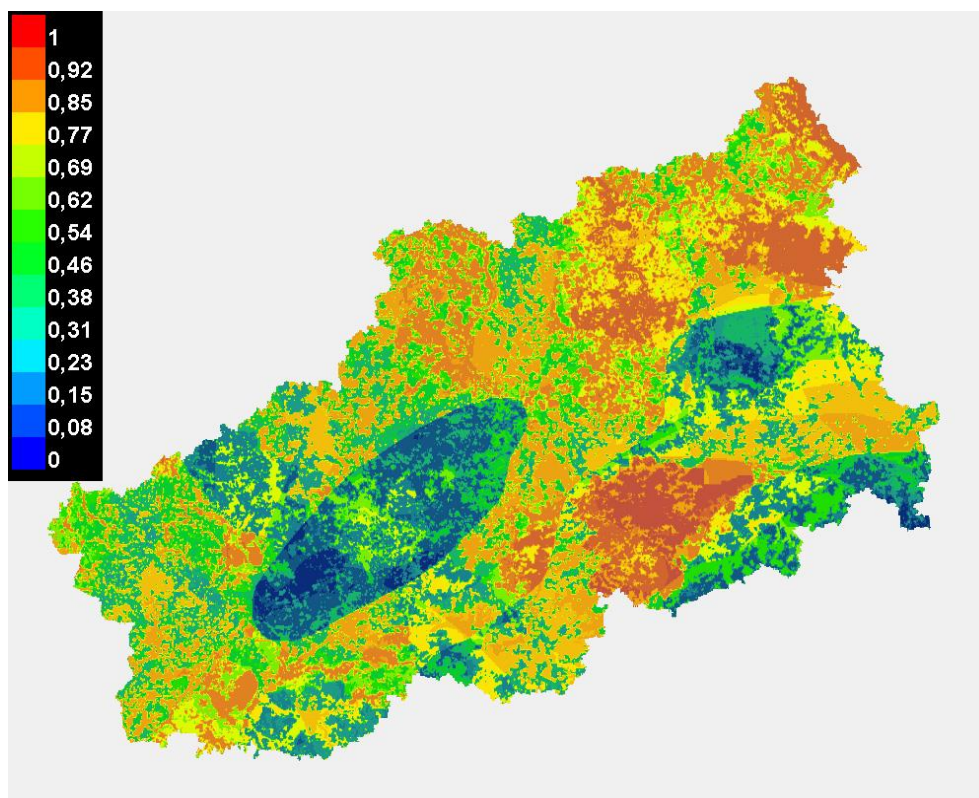


Рис. 11. Модель пространственного распределения *Pipistrellus nathusii* на территории Тверской области

Согласно модели, наибольшее влияние на распространение лесного нетопыря в пределах Тверской области оказывают следующие факторы: лесистость (43%), плотность населения (20,7%) и средняя температура самого теплого месяца (20,3%) (рис. 13). Зависимости распространения лесного нетопыря от высоты над уровнем моря не обнаружено (менее 2%), как и от среднегодовых показателей температуры (2,6%), что может быть объяснено отсутствием находок данного вида на зимовках в Тверской области (Глушкова и др., 2006; Емельянова и др., 2016).

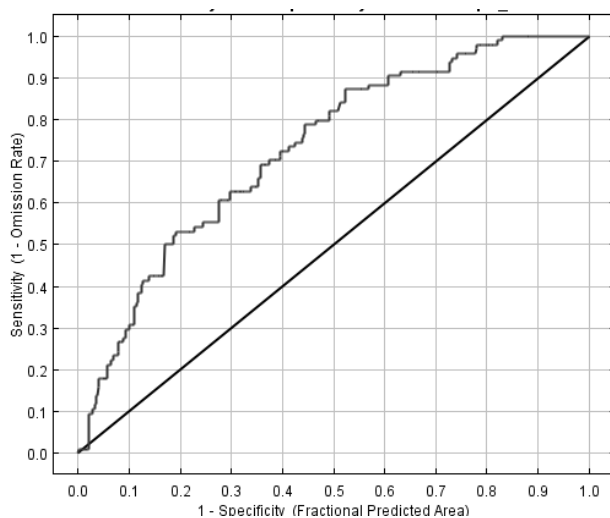


Рис. 12. Показатель AUC (площадь под ROC-кривой) модели распределения *Pipistrellus nathusii* на территории Тверской области

