

ISBN 978-5-00171-852-9



9 785001 718529

РУКОКРЫЛЫЕ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ И ИХ ЭКТОПАРАЗИТЫ

М. П. Тиунов
С. В. Крускоп
М. В. Орлова

**РУКОКРЫЛЫЕ
ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ
И ИХ ЭКТОПАРАЗИТЫ**



ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЕ ОТДЕЛЕНИЕ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ФЕДЕРАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
БИОРАЗНООБРАЗИЯ НАЗЕМНОЙ БИОТЫ ВОСТОЧНОЙ АЗИИ

НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ЗООЛОГИЧЕСКИЙ МУЗЕЙ БИОЛОГИЧЕСКОГО
ФАКУЛЬТЕТА МГУ ИМЕНИ М. В. ЛОМОНОСОВА

М. П. Тиунов, С. В. Крускоп, М. В. Орлова

**РУКОКРЫЛЫЕ
ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ
И ИХ ЭКТОПАРАЗИТЫ**

Издательство «Перо»
Москва, 2021

УДК 599.4
ББК 28.169.336.241.4
Т45

Ответственный редактор: *М. П. Тиунов*

Рецензенты: *А. С. Лелей, А. В. Абрамов*

Фото на обложке *М. П. Тиунова*

Тиунов М. П., Крускоп С. В., Орлова М. В.
Т45 Рукокрылые Дальнего Востока России и их эктопаразиты. – М.: Издательство «Перо», 2021. — 191 с.

ISBN 978-5-00-171-852-9

В предлагаемой сводке, посвященной рукокрылым Дальнего Востока России и сопредельных территорий, даны описания строения, образа жизни и распространения всех видов летучих мышей региона в их современной таксономической интерпретации, ключи для определения видов дальневосточной фауны (включая возможные залеты с соседних территорий), обзор эктопаразитов рукокрылых дальневосточного региона и описание методов сбора и сохранения научных данных по этой группе млекопитающих. Таким образом, данная монография, с одной стороны, обобщает существующие таксономические и фаунистические сведения по рукокрылым региона, подводя некоторый промежуточный итог в этих областях и одновременно создавая отправную точку для дальнейших исследований. С другой стороны, она будет полезной справочной литературой для специалистов по систематике и фаунистике наземных позвоночных, для экологов различной специализации, для сотрудников природоохранных организаций, для паразитологов, эпидемиологов и вирусологов, а также для студентов биологических специальностей.

Ил. 66, библи. 210.

Tiunov M. P., Kruskop S. V., Orlova M. V.
Т45 Bats of the Russian Far East and their ectoparasites. M.: Pero Publishing House, 2021. — 191 p.

This book, dedicated to the bats of the Russian Far East and adjacent territories, contains descriptions of morphology, natural history and distribution of all the bat species known to the region, in their current taxonomic interpretation; identification keys to all species of the Far Eastern fauna (including possible vagrants from the neighboring territories); survey of the chiropteran ectoparasites of the Far East region; and overview of the scientific field methods for study of this group of mammals. Thus, on the one hand, this monograph summarizes the existing taxonomic and faunal data about bats in the mentioned region, resuming some intermediate results in these research areas, and at the same time creating a starting point for further studies. On the other hand, it will be a useful reference source for specialists in the taxonomy and fauna of terrestrial vertebrates, for ecologists of various specializations, for employees of nature conservation organizations, for parasitologists, epidemiologists and virologists, as well as for students of biological specialties.

Ил. 66, библи. 210.

