

УДК 599.426 (470.331) : 591.5: 591.9:502.743

DOI: 10.26456/vtbio452

**РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ЧИСЛЕННОСТЬ, БИОЛОГИЯ
И ЭКОЛОГИЯ УЯЗВИМЫХ ВИДОВ РУКОКРЫЛЫХ
(CHIROPTERA, VESPERTILIONIDAE),
ОБИТАЮЩИХ НА ТЕРРИТОРИИ ТВЕРСКОЙ ОБЛАСТИ:
ВОДЯНАЯ НОЧНИЦА (*MYOTIS DAUBENTONII* KUNL, 1817)**

**А.А. Емельянова¹, А.С. Кулагина¹, Н.Е. Николаева¹,
Т.Ю. Козлов¹, С.С. Емельянов¹, Е.А. Христенко², Е.А. Виноградова³**

¹Тверской государственный университет, Тверь

²МОУ СОШ №46, Тверь

³Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

На основании анализа материалов исследований 2010–2025 гг. приводятся сведения по распространению, численности, биологии и экологии водяной ночницы *Myotis daubentonii*, обитающей на территории Тверской области. Установлено, что в рассматриваемом регионе данный вид обычен в летних местах обитания, редкий в зимних местах обитания; уровень численности в зимних убежищах стабилен на протяжении 20 лет наблюдений. Вид внесен в «мониторинговый» список региональной Красной книги.

Ключевые слова: летучие мыши, рукокрылые, *Myotis daubentonii*, водяная ночница, Тверская область, Красная книга.

Введение. Начатые на территории Тверской области в 2010 году исследования биологии и экологии рукокрылых позволили обосновать внесение трех уязвимых видов рукокрылых, обитающих на территории Тверской области – прудовой ночницы (*Myotis dasycneme* Voie), ночницы Наттерера (*Myotis nattereri* Kuhl), ушана бурого (*Plecotus auritus* Linnaeus) – в основной список охраняемых позвоночных животных третьего издания Красной книги Тверской области (Емельянова и др., 2020а, 2020б, 2020в; Емельянова и др., 2022а; Емельянова и др., 2022б; Емельянова, Христенко, 2024а; Емельянова, Христенко, 2024б; Емельянова, Христенко, 2024в). Остальные 8 видов летучих мышей, обитание которых подтверждено достоверными находками в рассматриваемом регионе, предложены для занесения в «Список редких и уязвимых таксонов флоры и фауны Тверской области, нуждающихся в постоянном контроле и наблюдении» («мониторинговый» список) (Перечень видов животных, предлагаемых к занесению в Красную книгу Тверской области (2022)...). Ввиду

необходимости мониторинга и в целях дальнейшего обоснования предложений к занесению в Красную книгу Тверской области или исключению из нее мы продолжили цикл статей, посвященных биологии и экологии представителей региональной хироптерофауны. На данный момент изданы еще два очерка, посвященные рукокрылым из мониторингового списка – северному кожанку *Eptesicus nilssonii* (Keyserling et Blasius) и малой вечернице *Nyctalus leisleri* (Kuhl) – новому для Тверской области виду (Емельянова и др., 2022в; Емельянова и др., 2024г).

Настоящая статья посвящена оседлому виду – водяной ночнице *Myotis daubentonii* (Kuhl, 1817), и основывается на анализе материалов, собранных в ходе полевых изысканий в летних и зимних местах обитания с июля 2010 по февраль 2025 г. Водяная ночница занесена в Красные книги некоторых сопредельных областей: Смоленской области со статусом 3 – широко распространенный, встречающийся в небольшом количестве вид (Бичерев, 1997), Вологодской области со статусом 4 – виды неопределенного статуса из-за недостатка данных (Коновалов, 2006). Летучая мышь Дюбентона (*M. daubentonii*) в последний раз была включена в *Красный список угрожаемых видов МСОП* в 2019 году. *M. daubentonii* отнесена к категории видов, вызывающих наименьшее опасение (Kruskor et al., 2020). С 1991 года находится под защитой Бернской конвенции, в странах Европейского союза охраняется по Соглашению о сохранении популяций европейских рукокрылых (EUROBATS) (Agreement..., 1991).

На территории Российской Федерации водяная ночница – широко распространенный многочисленный вид (Лисовский и др., 2019). В списке видов позвоночных животных Тверской области формализованная характеристика вида по состоянию на 2010г. соответствует критерию – «обычный вид» (Викторов, 1994; Викторов и др., 2010). По результатам исследований в 2010–2015 гг. на территории Тверской области в летних местах обитания водяной ночнице был присвоен статус «обычный вид», при анализе же материалов зимних учетов в 2013–2019 гг. – «редкий вид» (Емельянова и др., 2014; Емельянова и др., 2016; Емельянова и др., 2020в). Некоторые особенности биологии и экологии *M. daubentonii* были представлены в ряде статей, отражающих специфику использования местообитаний в осенне-зимний период и динамику отдельных видовых и популяционных характеристик (Волкова и др., 2022; Емельянова и др., 2022а; Волкова, Емельянова, 2022; Волкова, 2023; Козлов, Емельянова, 2024; Волкова, Емельянова, 2024; Кулагина, Емельянова, 2025). Сбор сведений воедино и дополнение новыми аспектами позволит получить более точное представление о состоянии популяции *M. daubentonii* в

рассматриваемом регионе.

Материал и методы. Во время исследования использовались методы маршрутного и стационарного акустического мониторинга, отлов паутиными сетями и мобильной ловушкой Борисенко, проводилось изучение зимних убежищ в Старицком районе и поиск летних дневных убежищ, в том числе производилась морфометрия.

Метод маршрутного эхолокационного мониторинга разработан хироптерологами Лондонского института зоологии, Университетского колледжа Лондона и британской организации по защите летучих мышей – Bat Conservation Trust (Russ et al., 2003, 2005; Jones et al., 2013). Эта методика используется на территории России с 2009 г. (Горбачев и др., 2011). Сбор данных проводился при помощи закладки автомобильных трансект протяженностью примерно 40 км каждая (Горбачев и др., 2011; Емельянова, Христенко, 2013; Емельянова и др., 2014; Христенко, 2015а, 2015б; Емельянова и др., 2016; Емельянова, Христенко, 2017а, 2017в; Walters et al., 2012, 2013; Jones et al., 2013). Всего за 2010–2015 гг. было проложено 16 маршрутов в 16 административных районах Тверской области. Отработано 78 повторных маршрутов, общая протяжённость которых составила 3135 км. В общей сложности зарегистрированы сигналы 1478 особей, расшифровано около 129 часов аудиозаписей. В 2022 году по этой же методике была проведена оценка видового разнообразия рукокрылых в Бологовском и Вышневолоцком м.о. – заложено четыре маршрута разной протяженности, общая длина которых составила 47 км. Расшифровано 5 часов 40 минут аудиозаписей, зарегистрированы сигналы 17 летучих мышей.

Звуковые сигналы летучих мышей записывались при помощи bat-детектора с расширением по времени Tranquility Transect на карту памяти звукозаписывающего устройства ZOOM H2. Расшифровка ультразвуковых сигналов проводилась при помощи программ BatSound и Sonobat (Szewczak, 2010). Представленные хироптерологические программы дают возможность поиска на звуковой дорожке ультразвуковых сигналов и автоматического определения рукокрылых. Наибольшую точность в видовой идентификации показывала Sonobat – эта программа автоматически распознает и сортирует сигналы, которые далее обрабатывает для извлечения шести десятков параметров, описывающих частотно-временные и амплитудные характеристики звука (Walters et al., 2013). При определении используется метод нейронных сетей на основе определителя европейских видов рукокрылых по звуковым сигналам, для обучения которой загружались 15858 эталонных звуковых сигналов, относящихся к 34 видам рукокрылых Европы (Walters et al., 2012). Достоверность определения может отличаться у различных групп рукокрылых. В ранних

исследованиях нами учитывалась указанная в литературных источниках малая точность определения по акустическим сигналам представителей рода Ночницы (*Myotis* Kaup) – 49–81%, и род учитывался в целом (Walters et al., 2012, 2013; Jones et al., 2013). В дальнейшем при наработке опыта определения и использовании возможностей программ BatSound и Sonobat стало возможным осуществление видовой идентификации ночниц.

Несмотря на то, что выше представленные хироптерологические программы автоматически определяют видовую принадлежность ультразвуковых сигналов, мы использовали их для поиска сигналов и измерения их параметров, а определение производилось непосредственно исследователем. Основные звуковые параметры и эталонные данные для водяной ночницы, согласно определителю европейских видов рукокрылых по звуковым сигналам (Dietz, Helversen, 2009; Walters et al., 2012), приводятся в таблице 1.

Таблица 1

Основные звуковые параметры программы Sonobat и их среднее значение для *Myotis daubentonii*

Параметр	Описание	Среднее значение ± стандартное отклонение
FMin	Минимальная частота сигнала (кГц).	33,92±3,6
FPeak	Частота сигнала в точке максимальной амплитуды (кГц).	50,53±10,25
FMax	Максимальная частота сигнала (кГц).	76,93±12,86
BW	Частотный диапазон: общая частота распространения сигнала, рассчитываемая как разность между максимальной и минимальной частотами сигнала (кГц).	43,02±10,89
Dur	Продолжительность сигнала (мс).	2,99±0,95
Fctr	Частота в половине продолжительности сигнала (кГц)	52,35±5,18
Fc	Характерная частота: частота в текущей точке в конечных 40% сигнала с наименьшей крутизной (кГц)	41,39±3,5
FKn	Частота, при которой первоначальная крутизна сигнала наиболее резко переходит к крутизне основной части сигнала (кГц)	56,29±6,39
FLg	Частота самой вытянутой плоской наклонной секции сигнала, предшествующей характерной частоте (кГц)	54,50±6,33
StartS	Крутизна первых 5% продолжительности сигнала (кГц/мс)	-23,51±11,74
SteepS	Самый крутой наклон сигнала: максимум линейной регрессии любого сегмента продолжительностью 10% сигнала (кГц/мс)	24,65±11,21
FMaxFKnS	Крутизна сигнала (кГц/мс)	20,60±10,34

FM-сигналы (Frequency Modulated – частотно-модулированные) широкополосные, от 85 до 25 кГц, с изгибом в районе 40-ой частоты. FmaxE определить сложно, она широко распределена. Сигналы обычно сигмовидной формы, выпрямляются вблизи препятствий. Длительность сигнала составляет около 3,2 мс. (Russ et al., 2021). Форма сигнала *Myotis daubentonii* представлена на спектрограмме, где также приводятся характеристики эхолокационных сигналов ночниц, обитающих на территории Тверской области (рис. 1).

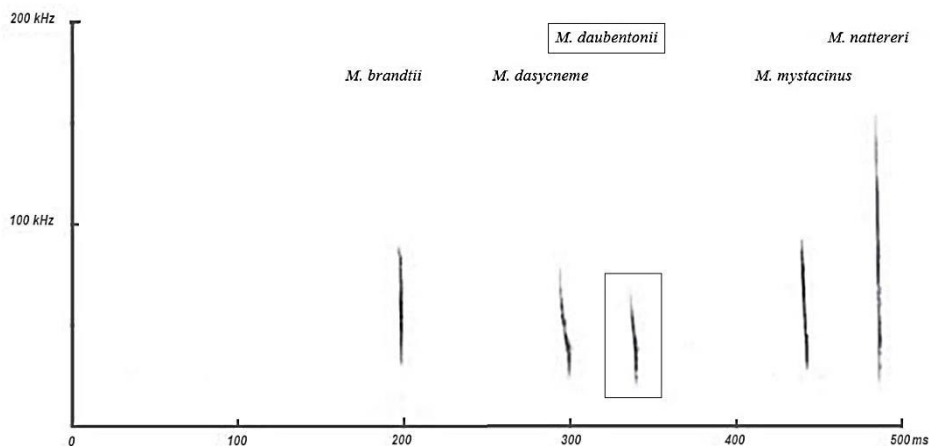


Рис. 1. Спектрограмма поисковых эхолокационных сигналов водяной ночницы *Myotis daubentonii* в сравнении со спектрограммами сигналов некоторых видов летучих мышей той же группы типов ультразвуковых сигналов (по Walters et al., 2012, с изменениями)

Координаты положения летучих мышей определяли в результате наложения звукового файла и данных GPS навигатора. Для выявления специфики пространственной локализации летучих мышей учитывалась встречаемость видов в четырех основных биотопах: закрытые пространства, к которым относились разнообразные леса; открытые пространства – это поля, луга, вырубки; сельские поселения; околородные биотопы.

Метод стационарного ультразвукового мониторинга позволяет изучить динамику пространственного распределения и видовые особенности кормовой активности рукокрылых (Ерохина и др., 2011; Христенко, 2014). При изучении рукокрылых Тверской области данный метод применялся в июле 2014 г., июне-августе 2015 г., июле-августе 2018г., июле-августе 2019г., июле 2020 г., июле 2021г., августе 2022г., июле-августе 2023г., июле-августе 2024г., для чего Wat-детектор

устанавливался стационарно; фиксировались все ультразвуковые сигналы летучих мышей, кормившихся поблизости от аппарата. На каждой точке исследование проводилось в течение 2–5 ночей с 23:00 до 04:00. Всего в ходе маршрутных и стационарных эхолокационных исследований были зарегистрированы кормовые сигналы 136 особей *M. daubentonii*.