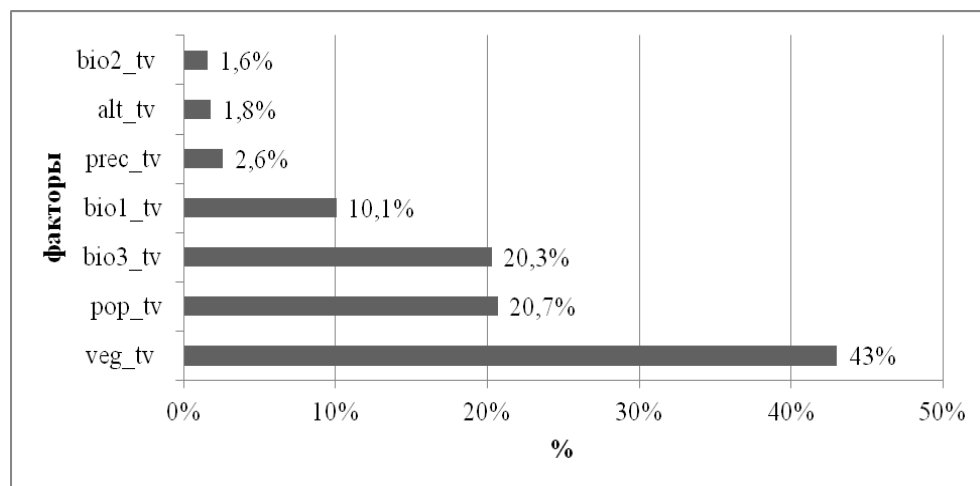


Рис. 13. Доля факторов в общем влиянии на распространение *Pipistrellus nathusii* на территории Тверской области, где: alt_tv – высота над уровнем моря; pop_tv – плотность населения; bio3_tv – средняя температура самого теплого месяца; bio2_tv – среднегодовая температура; veg_tv – растительность; prec_tv – среднегодовые осадки; bio1_tv – средняя температура самого холодного месяца

На северо-западе Торопецкого р-на в зоне **Прибалтийской** провинции вероятность обнаружения лесного нетопыря – 0,54-0,85. Наиболее подходящими для обитания данного вида условиями обладают бассейны рек Серёжа и Большая Смата, показатели вероятности встречи *P. nathusii* здесь – 0,77-0,85. В зоне **Валдайской** провинции наиболее вероятны находки нетопыря лесного в поймах рек Западная Двина (вероятность обнаружения вида – 0,54-0,85), Торопа

(0,46-0,77), Большой Тудер (0,85), Шлина (0,62-0,92), Березайка (0,62-0,92), Мста (0,62-0,92) и Межа (0,46-0,92); озёр Кафтино (0,62-0,92), Бологое (0,62-0,92), Селигер (0,46-0,85), Стерж (0,85), Волго (0,77), Сиг (0,77-0,92), Пено (0,77) Вселуг (0,77), Лучанское (0,62-0,85) и Шлино (0,62-0,85). Леса, занимающие около половины площади **Смоленско-Московской** провинции, представлены елово-широколиственными и мелколиственными ассоциациями (Макаренко, 2014). Вероятность обнаружения *P. nathusii* в данной провинции повышается с севера на юг. Наиболее благоприятными для обитания лесного нетопыря являются поймы рек Лучесна (вероятность встречи вида – 0,62-0,92), Берёза (0,62-0,92), Волга (0,46-0,92) и Обша (0,77) (рис. 11).