Издано по решению Ученого совета ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН
при поддержке Центра «Амурский тигр»

© ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, 2021

© Зоомузей МГУ, 2021

© Тиунов М. П., Крускоп С. В., Орлова М. В., 2021

О Г Л А В Л Е Н И Е

<i>Введение</i>	4
Общая характеристика рукокрылых.....	8
Современная таксономия рукокрылых	20
Методы изучения рукокрылых	24
Определитель рукокрылых Дальнего Востока России.....	56
Эктопаразиты рукокрылых Дальнего Востока.....	136
<i>Литература</i>	167

ВВЕДЕНИЕ

После публикации последнего определителя по рукокрылым Дальнего Востока России (Тиунов, 1997) прошло 24 года. За этот период в связи с развитием новых методов исследований произошли серьезные изменения в таксономии и систематике рукокрылых. Только за последние два десятилетия в мире было восстановлено в видовом статусе и описано около 300 новых видов летучих мышей (Tsang et al., 2016; Wilson, Mittermeier, 2019). Во многом это связано с широким развитием молекулярных методов исследования, позволяющим выявить и определять морфологически трудно различимые виды. Повышение статуса целого ряда подвидов, описание новых видов привело к изменению наших знаний о видовом составе рукокрылых Дальнего Востока России и их ареалах. Большинство видов, считавшихся ранее транспалеарктическими, разделены в настоящее время на несколько форм; западные границы ареалов дальневосточных видов во многих случаях доходят только до Забайкалья или Алтая.

Необходимо учесть и значительно повысившийся интерес к изучению этих животных в XXI веке. Взрывное количество открытий в их систематике с началом «молекулярной» эры повлекло за собой переоценку всех прежних зоогеографических и экологических представлений (включая паразитологические исследования — изменение представлений о хозяевах неизбежно меняет понимание отношений «паразит-хозяин»). В то же время многие ученые считают, что степень генетической дивергенции следует использовать

в качестве дополнительной поддержки для определения таксономических рангов, а не в качестве единственного критерия (Bradley, Baker, 2001; Ferguson, 2002). В связи с совершенствованием методов наблюдений и учетов (рост доступности детекторов и средств анализа акустической информации) значительно возрос интерес к изучению экологии рукокрылых. Знания особенностей жизнедеятельности видов помогают оценить степень угрозы существованию отдельных видов летучих мышей и разработать эффективные методы их охраны (Mickleburgh et al., 2002).

Другим важным моментом стало понимание эпизоотологической роли рукокрылых, в том числе и как естественных резервуаров коронавируса тяжелого острого респираторного синдрома (SARS) в 2005 году. До начала XXI века считалось, что коронавирусы не представляют особой опасности для человека. Появление новых коронавирусных инфекций, вызывающих тяжелые заболевания у людей, активизировало процесс изучения этих вирусов и их хозяев. Так, количество статей в соседнем Китае по паразитологическим болезням выросло с 6,7% в 2002 году до 43,2% в 2016 году, из которых 85% были посвящены вирусам, переносимым летучими мышами (Feijó et al., 2019). За последние пятнадцать лет у летучих мышей было обнаружено 17 новых коронавирусов (Щелканов и др., 2020). Подобные исследования на Дальнем Востоке пока не проводились и, соответственно, нет никаких сведений о коронавирусах дальневосточных видов рукокрылых. Однако потепление климата может способствовать расширению ареалов отдельных видов рукокрылых и появлению новых экзотических заболеваний на территории Дальнего Востока России. В то же время необходимо отметить, что известно не так много случаев прямой передачи вирусов от летучих мышей к человеку. Наиболее известной болезнью является бешенство, отдельные случаи которого, связанные

с укусами летучих мышей, наблюдались и на Дальнем Востоке (Леонова и др., 2013). К большинству вирусов, циркулирующих в популяциях рукокрылых, сами животные толерантны (Brook et al. 2020). Возможно, изучение этих особенностей летучих мышей позволит в будущем найти и способы лечения заболеваний, связанных с коронавирусами (Fenton et al., 2020).