При изучении летних местообитаний рукокрылые отлавливались при помощи паутинных сетей и мобильной ловушки Борисенко (Борисенко, 1999). Данные исследования проводились в 2011 г., 2014–2015 гг., 2018–2024 гг. Всего были отработаны 53 сете-ночи, и отловлены 83 ос. разных видов рукокрылых. Определение рукокрылых производилось по полевым определителям рукокрылых (Кожурина, 1997; Dietz, Helversen, 2004). Пойманные зверьки распределялись по подготовленным тканевым мешочкам, и по окончании ночи летучие мыши измерялись общепринятой методикой, регистрировались пол и возраст (Кузякин, 1950).

Исследование рукокрылых в зимний период проводилось в искусственных подземных полостях Старицкого района. Анализ собранных данных по региональной фауне рукокрылых в зимних местах обитания на примере подземелий Старицкого района за период 2013–2019г. отражён в обобщающей статье, в которой на основании оценки встречаемости, относительной численности и относительного обилия были установлены статусы оседлых видов летучих мышей в период гибернации (Емельянова и др., 2020в). В 2020–2025 гг. исследования продолжились, и, кроме мониторинга ранее изученных пещер, были обследованы еще две штольни – Воробьевская (56.48.083 с.ш., 34.93.889 в.д.) и Подметки (56°32.324' с.ш., 34°55.021' в.д.). Всего за период с февраля 2013 г. по февраль 2025 г. исследовано 13 штолен. В данный временной промежуток с учетом повторных обследований совершено 149 осмотров и учтено 16806 зверьков 7 видов. Карты-схемы района исследований, месторасположения подземных полостей, подробные описания строения некоторых подземелий и характеристика их значимости в качестве зимних убежищ для рукокрылых были приведены в более ранних работах (Колотей и др., 2018; Емельянова и др., 2020в).

Расчет встречаемости и относительного обилия рукокрылых производился по методике П.П. Стрелкова и В.Ю. Ильина (1990). Встречаемость (d) вида – отношение числа мест находок особей каждого вида (n) к общему числу обнаруженных мест обитаний (N) рукокрылых всех видов, выраженное в процентах. Относительное обилие – это отношение числа пойманных/ учтенных особей отдельного вида (x) к общему числу пойманных/ учтенных рукокрылых

исследованной территории (X), выраженное в процентах. В нашем случае, с учетом неодинаковой частоты посещений тех или иных каменоломен, число мест находок соответствовало числу учётов, во время которых вид был зарегистрирован (n), а общее число обнаруженных мест обитаний – общему числу учётов данным методом, во время которых были обнаружены рукокрылые любых видов (N). Таким образом, для расчетов использовались только результативные учёты, т.е. случаи, когда подземелья были заселены рукокрылыми – всего 141 посещение каменоломен. Всего в зимних убежищах 226 случая регистрации *M. daubentonii*.

Изучение осенней активности преимущественно проводилось в районе зимних убежищ. С августа по октябрь 2018г. и 2019г. – около штольни Ледяная (20 отловов), с августа– октября 2020г. – в окрестностях штолен Подмётки (9 отловов) и Кассы (5 отловов). Рукокрылые отлавливались с помощью паутинных сетей, которыми перекрывались входы в штольни в период от захода солнца до 2-4 часов утра. Пойманных зверьков определяли, взвешивали и проводили морфометрию. В 2021 г. исследования дополнились кольцеванием и сбором эктопаразитов. Изготовление препаратов осуществлялось по стандартной методике (Брегетова, 1956). Определение видовой принадлежности эктопаразитов проводилось при помощи светового микроскопа по определителям и другим таксономическим публикациям (Orlova et al., 2015). Одновременно с отловом проводился учёт летучих мышей в подземной полости. Были отработаны 34 сете-ночи и отловлены 1322 особи разных видов рукокрылых; поимок водяных ночниц – 201.

Карты с отмеченными на них местами находок рукокрылых, обитающих на территории Тверской области, составлялись при помощи онлайн-сервиса Google My Maps и дорабатывались при помощи программы Adobe Photoshop CS6.

Для построения математической модели распределения рукокрылых по территории Тверской области был применен метод максимальной энтропии. Использовался пакет прикладных программ MaxEnt (ver. 3.3.3k) и ArcGIS 10.2. (универсальный геоинформационный программный продукт фирмы Esri, Inc., USA). ArcGIS предоставляет пользователю средства выбора и просмотра разнообразных геоданных, их редактирования, анализа и вывода. MaxEnt основан на принципе максимальной энтропии и широко применяется для построения моделей, которые основаны на данных о встречаемости особей изучаемых видов животных или растений (Elith et al., 2011; Kramer-Schadt et al., 2013; Phillips et al., 2006; Phillips, Dudík, 2008; Phillips, Elith, 2011; Ward et al., 2009). Метод математического

моделирования MaxEnt позволяет строить вероятностную модель распространения видов на тех или иных участках изучаемой территории на основе только «положительных» данных о присутствии особей изучаемого вида. Результатами моделирования ареалов в этой программе 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).

В анализе применялись 50% точек gps-координат мест регистрации летучих мышей для построения модели и 50% для ее проверки. Для выделения по результатам моделирования «оценочного оптимума» используется «относительная вероятность», значения которой варьируют в пределах от 0 до 1 (Phillips et al., 2006).

Метод был апробирован нами при моделировании пространственного распределения рукокрылых (отр. Chiroptera) в Тверской области. В ходе исследования была обнаружена видовая специфика моделей (Емельянова, Христенко, 2017б). В дальнейшем был проведен анализ пространственного распределения 4 наиболее многочисленных видов рукокрылых, обитающих на территории Тверской области, получены карты-схемы распространения видов по региону, таблицы значений корреляций данных по встречам видов с экогеографическими параметрами (Христенко, Емельянова, 2023).

Для построения модели пространственного распределения *M. daubentonii* использовались GPS-данные о 99 локациях, в которые входили: точки обнаружения при помощи bat-детектора, на местах зимовок, во время отловов паутинными сетями и ловушкой Борисенко. данные о распространении летучих мышей по территории Тверской области, полученные из литературных источников и при изучении коллекций зоологического музея МГУ. Также использовались данные о растительности, плотности населения, рельефе и климате Тверского региона за 2006–2016 гг., полученные на сайте образовательного геопортала ТвГУ (Образовательный геопортал Тверского государственного...). Полученная модель статистически достоверна (AUC=0,737).

Результаты и обсуждение.

Распространение и численность в летних местах обитания.

Водяная ночница – представитель семейства Гладконосые летучие мыши (Vespertilionidae). От других ночниц отличается местом крепления крыловой перепонки – ниже голеностопного сустава, к плюсне. Козелок немного не доходит до середины высоты ушной раковины. Окраска нижней стороны тела и верхней контрастная, мех на брюшке серебристо-серого цвета. Характерны красновато-розовые

кончик морды и носа, область вокруг глаз — голая. Длина предплечья 33-42 мм. Ступня очень большая для зверька таких размеров, прежде всего, за счет длинных пальцев; на пальцах длинные щетинки (Кожурина, 1997) (рис. 2).

На территориях, сопредельных с Тверской областью, этот вид обычен, и регистрируется даже во время пробных попыток исследований фауны рукокрылых, проводимых, как правило, рядом с водоемами. Так, водяная ночница отмечалась в приграничных с нашим регионом местах обитания в Новгородской и Вологодской областях (Васеньков, Сидорчук, 2007; Васеньков и др. 2009; Васеньков, Сидорчук, 2010; Попов, 2011; Шауро, 2011; Шапкин, 2020).



Рис. 2. Водяная ночница (*Myotis daubentonii*): а – Старицкий район, штольня Ледяная, 09.09.2020 г.; б – Старицкий район, штольня Ледяная, 22.11.2020 г.; в – Старицкий район, штольня Ледяная, 06.03.2021 г.; г – 11 ноября 2023 г.; Старицкий район, штольня Ледяная, отлов на роении, 08.08.2020 г. (фото А.А. Емельяновой)

В списке позвоночных животных Тверской области *M. daubentonii* имеет статус «обычный вид» (Викторов, 1994; Викторов и др., 2010). Имеются литературные сведения и задокументированные свидетельства о встречах вида в летних местах обитания.

Таблица 2

Данные учета водяной ночницы (*Myotis daubentonii*)
в летних местах обитания (Тверская область, 2015–2024гг.)

Место	Долгота	Широта	Даты	Метод	Отработано (сети-ночей, или часов)	<i>M. daub.</i> , <i>n</i>
Бологовский м.о., р. Коломенка	34.0596	57.9415	18.07.2015, 23.07.2015	отлов сетями	2 сети-ночи	0
Бологовский м.о. р. Тюшинка	34.1555	57.9910	14.06.2015	отлов сетями	1 сети-ночи	1
Бологовский м.о. р. Кемка	34.2707	57.9960	14.07.2015- 29.07.2015, 21.06.2018- 10.08.2018	отлов сетями	8 сети-ночи	6
Бологовский м.о., д. Котлованово	34.2754	58.0316	26.07.2018- 01.08.2018, 10.08.2019, 30.07.2020, 06.08.2022	отлов сетями	7 сети-ночи	4
Бологовский м.о., д. Котлованово	34.2754	58.0316	06.08.2022	УЗ- мониторинг	1 час	2
Нелидовский м.о., пос. Заповедный (ЦЛГПБЗ)	32.97	56.456667	15.08.2022- 16.08.2022	отлов сетями	2 сети-ночи	0
Нелидовский м.о., пос. Заповедный (ЦЛГПБЗ)	32.97	56.456667	15.08.2022- 16.08.2022	УЗ- мониторинг	2 час	5
Фировский м.о., Рождественское сп	33.8120	57.5978	30.07.2021, 24.07.2023- 26.07.2023, 31.07.2024- 01.08.2024, 28.07.2025- 31.07.2025	отлов сетями	10 сети-ночи	1
Фировский м.о., Рождественское сп	33.8120	57.5978	24.07.2023- 26.07.2023	УЗ- мониторинг	3 час	32
Горопецкий м.о., д. Подгороднее	31.6081	56.5159	08.08.2023- 10.08.2023	отлов сетями	3 сети-ночи	0
Горопецкий м.о., д. Подгороднее	31.6081	56.5159	08.08.2023- 10.08.2023	УЗ- мониторинг	3 час	0
Калининский м.о., окр. д. Ширяково, р. Тьма	5.65529	56.869311	05.07.2024	отлов сетями	1 сети-ночи	0

Калининский м.о., окр. д. Ширяково, р. Тьма	5.65529	56.869311	05.07.2024	УЗ-мониторинг	1 час	0
Андреапольский м.о., г. Андреаполь, окр. г. Андреополя	32.27978	56.65275	10.08.2024-12.08.2024	отлов сетями	3 сете-ночи	0
Андреапольский м.о., г. Андреаполь, окр. г. Андреополя	32.27978	56.65275	10.08.2024-12.08.2024	УЗ-мониторинг	3 час	6
Тверь, мкрн. Сахарово	6.04888	56.898611	28.06.2024	УЗ-мониторинг	1 час	0
Бологовский м.о., болото Линевское	3.68732	58.006809	03.08.2022	УЗ-мониторинг	1 час, 2 км	0
Бологовский м.о., болото Линевское	3.6873-3.90251	58.006809 - 57.987682	03.08.2022	УЗ-мониторинг	1 час, 20 км	0
Бологовский м.о., оз. Коломиноец	3.95850	57.875637	04.08.2022	УЗ-мониторинг	1 час	6
Бологовский м.о., оз. Коломиноец	3.95759 - 3.97412	57.879559 - 57.793735	04.08.2022	УЗ-мониторинг	1 час, 23 км	0
Бологовский м.о., д. Ям – Григино и берег оз. Славинское	3.97089 - 3.99673	57.788092 - 57.791424	04.08.2022	УЗ-мониторинг	2 час, 2 км	2
Вышневолоцкий м.о., окр. пос. Кунинский	4.17566	57.591638	26.08.2022	УЗ-мониторинг	40 мин	0
Вышневолоцкий м.о., окр. д. Колотово	4.21294	57.546724	26.08.2022	УЗ-мониторинг	40 мин	0
Всего учтено						65
Всего учтено сетями						12
Всего учтено методом уз-мониторинга						53

Среди них: Осташковский (окрестности оз. Селигер), Нелидовский (Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник – ЦЛГПБЗ), Старицкий (правый берег р. Волга, окрестности дер. Нижнее Калошино) и Зубцовский (3 км. северо-восточнее от д. Мозгово, правый берег р. Дёржа, «Мудышкина Гора») районы (ныне – муниципальные округа (м.о.) (Строганов, 1936; Глушкова, Федутин, 2002; Глушкова, Крускоп, 2007; Borissenko,

Kruskop, 1996; Кадастровые сведения..., 2021; Емельянова, 2023). В коллекции Зоологического музея МГУ находятся 12 экземпляров водяной ночницы (2 самки, 3 самца, 7 особь с неопределенной половой принадлежностью), отловленные в вышеперечисленных локациях в период с января 1992 по июнь 2010 гг. (S-178338, S-175456, S-175431, S-175422, S-175426, S-175423, S-175424, S-175425, S-175421, S-171698, S-171697, S-164731 – коллекторы Борисенко А.В., Крускоп С.В., Ерохин И.С., Панютина А.А., Глушкова Ю.В.) (рис. 3).