В процессе хозяйственной деятельности человека максимальному антропогенному воздействию подверглись леса центральных и восточных районов Тверской области, относящихся к **Верхневолжской** провинции. Преобладают вторичные еловые, сосновые и мелколиственные леса (Ткаченко, 1993; Макаренко, 2014). Территория данной провинции является максимально комфортной для обитания лесного нетопыря, вероятность встречи вида здесь варьирует от 0,08-0,46 в Бежецком (поднятие Бежецкий Верх) до 0,77-1 в Калининском, Максатихинском, Лесном, Краснохолмском и Весьегонском районах. Возможные места обнаружения *P. nathusii*: поймы рек Могоча (вероятность встречи вида – 0,92), Сыровертка (0,85-1), Волчина (0,77-0,92), Молога (0,77-0,92), Ратыня (0,69-0,92), Мелеча (0,62-0,92), Медведица (0,62-0,92), Волга (0,46-1), Созь (0,77-1), Орша (0,85-1), Шоша (0,77-1), Логовежь (0,77-1), Тверца (0,54-0,92) и окрестности озёр Верестово (0,85-1), Великое (0,85-1) и Светлое (0,88-1) (рис. 11).

Заключение. Таким образом, анализ пространственного распределения рукокрылых в Тверской области с использованием метода максимальной энтропии, позволил установить, что на такое влияет сочетание ряда экологических факторов, среди которых наибольшее значение имели: высота над уровнем моря (особенности рельефа), средние температуры самого теплого месяца и плотность людского населения. Хироптерофауна Тверского Верхневолжья распределена неравномерно, что обусловлено пространственной локализацией наиболее благоприятных мест обитания, преимущественно приуроченных к долинам крупных рек – Волга и Западная Двина, и озерам Валдайской возвышенности. Отмечены видовые особенности в требованиях к условиям обитания. Так, на пространственное распределение рыжей вечерницы на территории региона влияли: высота над уровнем моря, плотность населения, средняя температура самого теплого месяца и лесистость

(перечислены в порядке уменьшения степени воздействия фактора). Пространственное распределение кожана двухцветного наиболее тесно связано с такими факторами, как: высота над уровнем моря, плотность населения и среднегодовые показатели температуры. При построении модели пространственного распределения северного кожана отмечено значительное суммарное влияние показателей температурного режима, как-то: среднегодовой температуры, средней температуры самого теплого месяца, средней температуры самого холодного месяца; при том, наибольшее значение среди факторов зафиксировано для высоты над уровнем моря. Согласно пространственной модели, наибольшим влиянием на распространение лесного нетопыря в пределах Тверской области обладали следующие факторы: лесистость, плотность населения и средняя температура самого теплого месяца.

Список литературы

- Белкин В.В., Илюха В.А., Хижкин Е.А., Федоров Ф.В., Якимова А.Е. 2019. Изучение фауны летучих мышей (*Mammalia, Chiroptera*) в Зеленом поясе Фенноскандии // Труды КарНЦ РАН. № 5. Сер. Экологические исследования. С. 17-29.
- Белкин В.В., Хижкин Е.А., Якимова А.Е., Антонова Е.П., Федоров Ф.В., Кижина А.Г., Узенбаева Л.Б., Ильина Т.Н., Башишникова И.В., Илюха В.А. 2019. Экологические и физиолого-биохимические предпочтения северного кожана (*Eptesicus nilssonii* L.) как фактор доминирования вида в северных широтах / Экологические проблемы северных регионов и пути их решения: Тезисы докладов VII Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 30-летию Института проблем промышленной экологии Севера ФИЦ КНЦ РАН и 75-летию со дня рождения доктора биологических наук, профессора В.В. Никонова (Апатиты, 16-22 июня 2019 г.) / Е.А. Боровичёв, О.И. Вандыш (ред.). Апатиты: Изд-во ФИЦ КНЦ РАН. С. 204-206.
- Белкин В. В., Илюха В.А., Хижкин Е.А., Якимова А.Е., Фёдоров Ф.В., Антонова Е.А., Кижина А.Г., Узенбаева Л.Б., Ильина Т.Н., Башишникова И.В. 2020. Экологические и физиолого-биохимические адаптации северного кожана (*Eptesicus nilssonii* L.) как фактор доминирования вида в северных широтах // Труды Кольского научного центра РАН: Прикладная экология Севера. Апатиты. №2. Вып 11. С. 69–83.
- Богдарина С.В. 2006. К вопросу о зимовке двуцветных кожанов (*Vespertilio murinus*) в северных областях их ареала // *Plecotus et al.* 9: 38.
- Большаков В.Н., Орлов О.Л., Снитко В.П. 2005. Летучие мыши Урала. Екатеринбург: Академкнига. 176 с.
- Борисенко А.В. 1999. Мобильная ловушка для отлова рукокрылых // *Plecotus et al.* № 2. С. 10-19.