Все летучие мыши, обитающие на Дальнем Востоке России, являются насекомоядными животными. Относительно недавно выяснилось, что насекомоядные рукокрылые в наземных экосистемах играют более значительную роль, чем это считалось ранее. В некоторых случаях их влияние на численность вредных насекомых значительно больше, чем влияние насекомоядных птиц (Kalka et al., 2008; Williams-Guillen et al., 2008). Относительно недавно выяснилось, что летучие мыши также могут быть использованы в качестве биоиндикаторов загрязнения окружающей среды (Heiker et al., 2018; Zukal et al., 2015). Так, на некоторые виды антропогенная трансформация среды действует угнетающе, а другие виды получают определенную выгоду от этого и увеличивают свою численность (Jung, Threlfall, 2016). В то же время в связи с немногочисленностью многих популяций рукокрылых, разрушением их убежищ многие виды летучих мышей занесены в региональные Красные книги Дальнего Востока, в Красную книгу Российской Федерации и в Красный список Международного союза охраны природы (IUCN. 2020).

Вне зависимости от целей все исследования, связанные с рукокрылыми, должны быть основаны в первую очередь на точной идентификации исследуемых видов и знании их экологии. Именно с этим была связана необходимость написания этой книги. Основные обязанности при написании глав были распределены следующим образом: Введение — М. П. Тиунов; Общая характеристика рукокрылых, Современ-

менная таксономия рукокрылых, Методы изучения рукокрылых — С. В. Крускоп; Определитель рукокрылых Дальнего Востока России — М. П. Тиунов, С. В. Крускоп; Обзор эктопаразитов рукокрылых Дальнего Востока России — М. В. Орлова.

Авторы признательны сотрудникам Тюменского государственного университета д. б. н. А. А. Хаустову и А. Н. Бобылеву за неоценимую помощь при проведении фотографирования эктопаразитов на сканирующем электронном микроскопе. Работа выполнена при частичной финансовой поддержке грантов РФФИ № 18-04-00327-а и 20-04-60212 Вирусы.

Авторы выражают благодарность управляющему группы компаний «Доброфлот» Александру Владимировичу Ефремову за финансовую помощь в издании монографии.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РУКОКРЫЛЫХ

Рукокрылые (Chiroptera) — одна из самых обширных и распространенных групп современных млекопитающих, общие черты которой определяются главной особенностью этого отряда — способностью к активному машущему полету. В подавляющем большинстве это животные мелких и очень мелких размеров. В состав отряда входят одни из самых маленьких представителей класса, например свинонос (*Craseonycteris thonglongyai*) и малый плоскоголовый кожан (*Tylonycteris pachypus*), размах крыльев которых составляет около 150 мм, а масса — 1,5–3 г. Самые крупные из рукокрылых — т. н. летучие лисицы, крыланы из родов *Pteropus* и *Acerodon*, отдельные представители которых могут достигать массы около 1 кг и размаха крыльев 170–180 см (Nowak, 1994). Тело рукокрылых обычно пропорционально короткое и широкое, заметно более массивное в области плечевого пояса, чем в тазовой. Шейный перехват хорошо выражен, но из-за особенностей положения головы обычно скрыт шерстью и мало заметен. Голова различной формы, в зависимости от типа питания и, соответственно, степени удлинения лицевой части черепа. У некоторых рукокрылых, как фруктоядных, так и насекомоядных, она короткая, с очень широкой мордой. У представителей семейства Pteropodidae, напротив, морда нередко вытянута и немного напоминает собачью (отсюда названия «летучие лисицы», «летучие собаки»). Наконец, формы, питающиеся

пыльцой и нектаром, как правило, имеют крайне вытянутую и узкую морду. У представителей нескольких семейств ноздри окружены системой кожных складок и хрящевых выростов — так называемыми носовыми листками (которые лишь в части случаев — у некоторых представителей Phyllostomidae и у Megadermatidae — действительно имеют листовидную форму). Вероятно, носовые листки выполняют функцию своего рода «рупора», фокусируя издаваемые зверьком ультразвуковые сигналы. Глаза, как правило, мелкие, не играющие первостепенной роли в ориентации в пространстве. Относительно крупные глаза у видов, собирающих пищу с каких-либо поверхностей. У крыланов, у которых зрение играет важную роль, глаза сравнимы по относительной величине с таковыми у лемуру и тупай. Ушные раковины крайне разнообразны по форме и размеру, могут быть как заметно короче головы зверька, так и превышать половину длины тела. У крыланов и некоторых листоносов они очень просто устроены. У большинства ринолофоидов в нижней части внешнего края развита лопасть противокозелка. У представителей многих семейств (в том числе — практически у всех рукокрылых фауны Дальнего Востока) хорошо развит козелок — хрящевая лопасть, расположенная в основании ушной раковины у переднего края наружного слухового прохода (рис. 1). Сама ушная раковина может иметь гладкий задний край или поперечные складки, позволяющие уху складываться назад.