Во время мониторинговых эхолокационных исследований звуковые сигналы водяной ночницы были зафиксированы в Бологовском, Калининском, Максатихинском, Вышневолоцком, Удомельском, Торжокском, Кашинском и Кувшиновском районах. При помощи маршрутного ультразвукового мониторинга в 2010–2015 гг. на территории Тверской области было зарегистрировано 56 звуковых сигналов *M. daubentonii*, относительное обилие вида в населении рукокрылых составило 3,8%. Методом стационарного ультразвукового мониторинга в 2014–2015 гг. зафиксировано 27 эхолокационных сигналов, относительное обилие вида – 7% (Емельянова и др., 2016) (рис. 3–4).

Таблица 3

Результаты учета водяной ночницы (*Myotis daubentonii*) в летних местах обитания (Тверская область, 2015–2024 гг.)

Методы учета	Всего зверьков	<i>M. daubentonii</i> , зверьков	Относительное обилие <i>M. daubentonii</i> , %
Стационарный уз-учет	439	51	11,6
Маршрутный уз-учет	17	2	11,8
Смешанный уз-учет	456	53	11,6
Учет сетями	91	12	13,2
Всего	547	65	11,9

Ниже в табличном виде представлены ранее не опубликованные и новые данные о случаях регистрации водяной ночницы за 2015–2024 гг., полученные разными методами учета в летних местах обитания. Также эти данные пополнили карту регистрации находок водяной ночницы (табл. 2; рис. 3–4).

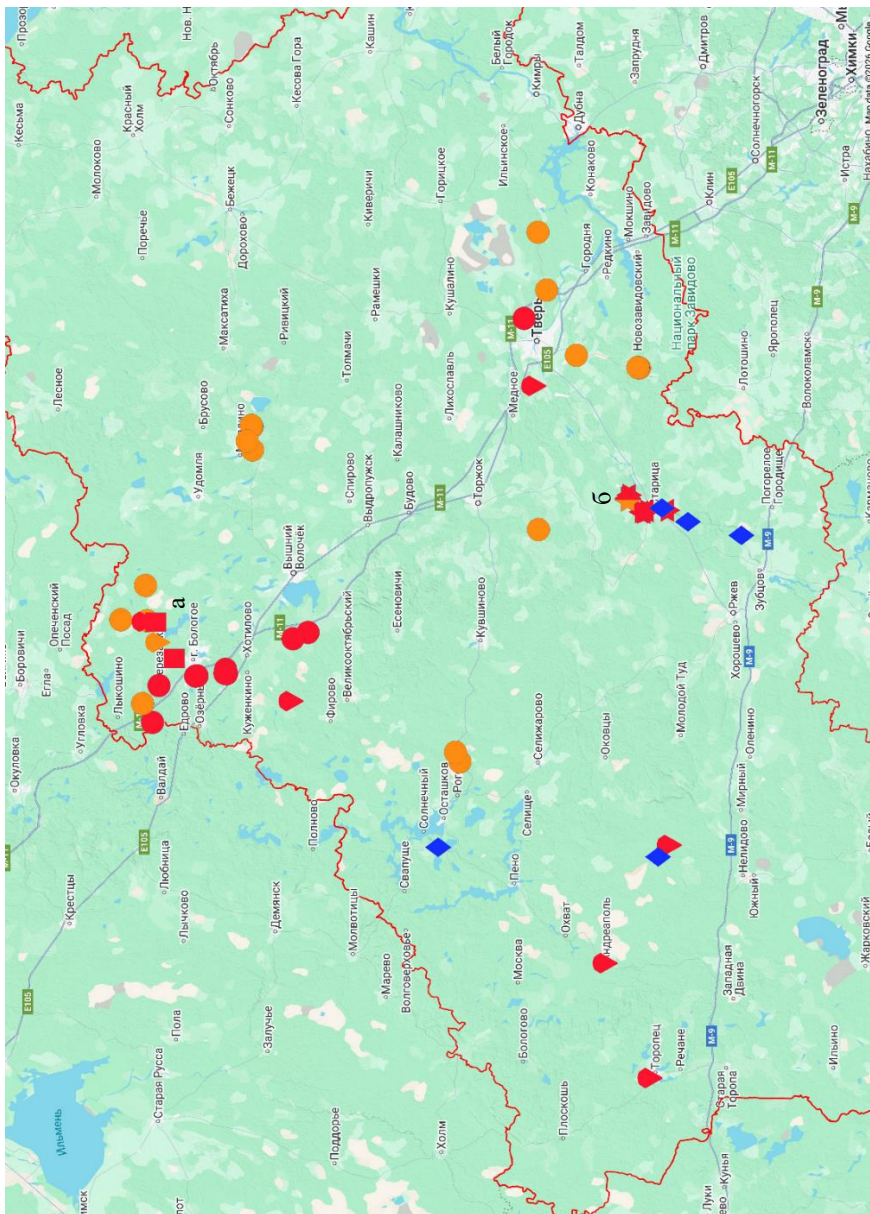


Рис. 3. Карта регистраций *Myotis daubentonii* в Тверской области, где:

- ◆ Литературные данные
- Данные УЗ-мониторинга, 2010-2015гг.
- ◊ Данные УЗ-мониторинга + отлов сетями, 2010-2015гг.
- Данные УЗ-мониторинга, 2016-2024гг.
- ◆ Данные УЗ-мониторинга + отлов сетями, 2016-2024гг.
- Отлов сетями, 2016-2024гг.
- ★ Зимние учеты, 2013-2024гг.
- ★ Зимние учеты, 2016-2024гг.

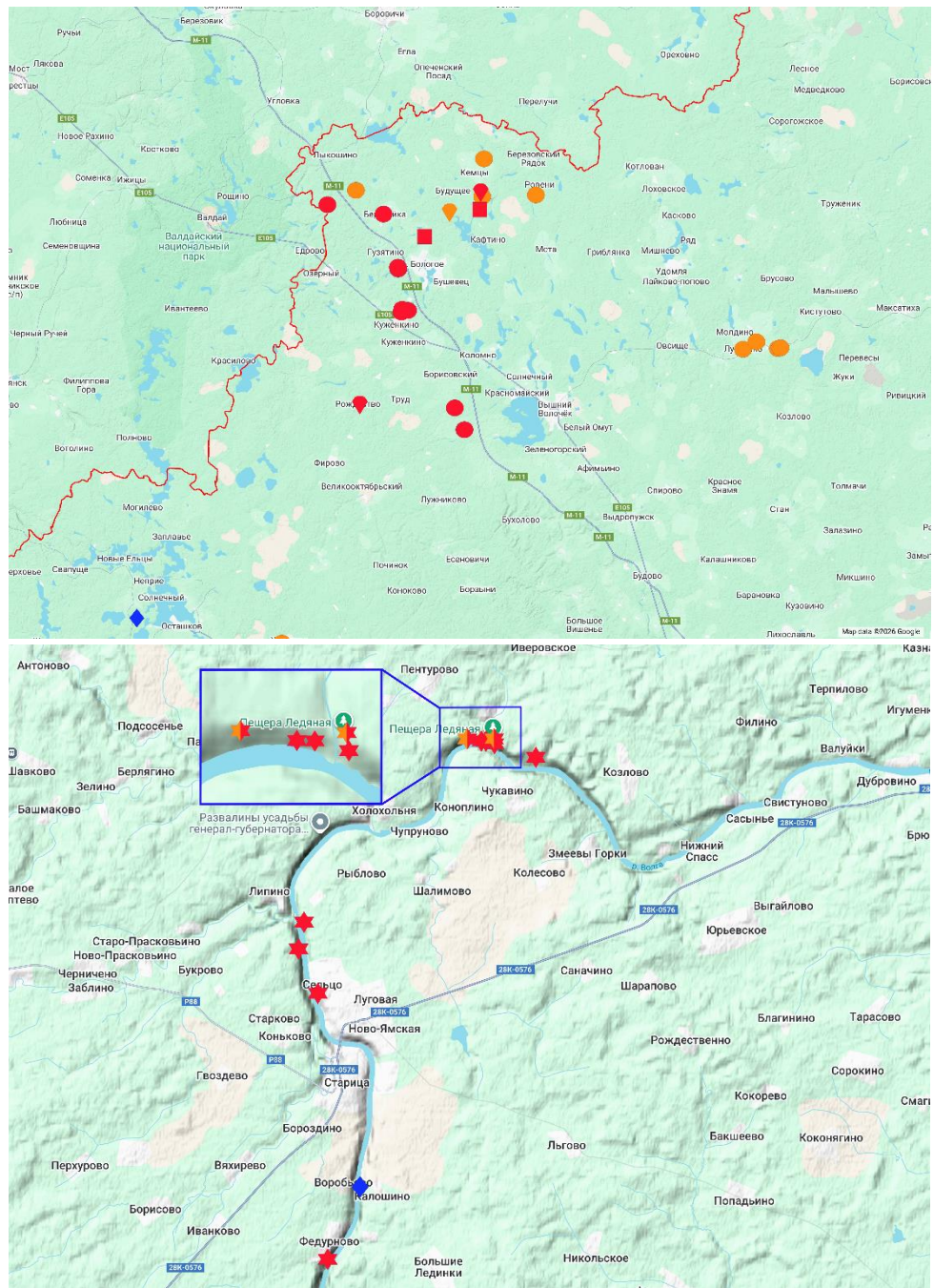


Рис. 4. Частные карты-схемы регистраций *Myotis daubentonii* в Тверской области, где: а – мониторинг в летних местах обитания в Бологовском, Фировском, Удомельском и Вышневолоцком м.о.; б – мониторинг зимних убежищ в Старицком м.о. Примечание: на картах не отмечены исследования в период роения. Обозначения: см. рис. 3

Относительная численность *M. daubentonii* по данным маршрутного учета 2024 г. составила 0,04 зв. на 1 км, относительное обилие – 11,8%. Сходная величина показателя относительного обилия получена при подсчетах по результатам стационарного ультразвукового мониторинга – 11,6%. Такой же результат получен при объединении данных ультразвуковых учетов – 11,6%. Немного большее значение показателя обилия получено по результатам отлова сетями – 13,2%. Итоговое значение по объединенным данным составило 11,9% (табл. 3).

При сопоставлении полученных нами значений показателей с литературными сведениями для территории Дарвинского государственного природного биосферного заповедника (ДГПБЗ, д. Борок Череповецкого района Вологодской области, 58° 32' 44.3004" с.ш., 37° 32' 37.2372" в.д.) можно отметить трехкратное превышение величин показателей относительного обилия водяной ночницы в заповеднике: в 2007 г. – 35%, 2006-2009 гг. – 37,8% (Васеньков и др., 2009; Васеньков, Сидорчук, 2010). Указанное авторами доминирование *M. daubentonii* в отловах обусловлено выбором мест учетов – небольшие реки, впадающие в водохранилище – наиболее характерные кормовые станции этого вида. При расширении охвата исследованиями разных типов биотопов величина относительного обилия водяной ночницы, обитающей на территории ДГПБЗ, снижается до 8,6%, что ближе к полученным нами значениям (Шапкин, 2020). Так же величины показателей относительного обилия водяной ночницы, обитающей в Тверском Верхневолжье, сопоставимы с таковыми, полученными в Республике Карелии (61°07' – 62°54' с.ш., 30°12' – 35°40' в.д.), где по результатам маршрутного ультразвукового учета – 16,4%, стационарного – от 9% до 12%, смешанного учета – от 9,7% до 18,9% (Белкин, Федоров и др., 2020).

Распространение, численность и ее динамика в зимних местах обитания. Водяная ночница оседлый вид. Местами массовых зимних скоплений рукокрылых, обитающих в Верховьях Волги и на сопредельных территориях, являются заброшенные известковые каменоломни Старицкого р-на, где встречаемость *M. daubentonii* по результатам исследований 2013-2019 гг. составила 40,5% (Емельянова и др., 2020в). В указанный временной период водяная ночница отмечалась на зимовках в 7 из 11 исследованных пещер, где наибольшее относительное обилие регистрировалось в Террасной – 21,7% и Копейке – 11,4%. В остальных зимних убежищах величина показателя не превышала 5%: в Ледяной – 4,9%, Лисичке – 2,8%, ДХБ – 2,1%, Парабеллум и Сельцо – 1,2% и 1,2%; при этом наиболее многочисленна была ночница в Ледяной (5,2 экз./ на 1 учет) и Копейке (2,1 экз./ на 1 учет). Всего за период гeбepнaции 2013–2019 гг. было 125 регистраций

водяной ночницы; значения показателей относительной численности и обилия – 1,7 экз./ на 1 учет и 2,7% соответственно (Емельянова и др., 2020в).