- Василькова Ю.Д., Христенко Е.А., Емельянова А.А.* 2014. Предварительные сведения по мониторингу рукокрылых в местах зимовок в Тверской области // *Материалы XII научной конференции аспирантов, магистрантов и студентов, апрель 2014 года: сб. ст.* Тверь: Твер. гос. ун-т. С. 34-37.
- Воробьев В. М. Пажетнов В. С.* 2000. Культурно-экологический потенциал биостанции «Чистый лес» // *Экологическая культура и образование: Ст. и тез. межвуз. Проблем. семинара (Тверь, 14 янв. 2000 г.) / Под ред. Л. В. Викторова, М. Л. Звездиной* Тверь, С. 110-114
- Глушкова Ю.В., Федутин И.Д.* 2002. Опыт рекогносцировочного обследования рукокрылых на юго-западе Тверской области // *Тезисы доклада. М: Plectotus et al.* С. 57-59.
- Глушкова Ю.В., Крускоп С.В.* 2007. Рукокрылые (Chiroptera) Тверской области: распространение, статус, охрана // *Труды Центрально-лесного заповедника / ред. Юрцева О.В.* Тула. Вып.4. С. 410-418.
- Дорофеев А.А., Ткаченко А.А., Щукина А.С.* 1992. География Тверской области // *Тверь: ТвГУ.* 31-75
- Дорофеев А.А.* 2009. Физико-географическое районирование и ландшафты Тверской области // *Вестн. Твер. гос. ун-та. Сер. География и геоэкология.* Вып. 2 (7). №36. С. 19-42.
- Емельянова А.А., Медведев А.Г., Христенко Е.А.* 2014. Материалы к изучению фауны рукокрылых Тверской области // *Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология».* № 4. С. 67-78.
- Емельянова А.А., Христенко Е.А., Медведев А.Г.* 2016. Современное состояние изученности рукокрылых в Тверской области // *Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология.* № 3. С. 34-76.
- Емельянова А.А., Христенко Е.А.* 2013. Метод мобильного акустического ультразвукового мониторинга фауны рукокрылых // *Вестник Оренбургского государственного университета.* Оренбург. №6 (155). С. 149-154.
- Емельянова А.А., Христенко Е.А.* 2017а. Результаты инвентаризации фауны рукокрылых Тверской области с применением современных технологий // *Вклад заповедной системы в сохранение биоразнообразия и устойчивое развитие: Материалы Всероссийской научной конференции (с международным участием), посвященной 85-летию организации Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника и 100-летию заповедной системы России.* Тверь: Твер. гос. ун-т. С. 138-144.
- Емельянова А.А., Христенко Е.А.* 2017б. Результаты моделирования пространственного распределения рукокрылых в Тверской области с использованием метода максимальной энтропии // *Материалы международной научно-практической конференции, посвященной 90-летию Заслуженного эколога России Нарцисса Исаевича Литвинова «Итоги и перспективы развития териологических исследований Азиатской России и сопредельных территорий» (11 – 13 октября 2017 г.)*