Все конечности рукокрылых находятся в латеральном положении. Передние конечности преобразованы в крылья: предплечье и пальцевые элементы сильно удлинены, между ними, боком тела и задними конечностями натянута крыловая перепонка (патагиум). Она образована двумя слоями эпидермиса и единым слоем кориума, содержащим мышечные волокна, нервы и кровеносные сосуды. Система мышечных

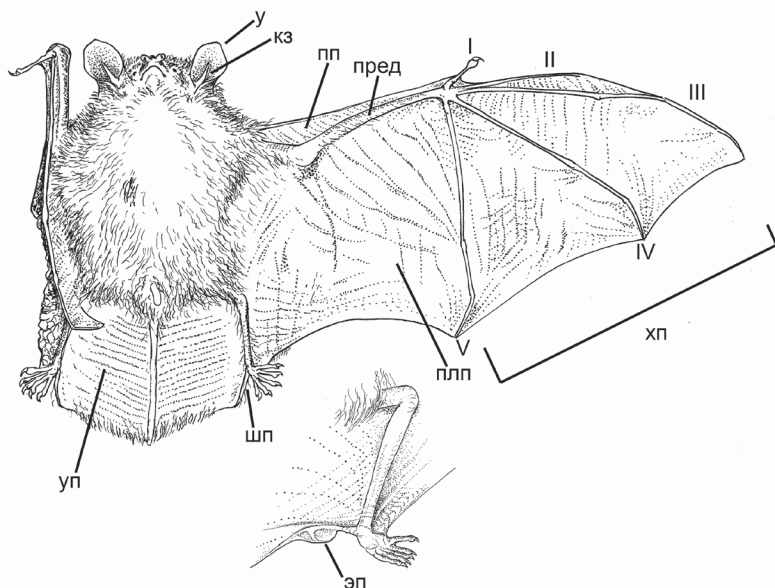


Рис. 1. Строение летучей мыши:

у — ухо; кз — козелок; пп — пропатагиум; пред — предплечье; уп — уропатагиум, или межбедренная перепонка; шп — шпора; плп — плагиопатагиум; хп — хиропатагиум; эп — эпиблема с поперечной перегородкой. I–V — номера пальцев крыла.

волокон внутри патагиума обеспечивает ее регулируемое натяжение. Крыловая перепонка разделена на функциональные участки (рис. 1): пропатагиум (находится впереди предплечья и плеча), хиропатагиум (= дактилопатагиум; перепонка между удлинненными пальцами) и плагиопатагиум (перепонка между предплечьем, пятым пальцем, боком тела и задней ногой). Последний образован как складкой кожи тела, гомологичной таковой всех планирующих млекопитающих (так называемый археопатагиум, «древняя перепонка»), так и кожей передней конечности. Частично или полностью свободен от перепонки только первый палец крыла, у подавляющего большинства рукокрылых имеющих развитый

коготь (Hill, Smith, 1984; Norberg, Rayner, 1987; Norberg, 1990; Ковтун, 1978; Панютина и др., 2012).