Согласно материалам, объединенным за период 2013-2021 гг., наиболее населенными пещерами были: Ледяная (в среднем 4,4 экз./ на 1 учет), Лисичка (2 экз./ на 1 учет), Сельцо (1,1 экз./ на 1 учет). В каменоломнях Парабеллум, Копейка, НТ-3, Террасная-1, Подмётки водяная ночница была немногочисленна – 0,5-0,8 экз./ на 1 учет. Среднее относительное обилие водяной ночницы за период 2013–2021 гг. достигало значения – 1,7%. В зависимости от пещеры величины показателя изменялись от 4,5% – в Копейке, до 0% – в подземелье НТ-2 и Кассы. В штольнях Лисичка и Ледяная показатели обилия – 2,8% и 1,7% соответственно. Минимальное значение данного показателя при результативном учете отмечалось в каменоломне НТ-3 – 0,1% (Емельянова и др., 2022а; Волкова, 2023).

Таблица 4

Численность и относительное обилие водяной ночницы (*Myotis daubentonii*) в искусственных подземельях (Тверская область, 2013–2025 гг.)

Каменоломни	Число учётов	<i>M. daub.</i> п*	<i>M. daub.</i> экз./ 1 уч.**	<i>M. daub.</i> %***	Всего рукокрылых экз./ 1 уч.	Всего рукокрылых, экз.
Ледяная	40	159	4	1,4	284	11360
Парабеллум	22	14	0,6	1,1	59,5	1310
Копейка	14	12	0,9	4,7	18,3	256
Лисичка	6	7	0,5	1,6	70,8	425
НТ-3	8	2	0,2	0,2	119,9	959
Террасная-1	8	3	0,4	0,4	101,1	809
Сельцо	16	15	0,9	2,4	39	624
Кассы	6	0	0	0	28	168
Подмётки	10	14	1,4	1,8	77,9	779
Всего	142	226	1,6	1,3	117,6	16705

Примечание: * – число регистраций зверьков данного вида (экз.); ** – относительная численность вида в подземных полостях (экз./ на 1 учет); *** – среднее относительное обилие по результатам посещений данного подземелья (%). Обозначения: *M. daub.* – водяная ночница.

Во время зимовки 2020–2023 гг. зафиксирован 101 случай регистрации *M. daubentonii*; значения показателей относительной численности и обилия – 1,8 экз./ на 1 учет и 1,1% соответственно (Волкова, Емельянова, 2024). При пополнении данных материалами учетов до февраля 2025 г. (2013–2025гг.) были получены средние показатели относительной численности и относительного обилия – 1,6

экз./ на 1 учет и 1,3%. Материалы по находкам водяной ночницы в 9 из 13 обследованных зимних убежищах за 12-летний период исследований и соответствующие показатели численности и обилия представлены в таблице ниже (табл. 4).

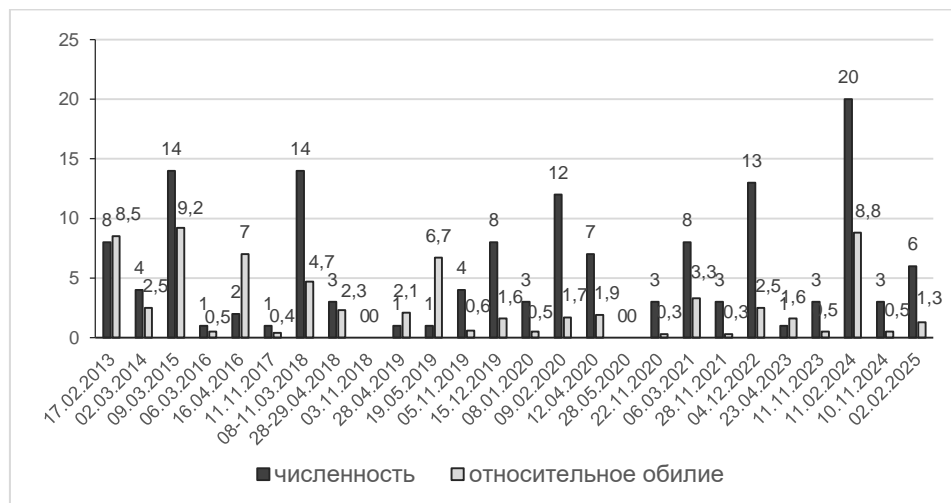


Рис. 5. Динамика численности (зв.) и относительного обилия (%) *Myotis daubentonii* в период гибернации (Тверская область, штольня Ледяная, 2013–2025 гг.)

Учитывая наибольшую заселенность рукокрылыми в зимний период штольни Ледяная (она же – Нижнетолпинская-1, Толпино–1, ООПТ «Пещера Чукавино»), представляет интерес отслеживание динамики численности и обилия водяной ночницы в данном подземелье (рис. 5).

Согласно графику, в начале зимовки рукокрылых, которая в Тверском регионе начинается в ноябре месяце, фиксировалась численность водяной ночницы в пределах 1–4 зверька, относительное обилие находилось в пределах 0,4–0,6%; во время учетных работ в начале ноября 2018 г. *M. daubentonii* не отмечалась. В декабрьских учетах водяная ночница отмечалась в числе 8 особей (15.12.2019) и 13 особей (04.12.2022), обилие – 1,6% и 2,5% соответственно. Во время единственного январского учета 2020г. были обнаружены 3 водяные ночницы, что составило 0,5 от всего населения летучих мышей. В феврале 2013, 2020, 2024, 2025гг. было найдено 8 (8,5%), 12 (1,7%), 20 (8,8%) и 6 (1,3%) животных. В начале марта 2015 и 2018 гг. учтено по 14 зверьков – обилие 9,2% и 4,7%; в конце апреля 2018 г. обнаружены только 3 водяные ночницы (2,3%). В конце мая 2019 г. в штольне регистрировался 1 зверек, в конце мая 2020 г. в этой каменоломне не оставалось ни одной летучей мыши (рис. 5).

Таким образом, в период гибернации в подземелье происходит пространственное перераспределение животных ввиду изменений в ходе зимовки микроклиматических параметров, перемещение с открытых участков в недоступные для глаз учетчиков микроукрытия, и наоборот, что особенно хорошо заметно в период практически ежемесячного мониторинга сезона 2019–2020 гг. (рис. 5).

Таблица 5

Численность и обилие водяной ночницы (*Myotis daubentonii*) при гибернации на территории Тверской области и в широтном направлении

Регион	Координаты	Тип убежищ	<i>M. daub</i> , регистраций	Зв./1 учет	%	Даты	Авторы
Тверская обл., подтаежные елово- широколиств. леса	56°56' с.ш., 34°98' в.д	штольня Ледяная	41	3,7	1,8	2005- 2006	Глушкова и др., 2006.
Тверская область	56°34' с.ш., 34°59' в.д	штольни	125	1,7	2,7	2013- 2019	Емельянова и др., 2020в
Тверская область	56°56' с.ш., 34°98' в.д	штольня Ледяная	97	4,4	1,7	2013- 2021	Емельянова и др., 2022а
Тверская область	56°34' с.ш., 34°59' в.д	штольни	101	1,8	1,1	2020- 2023	Волкова, Емельянова, 2024
Тверская область	56°34' с.ш., 34°59' в.д	штольни	226	1,6	1,3	2013- 2025	новые данные
Республика Карелия, подзона средней тайги	61°07' – 62°54' с.ш., 30°12' – 35°40' в.д.	штольни и бетонные сооружения	8	6,6	8,5	2009- 2018	Белкин и др., 2019
Финляндия, подзона южной тайги	60–61° с.ш. 22– 28° в.д.	бетонные сооружения	218	10,9	11,3	2003- 2005	Wermunsen, Siivonen, 2010
Ленинградская обл., подзона южной тайги	58°42' – 60°00' с.ш., 29°36' – 32°18' в.д.	штольни	2428	27,6	15,8	2007- 2015	Kovalyov, 2017
Ленинградская обл.	58°42' – 60°00' с.ш., 29°36' – 32°18' в.д.	штольни	487	32,5	18,8	2019- 2020	Матлова и др., 2020
Самарская область, лесостепь	53°25'7" с.ш., 50°0'21" в.д.	штольня	1026	-	11,5	2004	Смирнов и др., 2012

Анализ динамики зимующего населения рукокрылых с привлечением литературных сведений показал, что с 2005 г. по 2025 г. население водяной ночницы значительных изменений не претерпело. Это отмечается как при мониторинге штольни Ледяная, так и при сопоставлении данных собственных изысканий более ранних и поздних периодов во всех обследованных зимних убежищах (табл. 5). Намечающаяся тенденция снижения относительного обилия водяной ночницы в зимнем населении рукокрылых связана не с изменениями численности этого вида, а с положительной динамикой численности другого оседлого вида – ночницы Брандта (*Myotis brandtii*) (Емельянова и др., 2022а).

Сравнивая полученные нами значения показателей с таковыми из других регионов, находящихся на разных широтах в Европейской части России, можно отметить, что присвоенный ранее водяной ночнице, обитающей на территории Тверской области, статус редкого на зимовках вида подтверждается. Величины показателей абсолютной и относительной численности *M. daubentonii* в зимних убежищах при продвижении в сторону высоких широт увеличивается, достигая максимальных значений в штольнях Ленинградской области (58°42' – 60°00' с.ш.) – до 27,6 и 32,5 зв./ на 1 учет (Kovalyov, 2017; Матлова и др., 2020). В пределах 60 – 61° с.ш. условия зимовки для водяной ночницы все еще остаются комфортными.

Так, средняя относительная численность данного вида на зимовках в бетонных фортификационных сооружениях, расположенных на территории Финляндии, в 2003-2005 гг. достигала 10,9 зв./ на 1 учет (Werdmunsen, Siivonen, 2010) (табл. 5).

Условия зимовки в подземных убежищах выше 60° с.ш. становятся малокомфортными: в зоне средней тайги в Республике Карелии (61°07' – 62°54' с.ш.) величины показателей относительной численности и обилия *M. daubentonii* составили 6,6 зв./ на 1 учет и 8,5% (Белкин и др., 2019). Выше 62° с.ш. для водяной ночницы условия зимовки становятся дискомфортными, что подтверждается исследованиями в карстовых пещерах Архангельской области (64°33' с.ш., 43°11' в.д.), где этот вид в период гибернации не отмечался (Рыков, 2008 (цит. по Белкин, Панченко и др., 2015); Белкин, Илюха и др., 2019; Белкин, Илюха и др., 2020) (табл. 5).

Условия зимовки *M. daubentonii* в зоне более низких относительно Тверского Верхневолжья широт так же сравнительно более комфортны, нежели в рассматриваемом регионе. В самой обширной каменоломне из группы Ширяевских штолен Самарской области – штольне Поповой горы (53°25'7" с.ш. 50°0'21" в.д.) за один зимний сезон учтено более тысячи водяных ночниц, относительное обилие вида составило 11,5%. Это объясняется возможностью выбора

животными в системе многочисленных залов и длинных разветвленных ходов зон с оптимальными микроклиматическими условиями (Смирнов и др., 2012).

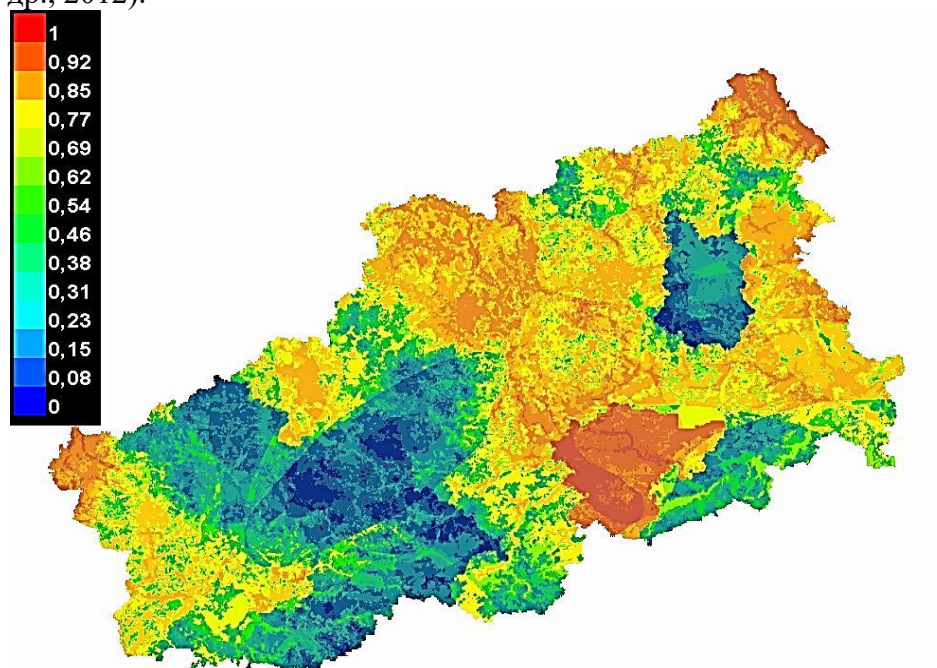


Рис. 6. Модель пространственного распределения *Myotis daubentonii* на территории Тверской области

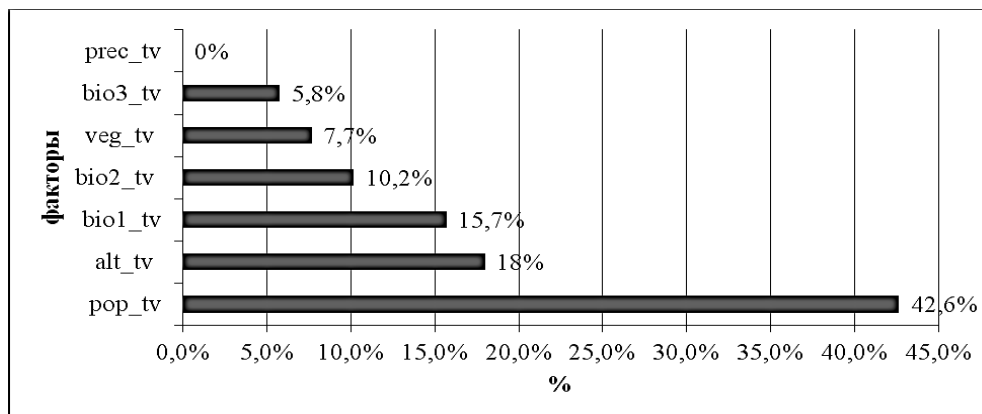


Рис. 7. Доля факторов в общем влиянии на распространение *Myotis daubentonii* на территории Тверской области, где: alt_tv – высота над уровнем моря; pop_tv – плотность населения; bio3_tv – средняя температура самого теплого месяца; bio2_tv – среднегодовая температура; veg_tv – растительность; prec_tv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

В целом известную общую тенденцию – увеличение численности и разнообразия летучих мышей в южном направлении, – могут исказить некоторые обстоятельства, в числе которых – наличие специфических убежищ. В частности, многочисленность оседлых видов рукокрылых на территории Ленинградской области обусловлена многочисленностью подходящих для зимовки «пещер» искусственного происхождения (Попов, 2011).