- / Иркутск. Научно-практический журнал «Вестник ИрГСХА». Вып. 83. С. 42-47.
- Емельянова А.А., Христенко Е.А., Колотей А.В.* 2019. Фауна рукокрылых европейских южнотаежных лесов в зимних местах обитания: состав, особенности биологии / Экологические проблемы северных регионов и пути их решения: Тезисы докладов VII Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 30-летию Института проблем промышленной экологии Севера ФИЦ КНЦ РАН и 75-летию со дня рождения доктора биологических наук, профессора В.В. Никонова (Апатиты, 16-22 июня 2019 г.) / Е.А. Боровичёв, О.И. Вандыш (ред.). Апатиты: Изд-во ФИЦ КНЦ РАН. С. 217-219.
- Емельянова А.А., Христенко Е.А., Волкова А.В., Кулагин А.М.* 2020. Фауна рукокрылых Тверской области в зимних местах обитания на примере подземелий Старицкого района // Вестн. ТвГУ. Сер.: Биология и экология. № 1(57). С. 68-99.
- Кожурина Е.И.* 1997. Летучие мыши европейской части бывшего СССР. Полевой определитель по внешним признакам: [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.chiroptera.ru/content-view-1.html>. (Дата обращения: 19.01.2023).
- Крусков С.В.* 1996. Положение *Myotis nattereri* (Chiroptera, Vespertilionidae) в структуре сообщества рукокрылых и новая находка этого вида в Центральной России // *Plecotus et al.* № 17. С. 105-106.
- Кузякин, А.П.* 1950. Летучие мыши. М: Советская наука. 444 с.
- Макаренко Г.Л.* 2014. Торф малой степени разложения физико-географических провинций Тверской области. *Geological and Mineralogical sciences.* № 2. С. 86
- Невский М.Л.* 1960. Леса Калининской области // *Природа и хозяйство Калининской области.* Калинин. С. 323-390.
- Образовательный геопортал Тверского государственного университета :* [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://geoportalgymnasiumtsu.hub.arcgis.com/>. (Дата обращения: 19 января 2023).
- Павлинов И.Я., Крусков С.В., Варшавский А.А.* 2002. Наземные звери России: Справочник-определитель. Зоологический институт. М.: 'Издательство КМК'. 298 с.
- Стрелков П.П.* 2001. Материалы по зимовкам перелетных видов рукокрылых (Chiroptera) на территории бывшего СССР и смежных регионов. Сообщение 1. *Vespertilio murinus* L. // *Plecotus et al.* № 4. С. 25-40.
- Строганов С.У.* 1936. Фауна млекопитающих Валдайской возвышенности // *Зоологический журнал.* Т. XV. В. 1. С. 128-142.
- Территориальный орган Федеральной службы государственной статистики по Тверской области <https://tverstat.gks.ru/> (Дата обращения: 19 января 2023).
- Узенбаева Л.Б., Кижина А.Г., Илюха В.А., Белкин В.В., Хижкин Е.А.* 2019. Морфология и состав клеток периферической крови при спячке у летучих мышей (Chiroptera, Vespertilionidae) Северо-запада России // *Известия РАН. Серия Биологическая.* № 4. С. 419-428.