Согласно построенной модели пространственного распространения *M. daubentonii* благоприятными для обитания (вероятность встречи вида $\geq 0,54$) являются более 60% территории Тверского региона (рис. 6). Максимальные значения вероятности обнаружения сосредоточены в поймах рек Прибалтийской, Валдайской, Верхневолжской физико-географической провинций. Верхневолжскую физико-географическую провинцию можно характеризовать как обладающую комплексом наиболее благоприятных факторов для вида. Выявлены факторы, оказывающие максимальное влияние на распространение: плотность населения (42,6%), высота над уровнем моря (18%) и показатели средних температур самого холодного месяца (15,7%) (рис. 7).

Представляет интерес анализ локальных вероятностей обнаружения водяной нощницы согласно полученной модели. В зоне **Прибалтийской** провинции вероятность находки *Myotis daubentonii* $\geq 0,62$. Наиболее комфортными для обитания являются поймы рек Серёжа и Большая Смата (вероятность встречи р. Нощницы – 0,85–0,92). На территории **Валдайской** провинции наиболее благоприятными для обитания являются окрестности: рек Западная Двина (вероятность обнаружения *Myotis sp.* – 0,38–0,85), Торопа (0,77–0,92), Большой Тудер (0,54–0,85) Межа (0,54–0,85), Березайка (0,77–0,92), Мста (0,85–0,92), Коломенка (0,92) и Съежа (0,85–0,92); озёр Селигер (0,77–0,85), Стерж (0,62–0,85), Вселуг (0,62–0,77), Пено (0,85), Волго (0,77–0,85), Пирос (0,92), Бологое (0,85–0,92), Кафтино (0,92) и Вышневолоцкого водохранилища (0,92). Вероятность встречи в **Смоленско-Московской** провинции увеличивается с северо-запада на юго-восток от 0–0,31 в Селижаровском до 0,46–0,85 в Старицком и Зубцовском м.о. Комфортными для обитания являются бассейны рек Волга (вероятность обнаружения представителей р. *Myotis* – 0,31–0,92), Тверца (0,46–0,85), Берёза (0,54–0,77), Лучесна (0,46–0,77) и Шоша (0,46–0,85). **Верхневолжская** провинция: вероятность находки вида варьирует от 0–0,46 в Бежецком (поднятие Бежецкий Верх) до 0,77–1 в Вельском (Молого-Шекснинская низменность) и Калининском (Верхневолжская низменность) м.о. Максимальные значения вероятности обнаружения (0,69–1) в данной провинции наблюдаются в поймах рек Созь, Волга,

Медведица, Сыровертка, Молога, Волчина, Могоча, Орша, Логовежь, озеро Великое, Светлое, а также Рыбинского водохранилища. Таким образом, гипотетические плотности распределения вида тесно связаны с бассейнами рек и озерами Тверской области (рис. 6).

Биология и экология вида. Водяная ночница тяготеет к водоемам с обширной водной гладью или небольшим ручьям и рекам с медленным течением, с берегами поросшими деревьями и кустарниками. Это обусловлено сочетанием оптимальных для данного вида кормовых, гнездопригодных и защитных свойств подобных биотопов. В литературных источниках отмечается приспособленность *M. daubentonii* к питанию комарами-звонцами (Chironomidae), которых летучие мыши ловят, когда те всплывают или роятся прямо над поверхностью воды (Swift, Raicu, 1983; Beck, 1995). Так, при исследовании питания рукокрылых в условиях Дарвинского заповедника во всех проанализированных фекальных пробах водяных ночниц встречались фрагменты хирономид (Шапкин, Бабушкин, 2025). При этом, имеются свидетельства, что водяная ночница менее специализированный вид по сравнению с прудовой ночницей (*Myotis dasycneme*), которая питается исключительно водными беспозвоночными. Например, у обитающих на территории ДГПБЗ *M. daubentonii* в диете кроме упомянутых комаров были обнаружены представители отрядов Diptera, Coleoptera, Lepidoptera, Hymenoptera, Hemiptera, Neuroptera (Шапкин, Бабушкин, 2025). При экспериментальном изучении пищевых предпочтений было обнаружено, что *M. daubentonii* способна потреблять широкий спектр разных групп ночных насекомых; в рацион входят, по крайней мере, представители 50 семейств 11 отрядов насекомых, а также пауки (Первушина и др., 2011).

Согласно классификации С.В. Крускопа (1996, 1998), основанной на пространственной организации мест охоты, водяная ночница отнесена к экологической группе воздушные охотники пересеченных (зашумленных) пространств, где совместно с *Myotis dasycneme* представляет Leucopoee-тип. Летучие мыши данной группы отличаются промежуточными пропорциями крыла, не удлиненной ушной раковиной, относительно быстрым и маневренным полетом (Крускоп, 1996, 1998). В экологической структуре региональной хироптерофауны преобладают представители именно этой экологической группы, охотящиеся в лесных ландшафтах (Емельянова, Христенко, 2017в). В летних местах обитания *M. daubentonii* менее требовательна к выбору кормовых локаций и дневных убежищ, чем *M. dasycneme* (Глушкова, Крускоп, 2007; наши данные). Днем укрываются в дуплах старых разрушающихся деревьев, под крышами различных строений.

Наши данные согласуются с литературными сведениями. Зафиксированные в ходе маршрутного эхолокационного мониторинга ультразвуковые сигналы *M. daubentonii* распределились следующим образом: 45,5% – околородные пространства – берега рек, озер, водохранилищ; 22,7% – сельские поселения – селения и прилегающие к ним аграрные ландшафты – приусадебные участки; 18,2% – закрытые пространства – леса; 13,6% – открытые пространства – обширные просеки, вырубки, поля, луга. Материалы, полученные в ходе стационарного эхолокационного мониторинга в пограничных биотопах, представили следующее распределение кормовых сигналов *M. daubentonii*: 71,4% – пограничный биотоп между околородными пространствами и сельскими поселениями; 25,9% – пограничные биотопы между околородными и закрытыми пространствами. Таким образом, водяная ночница предпочитает охотиться над водоёмами, реже в сельских поселениях, на закрытых и открытых пространствах. Следует отметить, что все звуковые сигналы *M. daubentonii* отмечались либо непосредственно в околородных биотопах, либо не более чем в 2 км от них. Полагаем, что в последнем случае регистрировались зверьки в местах пролета от дневных убежищ (дупла, постройки человека) к кормовым локациям. По итогам стационарного и маршрутного эхолокационного мониторинга, а также отлова паутинными сетями в окрестностях зимних убежищ было выявлено, что кормовая активность водяной ночницы начинается через 1,5-2 часа после захода солнца. Характерны два пика активности: первый – до полуночи, второй – до 4 утра. Время самой поздней поимки – 04:15 утра (25.08.2018 г.).

Кроме возможности изучения особенностей экологии и биологии летучих мышей в период гибернации, места массовых зимовок интересны для наблюдений изменений активности рукокрылых в окрестностях зимних убежищ в позднелетний и осенний периоды; данный феномен получил название «роение». В период роения рукокрылые посещают зимние убежища с разнообразными целями: пережидание жаркого периода конца лета в малоактивном или неактивном состоянии для сохранения жировых запасов, поиск полового партнера, проверка зимних убежищ (Encarnação et al., 2004a; Encarnação et al., 2004b; Encarnação et al., 2006; Kazakov et al., 2018 и мн. др.).

Анализ динамики видового состава населения рукокрылых в районе зимних убежищ в летне-осенний период указывает на высокую активность водяной ночницы в августе, снижение ее в сентябре, и дальнейшее – в октябре. Эта закономерность отмечалась в районе всех трех исследованных штолен. Причем, в период гибернации относительная численность и обилие *M. daubentonii* в данных

каменоломнях еще меньше, нежели величины этих показателей при отловах в период роения (рис. 8).

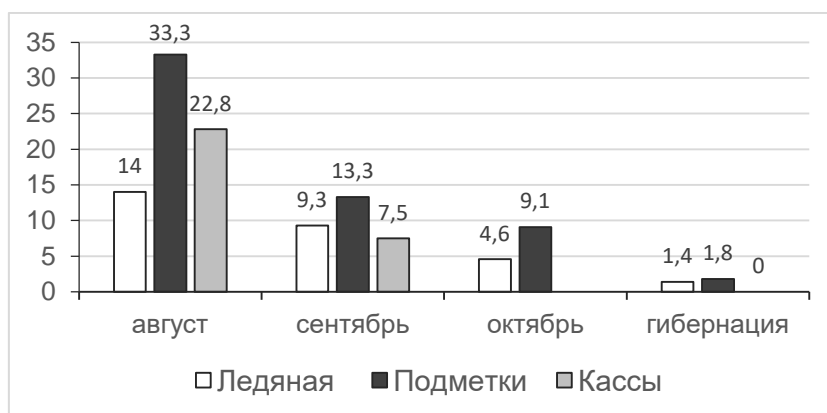


Рис. 8. Относительное обилие (%) *M. daubentonii* в отловах около штолен Ледяная, Подметки, Кассы. Тверская область, Старицкий р-н, 2018–2024 гг.

Таблица 6

Численность и относительное обилие водяной ночницы (*Myotis daubentonii*) в период роения в окрестностях зимних убежищ Старицкого района Тверской области (2013–2025 гг.)

Каменоломни	Число учётов	<i>M. daub.</i> n*	<i>M. daub.</i> экз./ на 1 уч.**	<i>M. daub.</i> % ***	Всего рукокрылых экз./ 1 уч.	Всего рукокрылых, экз.
Ледяная	20	81	4	11,9	34,5	2,7
Кассы	5	65	13	19,9	65,4	0
Подметки	9	55	6,1	17,5	35	0,1
Всего	34	201	5,9	15,2	38,9	1,6

Примечание: * – число регистраций зверьков данного вида (экз.); ** – относительная численность вида в отловах (экз./ на 1 уч.); *** – среднее относительное обилие (%). Обозначения: *M. daub.* – водяная ночница.

Известно, что летние местообитания водяных ночниц находятся преимущественно в непосредственной близости от регулярно используемых ими зимних убежищ, хотя возможны сезонные перемещения в направлении таковых с площадями радиусом 50 км (Kovalyov, 2017). Наблюдаемые отличия относительного обилия *M. daubentonii* в окрестностях разных штолен с большой долей вероятности отражают степень привлекательности для вида прилегающих к ним биотопов в качестве кормовых участков и наличия укрытий (табл. 6).

В нашем случае каменоломни Кассы и Подмётки находятся друг напротив друга на удалении 700 м и разделяются рекой Волга (Волкова и др., 2022; Волкова, 2023; Кулагина, Емельянова, 2025). Основные различия касаются береговой растительности: на более крутом левом берегу Волги, где находится вход в штольню Кассы, древесная растительность представлена преимущественно лиственным лесом, граничащим с санитарно-защитной зоной ЛЭП; вход в штольню Подметки окружен средневозрастным сосняком.

Представляет интерес отслеживание подекадных изменений интенсивности лета *M. daubentonii* с одновременным отражением использования данным видом зимнего убежища в летне-осенний период. Подобные работы были проведены в окрестностях штольни Ледяная в 2018 и 2019 гг. Анализируя динамику видового состава населения рукокрылых во время роения в окрестностях этого искусственного подземелья, отметим, что в отловах водяная ночница отмечалась с момента начала работ – с 1 декады августа – в 2019 г. было поймано 6 зв., относительное обилие составило 20,7%. В самой каменоломне в указанный период была обнаружена 1 водяная ночница (16,7%). Во 2 декаде августа 2019 г. было отловлено 10 зв. (28,5%); в пещере вид отсутствовал (рис. 9).

В 3 декаде августа 2018 и 2019 гг. отловами учтено 10 (14,7%) и 4 зв. (10,8%) соответственно; в штольне в 2019г. найдена 1 водяная ночница (10%). В 1 декаде сентября 2019 г. отловами зарегистрировано 11 зв. (15,9%); в пещере ночница не найдена. Начиная со второй декады сентября наблюдалось снижение активности лёта *M. daubentonii*: в 2018 г. было поймано 7 зверьков (7,1%); в пещере вид не обнаружен. В 3 декаде сентября 2019 г. в отловах зарегистрирована 1 водяная ночница (2%); в пещере вид отсутствовал. Далее во время отловов в 1 и 2 декадах октября водяная ночница не отмечалась. В 1 декаде октября в штольне были найдены 4 зверька (1,1%). В 3 декаде октября 2019 г. были отловлены 2 водяные ночницы (9%); в штольне учеты не проводились. В 1 декаде ноября 2019г. в отловах водяная ночница отсутствовала; в штольне обнаружено 4 зв. (0,6%) (рис. 9).

Таким образом, к октябрю месяцу снижается интенсивность роения, пик которого приходится на 2-3 декады августа. Зарегистрированная нами в 1 декаде сентября повышенная активность водяной ночницы в окрестностях подземелья может быть связана с репродуктивной активностью самцов (Encarnação et al., 2004 b). Однако нами не отмечалось указанное в данном литературном источнике снижение массы тела самцов в сентябре: при сопоставлении выборок взрослых самцов *M. daubentonii*, отловленных в августе и в сентябре, подтвердилось значимое увеличение индекса упитанности у сентябрьских животных ($p \leq 0,00112$) (Козлов, Емельянова, 2024).

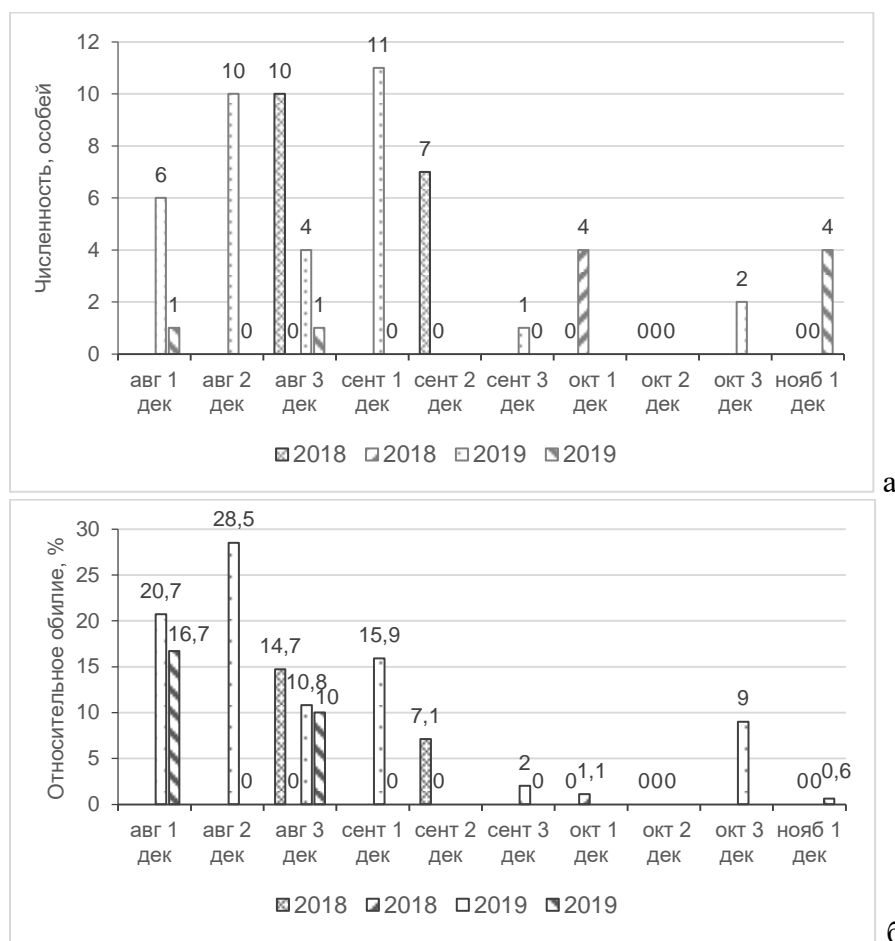


Рис. 9. Численность (а) и относительное обилие (б) *Myotis daubentonii* в отловах у входов в штольню Ледяная (август-ноябрь 2018–2019 гг.)

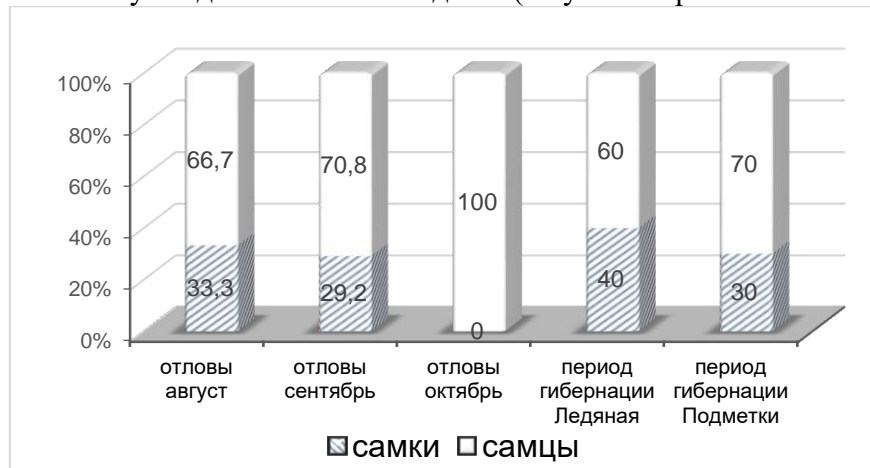


Рис. 10. Особенности половой структуры *Myotis daubentonii* в отловах у штольни Ледяная (летне-осенний период) и в период гибернации

В отловах у входов в пещеру Ледяная в августе и сентябре наблюдалось преобладание самцов, в октябре самцы в отловах уже составляли 100%. Данный факт согласуется со свидетельствами, что взрослые самки водяной ночницы заселяются в зимние убежища уже во второй половине сентября, раньше половозрелых самцов (Dietz et al., 2006).

При изучении соотношения самцов и самок в период гибернации в каменоломнях Ледяная и Подметки так же отмечено преобладание самцов – пропорции составили 0,6 : 0,4 и 0,7 : 0,3 соответственно (рис. 10).

В октябре летучие мыши перемещаются к местам зимовок, соответственно первые регистрации *M. daubentonii* в подземелье Ледяная 5 октября 2018 г. связаны с указанными процессами. Становление зимнего населения рукокрылых происходит с первой декады ноября. В начале периода гибернации учтенные нами животные преимущественно размещались открыто на потолках и стенах убежища – от 75% до 100%, в декабре–феврале от 25% до 50% зверьков регистрировались в щелях, в марте водяные ночницы главным образом находились в микроукрытиях – от 90% до 100%, при том 9 марта 2015г. в 93% случаев *M. daubentonii* располагались открыто. В апреле встречались разные варианты размещения зверьков: 16 апреля 2016 г. – 2 водяные ночницы располагались открыто (100%), 24 апреля 2018 г. – 3 зверька найдено в трещинах на своде (100%), 28 апреля 2019г. – 1 *M. daubentonii* размещалась открыто (100%), 12 апреля 2020 г. – 3 особи обнаружены вне микроукрытий (42,8%) и 4 – в микроукрытиях (57,2%). Таким образом, в апреле водяная ночница начинает покидать зимнее убежище. Самое позднее обнаружение *M. daubentonii* — 19 мая 2019 г.

Во время зимовки водяная ночница не склонна образовывать агрегации; изредка *M. daubentonii* встречались в гетерогенных скоплениях с *M. brandtii* (Емельянова и др., 2019; Христенко и др., 2019). Эти данные согласуются с наблюдениями в других регионах – Самарской и Ленинградской областях (Смирнов и др., 2017; Kovalyov, 2017; Матлова и др., 2020). Для ночниц, зимующих в штольнях и бетонных сооружениях на территории Республики Карелия, отмечено предпочтение устраиваться в шпурах и в щелях горных пород на потолке и стыке потолка и стен (Хижкин и др., 2019).

Микроклиматические условия в отмеченных местах зимовок водяной ночницы в Тверской области: температура – от 5,3 °С до 8,6 °С, влажность – от 75% до 95%.

Привязанность водяной ночницы к постоянным зимним убежищам была подтверждена результатами кольцевания – все летучие мыши, помеченные в нескольких искусственных пещерах, в дальнейшем отмечались в тех же подземельях. Интересны случаи неоднократных встреч двух *M. daubentonii*. Один зверек, окольцованный в штольне Ледяная в апреле 2019г., в дальнейшем был найден в этой каменоломне 12.04.2020 г. и 23.10.2021г. Другой зверек, там же окольцованный в апреле 2019г., далее регистрировался в Ледяной 12.04.2020г.; 08.08.2020г. этот самец был пойман в сети при изучении летне-осенней активности, при этом он летел из штольни. На зимовке 2020-2021 гг. тот же самец водяной ночницы был отмечен дважды – 22.11.2020г. и 06.03.2021, оба случая – в Южном зале. Таким образом подтверждается близость летних местообитаний водяной ночницы к зимним убежищам. Использование рукокрылыми в теплое время года в качестве мест дневок прохладных штолен позволяет при переходе в состояние гипотермии сократить энергетические затраты. Отметим, что в июне и июле в каменоломне Ледяная летучие мыши нами не регистрировались.

В целях изучения фауны эктопаразитов были обследованы 24 водяные ночницы. Доля зараженных животных составила 89,7%; величина паразитарного груза (NR) – 3,6. Наибольший вклад в зараженность вносили краснотелковые клещи рода *Leptotrombidium* (ИО=1,3) и видоспецифичные кровососущие мухи вида – *Nycteribia kolenatii* (ИО=0,95). Ниже представлены соотношения численности собранных эктопаразитов рукокрылых на обследованных хозяевах (%).

Семейство Spinturnicidae (Oudemans, 1902): *Spinturnix myoti* (Kolenati, 1856) – 8,1; *Spinturnix andegavinus* (Kolenati, 1857) – 1,4.

Семейство Macronyssidae (Oudemans, 1936): *Macronyssus ellipticus* (Kolenati, 1856) – 18,4; *Macronyssus diversipilis* (Vitzthum, 1920) – 6,9; *Macronyssus corethroproctus* (Oudemans, 1902) – 1,4.

Семейство Trombidiidae (Leach, 1815): Род *Leptotrombidium* (Nagayo, Miyagawa, Mitamura et Imamura, 1916). Ближе неопределённые – 35,6.

Семейство Nycteribiidae (Samouelle 1819): *Nycteribia kolenatii* (Theodor et Moscona, 1954) – 25,4; *Penicillidia monoceros* (Speiser, 1900) – 1,4.

Семейство Ischnopsyllidae (Wahlgren, 1907): *Ischnopsyllus (H.) hexactenus* (Kolenati, 1856) – 1,4.

Сведения о фауне эктопаразитов *M. daubentonii*, обитающей на территории Тверской области, опубликованы в ряде специализированных статей (Виноградова, 2022; Виноградова, 2023; Виноградова, 2024; Виноградова и др., 2022; Виноградова и др., 2023; Orlova et al., 2021).

Заключение. В целом территория Тверской области благоприятна для обитания *M. daubentonii*, где водяная ночница – обычный в летних местообитаниях вид. В местах массовых зимовок летучих мышей водяная ночница сравнительно редка, но уровень численности стабилен на протяжении 20 лет наблюдений. К факторам негативного воздействия на вид относятся уничтожение старых дуплистых деревьев и старовозрастных лиственных лесов, беспокойство в местах массовых зимовок, уничтожение зимних убежищ. Считаем обоснованным присутствие этого вида в «Списке редких и уязвимых таксонов флоры и фауны Тверской области, нуждающихся в постоянном контроле и наблюдении». Необходим дальнейший мониторинг состояния популяции *M. daubentonii* на территории рассматриваемого региона.