- Хижкин Е.А., Белкин В.В., Илюха В.А.* 2019. Факторы окружающей среды, определяющие выбор мест зимовки летучими мышами в Карелии/ Экологические проблемы северных регионов и пути их решения: Тезисы докладов VII Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 30-летию Института проблем промышленной экологии Севера ФИЦ КНЦ РАН и 75-летию со дня рождения доктора биологических наук, профессора В.В. Никонова (Апатиты, 16-22 июня 2019 г.) / Е.А. Боровичёв, О.И. Вандыш (ред.). Апатиты: Изд-во ФИЦ КНЦ РАН. С. 272-274.
- Христенко Е.А.* 2015а. Видовой состав рукокрылых в некоторых районах Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер.: Биология и экология. № 2. С. 65-77.
- Христенко Е.А.* 2015б. Результаты мониторинга рукокрылых Тверской области в летний период 2015 г. // Вестн. ТвГУ. Сер.: Биология и экология. 2015. № 3. С. 125-134.
- Шапошников Л.В., Головин, О.В., Сорокин М.Г., Тараканов А.Д.* 1959. Животный мир Калининской области. Калинин: Калининское книжное изд-во. 459 с.
- Шиrokeва Н.С.* 1960. Климат Калининской области // Природа и хозяйство Калининской области. Калинин, С. 123-158.
- Юргенсон И.А., Юргенсон П.Б.* 1951. Экологический обзор млекопитающих Центрально-Лесного государственного заповедника и его окрестностей (итоги за 1931-1950 гг) // Неопубликованная рукопись. С. 15, 17-18, 66-67.
- Anderson R.P. Anderson R.P.* 2004. Modeling species' geographic distributions for preliminary conservation assessments: an implementation with the spiny pocket mic (*Heteromys*) of Ecuador / R.P. Anderson, E. Martinez-Meyer // *Biological Conservation*. V. 116, P. 167-17.
- Dietz C., Helversen O.* 2004. Illustrated Identification key to the bats of Europe. Electronic Publication Version 1.0. released 15.12.2004 Tuebingen & Erlangen (Germany). 72 p.
- Dietz C., Helversen, D. Nill.* 2009. Bats of Britain, Europe and Northwest Africa. London: A & C Black Publishers Ltd. 400 p.
- Elith J.* A 2011. Statistical explanation of MaxEnt for ecologists / J. Elith, S. J. Phillips, T. Hastie, M. Dudík, Y. E. Chee, C. J. Yates // *Diversity and Distributions*. № 17. P. 43-57.
- Jones K.E., Russ J. A., Bashta A.-T., Bilhari Z., Catto C., Csósz I., Gorbachev A., Györfi P., Hughes A., Ivashkiv I., Koryagina N., Kurali A., Langton S., Collen A., Margiean G., Pandouraki I., Parsons S., Prokofev I., Szodoray-Paradi A., Szodoray-Paradi F., Tilova E., Walters C. L., Weatherill A., Zavarzin O.* 2013. Indicator Bats Program: A System for the Global Acoustic Monitoring of Bats // *Biodiversity Monitoring and Conservation: Bridging the Gap between Global Commitment and Local Action*. Oxford: Wiley-Blackwell. P. 213-247.
- Kramer-Schadt S.* 2013. The importance of correcting for sampling bias in MaxEnt species distribution models / S. Kramer-Schadt, J. Niedballa, J. D. Pilgrim, B.