Список литературы

- Белкин В.В., Панченко Д.В., Тирронен К.Ф., Якимова А.Е., Федоров Ф.В. 2015. Экологический статус рукокрылых (Chiroptera) на зимовках в Восточной Фенноскандии // Экология. Т. 2015. № 5. С. 374-380.
- 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., Илюха В.А., Хижкин Е.А., Якимова А.Е., Фёдоров Ф.В., Антонова Е.А., Кижина А.Г., Узенбаева Л.Б., Ильина Т.Н., Баишикова И.В. 2020. Экологические и физиолого-биохимические адаптации северного кожанка (*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.
- Белкин В.В., Фёдоров Ф.В., Ляпунов А.Н. 2020. Летнее население летучих мышей ООПТ и смежных с ними территорий на востоке Фенноскандии //

- Труды Карельского научного центра РАН. № 5. С. 17-28.
- Бичерев А.П.* 1997. Ночница водяная *Myotis daubentonii* (Kuhl, 1817) // Красная книга Смоленской области / Отв. ред. Н.Д. Круглов // Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Смоленск: Смоленский гос. пед. инт. С. 156.
- Борисенко А.В.* 1999. Мобильная ловушка для отлова рукокрылых // *Plecotus et al.* М.: ИПЭЭ РАН. № 2. С. 10-19.
- Брежетова Н.Г.* 1956. Гамазовые клещи (Gamasoidea). Краткий определитель. Зоологический институт академии наук СССР. Москва. 243 с.
- Васеньков Д.А., Сидорчук Н.В.* 2007. Рукокрылые (Mammalia, Chiroptera) Дарвинского заповедника // *Plecotus et al.* № 10. С. 32-35.
- Васеньков Д.А., Сидорчук Н.В.* 2010. Динамика видового состава рукокрылых по данным учета паутиными сетями в летний период в Дарвинском заповеднике // *Plecotus et al.* № 13. С. 32-33.
- Васеньков Д.А., Сидорчук Н.В., Потапов М.А.* 2009. Новые данные о рукокрылых Дарвинского заповедника // *Plecotus et al.* № 11-12. С. 18-23.
- Викторов Л.В.* 1994. Систематический список позвоночных животных Тверского края и сопредельных территорий: учебно-методическое пособие. Тверь: Тверской государственный университет. С. 19-20.
- Викторов Л.В., Николаев В.И., Виноградов А.А., Емельянова А.А., Кириллов П.И.* 2010. Позвоночные животные Тверской области: видовой состав и характеристика основных групп: учеб. справочн. пособие. Тверь: ТвГУ. 32 с.
- Виноградова Е.А.* 2022. Об изучении эктопаразитов рукокрылых, обитающих на территории Тверской области // Материалы XX научной конференции аспирантов, магистрантов и студентов, апрель 2022 года: сб. ст. Тверь: Твер. гос. ун-т. С. 118-120.
- Виноградова Е.А.* 2023. К изучению эктопаразитов летучих мышей, обитающих на территории Тверской области: краснотелковые клещи (Acariiformes, Trombiculidae) // Материалы XXI научной конференции аспирантов, магистрантов и студентов, апрель 2023 года: сб. ст. Твер. гос. ун-т. 2023. С. 118-119.
- Виноградова Е.А.* 2024. Экстенсивность инвазии летучих мышей (Chiroptera) эктопаразитами (Тверская область) // Материалы XXII научной конференции аспирантов, магистрантов и студентов, апрель 2024 года: сб. ст. Твер. гос. ун-т. 2024. С. 50-52.
- Виноградова Е.А., Емельянова А.А., Волкова А.С., Христенко Е.А.* 2022. К изучению эктопаразитов летучих мышей, обитающих на территории Тверской области: кровососущие мухи (Diptera, Nycteribiidae) // *Plecotus et al.* № 25. С. 53-46.
- Виноградова Е.А.* 2023. Эктопаразиты летучих мышей, обитающих на территории Тверской области / Е.А. Виноградова, А.А. Емельянова, Е.А. Христенко, А.С. Волкова, В.А. Максимова, Н.Е. Николаева // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 1(69). С. 67-79.

- Волкова А.С.* 2023. К биологии и экологии водяной ночницы *Myotis daubentonii* (Kuhl, 1817) в зимних местах обитания на территории Тверской области // Материалы XXI научной конференции аспирантов, магистрантов и студентов, апрель 2023 года: сб. ст. Тверь: Твер. гос. ун-т. С.111-115.
- Волкова А.С., Емельянова А.А.* 2022. Динамика видового состава рукокрылых в период роения вблизи мест зимовок в Старицком районе // Материалы XX научной конференции аспирантов, магистрантов и студентов, апрель 2022 года: сб. ст. Тверь: Твер. гос. ун-т. С. 111-114.
- Волкова А.С., Емельянова А.А.* 2024. Результаты мониторинга фауны рукокрылых в период гибернации в 2020-2023 гг. (Тверская область) // Материалы XXII научной конференции аспирантов, магистрантов и студентов, апрель 2024 года: сб. ст. Тверь: Твер. гос. ун-т. С. 43-47.
- Волкова А.С., Емельянова А.А., Христенко Е.А.* 2022. Динамика видового состава, численности и половой структуры рукокрылых в период роения на территории ООПТ «пещера Чукавино» // Научные исследования и экологический мониторинг на особо охраняемых природных территориях России и сопредельных стран. сборник Всероссийской конференции с международным участием, посвященной 90-летию организации Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника, 150-летию основателя и первого директора Григория Леонидовича Граве, 140-летию эколога, профессора Владимира Владимировича Станчинского. М. С. 413-419.
- Глушкова Ю.В., Крускоп С.В., Федоров Н.В.* 2006. Годичный мониторинг рукокрылых в их зимнем убежище в Центральной России // *Plecotus et al.* Т. 9. С. 25-31.
- 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.
- Глушкова Ю.В., Федутин И.Д.* 2002. Опыт рекогносцировочного обследования рукокрылых на юго-западе Тверской области: Тезисы доклада // *Plecotus et al. Pars spec.* С. 57-59.
- Горбачев А. А., Прокофьев И. Л., Зайцева Е. В.* 2011. Факторы, влияющие на распространение летучих мышей на территории Брянской // Вестник Брянского государственного университета. №4 (2011): Точные и естественные науки. Брянск: РИО БГУ. С. 124–130.
- Емельянова А.А.* 2023. Изучение Рукокрылых (Chiroptera) на территории заповедника // Динамика явлений и процессов в природном комплексе заповедника. Летопись природы Центрально-Лесного заповедника / книга 62 (2022). ФГБУ «Центрально-Лесной государственный заповедник», пос. Заповедный. Том 62. С. 353-355.
- Емельянова А.А., Медведев А.Г., Христенко Е.А.* 2014. Материалы к изучению фауны рукокрылых Тверской области. Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология». № 4. Тверь: ТвГУ. С. 67–78.
- Емельянова А.А., Христенко Е.А., Волкова А.С., Кулагин А.М.* 2020а. Биология

- и экология уязвимых видов рукокрылых (Chiroptera, Vespertilionidae), обитающих на территории Тверской области / редакционная коллегия. Зиновьев А.В., Тихомиров О.А., Сорокин А.С., Яковлева С.И., Звездина М.Л. // Актуальные проблемы сохранения природного наследия Верхневолжья: Материалы региональной научно-практической конференции. Тверской государственный университет. Тверь: ТвГУ. С. 36-46.
- Емельянова А.А., Христенко Е.А., Волкова А.С., Кулагин А.М.* 2020б. Морфология, распространение, численность, биология и экология уязвимых видов рукокрылых (Chiroptera, Vespertilionidae), обитающих на территории Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 4(60). С. 16-34.
- Емельянова А.А. Христенко Е.А., Волкова А.С., Кулагин А.М.* 2020в. Фауна рукокрылых Тверской области в зимних местах обитания на примере подземелий Старицкого района // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 1(57). С. 68-99.
- Емельянова А.А., Волкова А.С., Христенко Е.А.* 2022а. Анализ многолетней динамики населения рукокрылых на территории ООПТ «Пещера Чукавино» в период гибернации // Научные исследования и экологический мониторинг на особо охраняемых природных территориях России и сопредельных стран: сборник конференции Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 406–412.
- Емельянова А.А., Христенко Е.А., Волкова А.С., Кулагин А.М., Виноградова Е.А., Максимова В.А.* 2022б. Распространение, численность, биология и экология уязвимых видов рукокрылых (Chiroptera, Vespertilionidae), обитающих на территории Тверской области: ушан бурый (*Plecotus auritus* Linnaeus, 1758) // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 1(65). С. 79-99.
- Емельянова А.А., Христенко Е.А., Виноградова Е.А., Волкова А.С.* 2022в. Первая достоверная находка малой вечерницы (*Nyctalus leisleri*) на территории Тверской области: морфология, эколокационные характеристики, эктопаразиты // *Plecotus et al.* № 25. С. 29–43.
- Емельянова А.А., Христенко Е.А.* 2013. Метод мобильного акустического ультразвукового мониторинга фауны рукокрылых // Вестн. 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 науч. конф. (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. 2017в. Экологическая структура сообществ рукокрылых Тверского Верхневолжья / отв. ред. А.А. Нотов // Материалы Международной науч. конф. «Биоразнообразие: подходы к изучению и сохранению», посвященной 100-летию кафедры ботаники Тверского государственного университета. Тверь: ТвГУ. С. 85-89.
- Емельянова А.А., Христенко Е.А. 2024а. Ночница прудовая *Myotis dasycneme* (Boie, 1825) // Красная книга Тверской области, 3-е издание, переработанное и дополненное / Отв. ред. А.В. Зиновьев, Г.Ю. Конечная, А.А. Рыбакова, Н.А. Соболев: Министерство природных ресурсов и экологии Тверской области. М.: ООО «Стратегия ЭКО». С. 571.
- Емельянова А.А., Христенко Е.А. 2024б. Ночница Наттерера *Myotis nattereri* (Kuhl, 1817) // Красная книга Тверской области, 3-е издание, переработанное и дополненное / Отв. ред. А.В. Зиновьев, Г.Ю. Конечная, А.А. Рыбакова, Н.А. Соболев: Министерство природных ресурсов и экологии Тверской области. – М.: ООО «Стратегия ЭКО». С. 572.
- Емельянова А.А., Христенко Е.А. 2024в. Ушан бурый *Plecotus auritus* (Linnaeus, 1758) // Красная книга Тверской области, 3-е издание, переработанное и дополненное / Отв. ред. А.В. Зиновьев, Г.Ю. Конечная, А.А. Рыбакова, Н.А. Соболев: Министерство природных ресурсов и экологии Тверской области. – М.: ООО «Стратегия ЭКО». С. 573.
- Емельянова А.А., Христенко Е.А., Волкова А.С., Виноградова Е.А., Козлов Т.Ю., Емельянов С.С. 2024г. Распространение, численность, биология и экология уязвимых видов рукокрылых (Chiroptera, Vespertilionidae), обитающих на территории Тверской области: кожанок северный (*Eptesicus nilssonii* Keyserling, Blasius, 1839) // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 1 (73). С. 97-122.
- Емельянова А.А., Христенко Е.А., Колотей А.В. 2019. Фауна рукокрылых европейских южнотаежных лесов в зимних местах обитания: состав, особенности биологии / Е.А. Боровичёв, О.И. Вандыш (ред.) // 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.). Апатиты: Изд-во ФИЦ КНЦ РАН. С. 217-219.
- 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.
- Ерохина С.А., Колчанова С.М., Полянская С.А., Спирина Е.Н., Иванова Ю.Д., Лагерева Е.А.* 2011. Динамика пространственного распределения охотничьей активности рукокрылых в окрестностях Звенигородской биостанции МГУ // *Plecotus et al.* М.: ИПЭЭ РАН. № 14. С. 9-18.
- Кадастровые сведения* о Центрально-Лесном государственном природном биосферном заповеднике за 2017–2020 гг. Отряд Рукокрылые – Chiroptera / *Е.А. Шуйская, С.Н. Степанов, В.П. Волков, И.А. Власов.* пос. Заповедный. 2021. С. 166.
- 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>.
- Козлов Т.Ю., Емельянова А.А.* 2024. Анализ половозрастной и сезонной составляющей в изменчивости индекса упитанности на примере водяной ночницы (*Myotis daubentonii*) и ночницы Брандта (*Myotis brandtii*), обитающих на территории Тверской области // *Материалы XXII научной конференции аспирантов, магистрантов и студентов, апрель 2024 года: сб. ст.* Тверь: Твер. гос. ун-т. С. 64-67.
- Колотей А.В., Комочков Д.С., Емельянова А.А.* 2018. Результаты исследования зимовок рукокрылых в разных типах пещер Старицкого района Тверской области // *Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология.* № 4. С. 50-68.
- Коновалов А. Ф.* 2006. Рукокрылые // *Красная книга Вологодской области. Том 3. Животные / под ред. Н.Л. Болотова, Э.В. Ивантер, В.А. Кривохатский.* С. 184-185.
- Крускоп С.В.* 1996. Эколого-морфологическое исследование сообщества рукокрылых (*Chiroptera*) Подмосковья // *Состояние териофауны в России и ближнем зарубежье (Труды международного совещания 1–3 февраля 1995 г.).* М. С. 169-173.
- Крускоп С.В.* 1998. Эколого-морфологическое разнообразие гладконосых рукокрылых (*Vespertilionidae, Chiroptera*): Автореф. дис... канд. биол. наук. Москва: МГУ им. М.В. Ломоносова. С. 16-21.
- Кузякин А.П.* 1950. Летучие мыши. М: Советская наука. 444 с.
- Кулагина А.С., Емельянова А.А.* 2025. Сравнительная характеристика видового состава рукокрылых в периоды гибернации и роения в местах массовых зимовок (Тверская область) // *Материалы XXIII научной конференции аспирантов, магистрантов и студентов, апрель 2025 года: сб. ст.* Тверь: Твер. гос. ун-т. С. 39-42.
- Лисовский А.А., Шефтель Б.И., Савельев А.П., Ермаков О.А., Козлов Ю.А., Смирнов Д.Г., Стахеев В.В., Глазов Д.М.* 2019. Млекопитающие России: список видов и прикладные аспекты: Сборник трудов Зоологического музея Московского государственного университета. Т. 56. М.: Товарищество научных изданий КМК. 191 с..
- Матлова М.А., Дегтярева А.В., Крылова А.Л., Ракицкая Т.А., Агафонова Е.В.* 2020. Некоторые данные о зимовке водяной ночницы (*Myotis daubentonii*)

- в пещерах Ленинградской области за 2018-2020 гг. // *Plecotus et al.* № 23 (2020). С. 13-30.
- Образовательный геопортал Тверского государственного университета* : [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://geoportalgymnasiumtsu.hub.arcgis.com/>. (Дата обращения: 19 января 2023).
- Первушина Е.М.* 2011. Трофические связи насекомоядных рукокрылых на юге Среднего Урала / Е. М. Первушина, Г. А. Замшина, Н. В. Николаева, М. А. Федякина // *Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле.* № 3. С. 65-74.
- Перечень видов животных, предлагаемых к занесению в Красную книгу Тверской области (2022) или исключению из нее, с обосновывающими и пояснительными материалами.* Министерство природных ресурсов и экологии Российской Федерации. [Электронный ресурс]. Режим доступа: [https://www.mnr.gov.ru/upload/%D0%9F%D1%80%D0%B8%D0%BB%D0%BE%D0%B6%D0%B5%D0%BD%D0%B8%D0%B5%20%E2%84%961%20\(19752627%20v1\)%2064%20%D1%81%D1%82%D1%80%20\(22204420%20v1\).PDF](https://www.mnr.gov.ru/upload/%D0%9F%D1%80%D0%B8%D0%BB%D0%BE%D0%B6%D0%B5%D0%BD%D0%B8%D0%B5%20%E2%84%961%20(19752627%20v1)%2064%20%D1%81%D1%82%D1%80%20(22204420%20v1).PDF)
- Попов И.Ю.* 2012. К фауне летучих мышей Новгородской области // *Полевой сезон – 2011: Исследования и природоохранные действия на особо охраняемых территориях.* Ред. Е.М. Литвинова. Валдай: Печатный двор «Великий Новгород». С. 65-67.
- Рыков А.М.* 2008. Рукокрылые // *Компоненты экосистем и биоразнообразия карстовых территорий европейского Севера России (на примере заповедника «Пинежский»).* Архангельск. С. 293-294.
- Смирнов Д.Г., Вехник В.П., Курмаева Н.М., Шепелев А.А.* 2012. Сезонные особенности формирования пространственной структуры населения рукокрылых в штольнях Самарской Луки // *Поволжский экологический журнал.* 2012. № 1. С. 73-82.
- Стрелков П.П., Ильин В.Ю.* 1990. Рукокрылые (Chiroptera, Vespertilionidae) юга Среднего и Нижнего Поволжья // *Тр. ЗИН АН СССР.* Т. 225. С. 42-167.
- Строганов С.У.* 1936. Фауна млекопитающих Валдайской возвышенности // *Зоол. журн.* Т. XV. Вып. 1. С. 128-142.
- 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, ОИ. Вандыш (ред.). Апатиты: Изд-во ФИЦ КНЦ РАН. С. 272-274.
- Христенко Е.А.* 2014. Особенности кормовой активности некоторых видов рукокрылых в Тверской области // *Симбиоз-Россия 2014 : материалы VII*

- Всероссийского конгресса молодых биологов, Екатеринбург, 6–11 октября 2014 г. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та. С. 204-208.
- 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. № 3. С. 125-134.
- Христенко Е.А., Емельянова А.А.* 2023. 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. № 1(69). С. 99-124.
- Христенко Е.А., Емельянова А.А., Колотей А.В.* 2019. Об организации охраны мест массовых зимовок рукокрылых в условиях южноевропейских таёжных лесов (Тверская область, Россия) / 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. 311-312.
- Шапкин О.А.* 2020. Рукокрылые (Chiroptera) Дарвинского заповедника (Вологодская область): обзор фауны по итогам исследований 2018–2020 гг. // Plescotus et al. Т. 23. С. 50-71.
- Шапкин О.А., Бабушкин М.В.* 2025. Кто вы, дети ночи? Очерки о рукокрылых Вологодского Поозерья / Д.Г. Смирнов (науч. ред.). Череповец: Череповецкая Полиграфическая кампания. 312 с.
- Шауро Т.Н.* 2012. Выявление рукокрылых на территории Валдайского национального парка // Полевой сезон – 2011: Исследования и природоохранные действия на особо охраняемых территориях / Ред. Е.М. Литвинова. Валдай: Печатный двор «Великий Новгород». С. 68-69.
- Agreement on the Conservation of Populations of European Bats, EUROBATS,* London, 4th December 1991. [Электронный ресурс]. Режим доступа: http://www.eurobats.org/documents/agreement_text.htm.
- Beck, A.* 1995. Analysis of the feces of European species of Sies. *Myotis*, 32/33: 109-119.
- Dietz M., Encarnação J.A., Kalko E.K.V.* 2006. Small scale distribution patterns of female and male Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*) // *Acta chiropterologica*. V. 8 (2). P. 403-415.
- 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 pp.
- Dietz C.* 2009. Bats of Britain, Europe and Northwest Africa / C. Dietz, O. von

- Helversen, D. Nill. 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.
- Encarnação J.A., Dietz M., Kierdorf U. 2004 a. Reproductive condition and activity pattern of male Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*) in the summer habitat // *Mammalian biology* 69 (3), 163-172.
- Encarnação J.A., Dietz M., Kierdorf U., Wolters V. 2004b. Body mass changes in male Daubenton's bats *Myotis daubentonii* (Chiroptera, Vespertilionidae) during the seasonal activity period // *Mammalia*. V. 68 (4). P. 291-297.
- Encarnação J.A., Dietz M., Kierdorf U., Wolters V. 2006. Effects of age and season on body mass and reproductive condition in male Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*) // *Vet. Arhiv*. V. 76 (Suppl.). S. 239-S249.
- Jones K.E. 2013. Indicator Bats Program: A System for the Global Acoustic Monitoring of Bats / K.E. Jones, J.A. Russ, A.-T. Bashta, Z. Bilhari, C. Catto, I. Csósz, A. Gorbachev, P. Györfi, A. Hughes, I. Ivashkiv, N. Koryagina, A. Kurali, S. Langton, A. Collen, G. Margiean, I. Pandourski, S. Parsons, I. Prokofev, A. Szodoray-Paradi, F. Szodoray-Paradi, E. Tilova, C.L. Walters, A. Weatherill, O. Zavarzin // *Biodiversity Monitoring and Conservation: Bridging the Gap between Global Commitment and Local Action*. Oxford: Wiley-Blackwell. P. 213-247.
- Kazakov D. 2018. Bat Swarming in the Eastern Palaearctic (Eastern Siberia) / D. Kazakov, A. Shumkina, A. Botvinkin, O. Morozov // *Acta Chiropterologica*. – Vol. 20, No. 2. P. 427-438. – DOI 10.3161/15081109ACC2018.20.2.013. – EDN TWAGUD.
- Kovalyov D. 2017. Hibernacula of *Myotis* bats in artificial caves in the Leningrad Region // *Russian Journal of Theriology*. V. 16(1). P. 94-109.
- 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*. V. 13. P. 1366-1379
- Kruskop S.V., Godlevska L., Bücs S., Çoraman E., Gazaryan S. 2020. *Myotis daubentonii* (errata version published in 2021). The IUCN Red List of Threatened Species 2020: e.T85342710A195858793. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-2.RLTS.T85342710A195858793.en>. Accessed on 10 January 2026.
- Orlova M.V., Stanyukovich M.K., Orlov O.L. 2015. Gamasid mites (Mesostigmata: Gamasina) associated with bats (Chiroptera: Vespertilionidae, Rhinolophidae, Molossidae) of boreal Palaearctic zone (Russia and adjacent countries) / Scientific editor A.S. Babenko. Tomsk: Publishing House of Tomsk State University. 136 c.
- Orlova M.V., Pavel B. Klimov, Nina S. Moskvitina, Oleg L. Orlov, Alexander V.

- Zhigalin, Dmitriy G. Smirnov, Hadzhibek S. Dzhamirzoyev, Vladimir P. Vekhnik, Alexander V. Pavlov, Alla A. Emelyanova & Ekaterina Khristenko.* 2021. New records of bat flies (Diptera: Nycteribiidae), with an updated checklist of the nycteribiids of Russia // *Zootaxa* 4927(3): 410–430.
- 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.* 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/
- Phillips S.J., Dudík M.* 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation // *Ecography* 31. P. 161-175.
- Russ J. et al.* 2021. Bat Calls of Britain and Europe: A Guide to Species Identification. Russ J. (ed.) Pelagic Publishing. P. 472.
- 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
- Swift S.M., Raicy P.A.* 1983. Resource par-excitation in two species of vespertilionid bats (Chiroptera: Vespertilionidae) occupying the same roost. *Journal of Zoology* (London), 200: 249–259.
- Szewczak J.M.* SonoBat v.3. 2010. www.sonobat.com. The IUCN 2016. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2016.1.
- Walters C.L.* 2012. A continental-scale tool for acoustic identification of European bats / C.L. Walters, R. Freeman, A. Collen, C. Dietz, M. Brock Fenton, G. Jones, M.K. Obrist, S.J. Puechmaille, T. Sattler., B.M. Siemers, S. Parsons, K. E. Jones // *Journal of Applied Ecology*. № 49. P. 1064-1074.
- Walters C.L.* 2013. Challenges of using bioacoustics to globally monitor bats / C.L. Walters, A. Collen, T. Lucas, K. Mroz, C.A. Sayer, K.E. Jones // *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*. № 65. P. 554-563.
- Wermundsen Terhi, Siivonen Yrjö.* 2010. Seasonal variation in use of winter roosts // *Central European Journal of Biology*. 5(2). P. 262-273.

**DISTRIBUTION, NUMBER, BIOLOGY AND ECOLOGY OF
VULNERABLE SPECIES OF BAT (CHIROPTERA,
VESPERTILIONIDAE) IN THE TVER REGION:
WATER BAT (*MYOTIS DAUBENTONII* KUHL, 1817)**

**A.A. Emelyanova¹, A.S. Kulagina¹, N.E. Nikolaeva¹, T.Yu. Kozlov¹,
S.S. Emelyanov¹, E.A. Khristenko², E.A. Vinogradova³**

¹Tver State University, Tver

²Secondary School № 46, Tver

³Zoological Institute RAS, St. Petersburg

Based on the analysis of research materials from 2010 to 2025, the distribution, abundance, biology, and ecology of the water bat, *Myotis daubentonii*, in the Tver Region have been studied. It has been established that this species is common in summer habitats and rare in winter habitats in the region and its abundance in winter shelters has remained stable over the past 20 years. The species is included in the "monitoring" list of the regional Red Book.

Keywords: *bats, chiroptera, Myotis daubentonii, water bat, Tver region, Red Book.*

Об авторах:

ЕМЕЛЬЯНОВА Алла Александровна – кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии и физиологии, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, уд. Желябова, д. 33, e-mail Emelyanova.AA@tversu.ru.

КУЛАГИНА Алёна Сергеевна – аспирант 4 курса, 06.06.01 Биологические науки «Зоология», ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, уд. Желябова, д. 33, e-mail: asvolkova@edu.tversu.ru.

НИКОЛАЕВА Наталья Евгеньевна – кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии и физиологии, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, уд. Желябова, д. 33, e-mail: Nikolaeva.NE@tversu.ru.

КОЗЛОВ Тимофей Юрьевич – магистр 2 курса, направление 06.04.01 Биология, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, уд. Желябова, д. 33, e-mail: tykozlov@edu.tversu.ru.

ЕМЕЛЬЯНОВ Степан Сергеевич – бакалавр 2 курса, направление 06.03.01 Биология, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, уд. Желябова, д. 33, e-mail: ssemelyanov@edu.tversu.ru.

ХРИСТЕНКО Екатерина Андреевна – учитель биологии МОУ СОШ № 46 г. Твери. 170026, Тверь, ул. Е. Фарафоновой, д. 26, e-mail: alliecullen2222@yandex.ru.

ВИНОГРАДОВА Елизавета Артуровна – аспирант 1 года обучения, 1.15 Биологические науки, специальность 1.5.17 Паразитология. ФГБУН «Зоологический институт Российской академии наук», 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 1, e-mail: elizaveta.vinogradova@zin.ru.

Емельянова А.А. Распространение, численность, биология и экология уязвимых видов рукокрылых (Chiroptera, Espertilionidae), обитающих на территории Тверской области: водяная ночница (*Myotis daubentonii* Kuhl, 1817) / А.А. Емельянова, А.С. Кулагина, Н.Е. Николаева, Т.Ю. Козлов, С.С. Емельянов, Е.А. Христенко, Е.А. Виноградова // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2026. № 1(81). С. 119-158.

Дата поступления рукописи в редакцию: 12.01.26

Дата подписания рукописи в печать: 05.03.26