- Schröder, J. Lindenborn, V. Reinfelder, M. Stillfried, I. Heckmann, A. K. Scharf, D. M. Augeri, S. M. Cheyne, A. J. Hearn, J. Ross, D. W. Macdonald, J. Mathai, J. Eaton, A. J. Marshall, G. Semiadi, R. Rustam, H. Bernard, R. Alfred, H. Samejima, J. W. Duckworth, C. Breitenmoser-Wuersten, J. L. Belant, H. Hofer, A. Wilting // *Diversity and Distributions*. Vol. 13. P. 1366–1379
- Michaelsen T.C.* 2016. Summer temperature and precipitation govern bat diversity at northern latitudes in Norway // *Mammalia*. V. 80(1). P. 1-9.
- Phillips S.J.* 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions / S. J. Phillips, R. P. Anderson, R. E. Schapire // *Ecological Modelling*. № 190. P. 231-259.
- Phillips S.J., and Dud'ik, M.* 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation // *Ecography*. V. 31. P. 161-175.
- Phillips S.J.* 2011. Logistic methods for resource selection functions and presence-only species distribution models, AAAI (Association for the Advancement of Artificial Intelligence) / *S.J. Phillips, J. Elith* // Conference: Proceedings of the Twenty-Fifth AAAI Conference on Artificial Intelligence, AAAI 2011, San Francisco, California, USA, August 7-11, 2011. P. 1384-1389.
- Russ J.M., Briffa M., Montgomery W.I.* 2003. Seasonal patterns in activity and habitat use by bats (*Pipistrellus* spp. and *Nyctalus leisleri*) in Northern Ireland determined using a driven transect // *Journal of Zoology*. London. № 259. P. 289–299.
- Russ J., Catto C., Wembridge D.* 2005. The Bats and Roadside Mammals Survey 2005. Final Report on First Year of Study. London: The Bat Conservation Trust and People's Trust for Endangered Species.
- Rydell J.* 1994. First record of breeding bats above the Arctic Circle: northern bats at 68-70° N in Norway // *J. Zool*. V. 233(2). P. 335-339.
- Szewczak J.M.* 2010. SonoBat v.3, www.sonobat.com. The IUCN 2016. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2016.1.
- Walters, C.L., Freeman R., Collen A., Dietz C., Brock Fenton M., Jones G., Obrist M.K., Puechmaille S.J., Sattler T., Siemers B.M., Parsons S., Jones K.E.* 2012. A continental-scale tool for acoustic identification of European bats // *Journal of Applied Ecology*. № 49. P. 10641074.
- Walters, C.L., Collen A., Lucas T., Mroz K., Sayer C.A., Jones K.E.* 2013. Challenges of Using Bioacoustics to Globally Monitor Bats // *Bat Evolution, Ecology and Conservation*. New York: Springer. P. 479-500.
- Ward G.* 2009. Presence-only data and the EM algorithm / *G. Ward, T. Hastie, S. C. Barry, J. Elith, J. R. Leathwick* // *Biometrics*. V. 65. P. 554-563.

**THE RESULTS OF SIMULATION OF THE SPATIAL
DISTRIBUTION OF SOME BAT SPECIES ON THE TERRITORY
OF THE TVER REGION USING THE
MAXIMUM ENTROPY METHOD**

E.A. Khristenko¹, A.A. Emelyanova²

¹Secondary School № 46, Tver

²Tver State University, Tver

The analysis of the spatial distribution of bats in the Tver region was carried out using the MaxEnt mathematical modeling method, implemented using the Maxent application package (ver. 3.3.3k) and ArcGIS 10.2. It was revealed that the probability of finding bats in the region is influenced by a combination of a number of environmental factors, among which the most important are: altitude, average temperatures of the warmest month and population density. The chiropteroфаuna of the Tver Upper Volga region is unevenly distributed, which is due to the spatial localization of the most favorable habitats, mainly confined to the valleys of large rivers, lakes of the Valdai Upland and reservoirs. Species features are noted in the requirements for habitat conditions.

Keywords: *Chiroptera, bats, Nyctalus noctula, Vespertilio murinus, Eptesicus nilssonii, Pipistrellus nathusii, Tver region, spatial distribution, maximum entropy method.*

Об авторах:

ХРИСТЕНКО Екатерина Андреевна – учитель биологии МОУ СОШ № 46 г. Твери. 170026, Тверь, ул. Е.Фарафоновой, д. 26, e-mail: allicecullen2222@yandex.ru.

ЕМЕЛЬЯНОВА Алла Александровна – кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии и физиологии, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170002ул. Желябова, д. 33, e-mail: Emelyanova.AA@tversu.ru.

Христенко Е.А. Результаты моделирования пространственного распределения некоторых видов рукокрылых на территории Тверской области с использованием метода максимальной энтропии / Е.А. Христенко, А.А. Емельянова // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2023. № 1(69). С. 99-124.

Дата поступления рукописи в редакцию: 10.01.23

Дата подписания рукописи в печать: 01.03.23