Задние конечности развернуты коленными суставами в стороны и назад, а ступнями — вперед, что уникально для млекопитающих, и очень подвижны в тазобедренных суставах. Особый сухожильный механизм в ступнях фиксирует пальцы в согнутом положении при подвешивании (Schutt, 1993). Между задними конечностями и хвостом обычно натянута межбедренная, или хвостовая, перепонка, иногда дополнительно поддерживаемая особыми костными структурами — шпорами. На внешнем краю шпоры может развиваться хрящевая лопасть — эпиблема, иногда имеющая в средней части характерное поперечное утолщение (рис. 1). В скелете передних конечностей, помимо упомянутого значительного удлинения части костей и утраты когтевых фаланг на большей части пальцев, характерна сильная редукция локтевой кости. Она сохраняется в виде проксимального эпифиза и небольшого фрагмента диафиза и служит, по-видимому, своего рода ограничителем движения локтевого сустава, препятствуя его вывиху. Очень крупная лопатка продольно вытянута и заострена в задней части и имеет гипертрофированный коракоидный отросток. В отличие от большинства млекопитающих, лопатка смещена на спинную сторону и развернута во фронтальной плоскости, а крупная хорошо развитая ключица, напротив, принимает почти парасагиттальное положение. Плечевой сустав у ряда рукокрылых имеет специфическое строение: головка плечевой кости продольно вытянута, а увеличенный большой бугор этой же кости образует дополнительное сочленение с лопаткой. Кости задних конечностей тонкие, большеберцовая кость сильно редуцирована (Hill, Smith, 1984; Кузякин, 1950; Ковтун, 1978).

Шейный отдел позвоночника с резко выраженной выпуклой вниз кривизной. Шейные позвонки очень подвиж-

но сочленены, обеспечивая чрезвычайную гибкость шеи (Fenton, Crerar, 1984). Грудная клетка из-за крутого дорзального изгиба ребер имеет характерную сагиттальную впадину. Остистые отростки грудных позвонков редуцированы. Рукоятка грудины крупная, крестовидная, с выраженными латеральными выступами и в разной степени выраженным килем. Элементы тела грудины обычно полностью слиты, могут также нести небольшой киль. В целом для рукокрылых характерна иммобилизация ребер. Дыхание (из-за малой подвижности грудной клетки) осуществляется почти исключительно за счет движений большой и широкой диафрагмы (Hill, Smith, 1984).

Хвост у рукокрылых, как правило, довольно длинный, частично или полностью включенный в хвостовую перепонку; у представителей некоторых тропических групп он может быть коротким или даже вовсе отсутствовать.

Первичные половые признаки хорошо выражены. Пенис самцов не втягивающийся, хорошо заметен. Семенники обычно втянуты в полость тела и малозаметны, за исключением периода гона. Сосков у самок обычно одна пара (редко — две) в подмышечной области. У представителей *Rhinolophoidea* развита пара ложных (не функционирующих) лобковых сосков (Simmons, 1993).

Мех обычно густой и мягкий. Среди волос можно различить направляющие — прямые, постепенно утолщающиеся от основания и резко суженные на конце, остевые — тонкие и волнистые у основания и прямые и веретеновидно утолщенные на конце, и пуховые — тонкие и волнистые. У ряда рукокрылых первый тип отсутствует; может присутствовать переход между типами. Тем не менее обычно в волосяном покрове летучих мышей несложно выделить нижний и верхний слои, отличающиеся структурой и, как правило, цветом (Benedict, 1957).

Череп рукокрылых крупный и массивный, с крупной мозговой капсулой. Швы между костями зарастают очень рано и у взрослых животных не видны (либо видны на просвет как утолщения костной ткани). Носовой отдел черепа, как правило, укорочен, и объем носовой полости обычно невелик. В передней его части у многих находится в разной степени развитая носовая вырезка, что еще сильнее уменьшает объем полости. Костное небо может быть как довольно длинным, так и укороченным до состояния костного моста между зубными отростками верхнечелюстных костей. В его передней части может развиваться небная вырезка, иногда очень глубокая. Скуловые дуги сравнительно тонкие. Гребни черепа развиты в разной степени, но почти всегда хорошо выражены лямбдовидные гребни, служащие для прикрепления шейной мускулатуры. Барабанная кость у большинства летучих мышей образует вздутый тонкостенный слуховой барабан, в разной степени прикрывающий элементы внутреннего уха. Челюстной сустав полуоткрытый. Нижняя челюсть обычно сравнительно массивная. Венечный и угловой отростки хорошо выражены. Симфиз не срастается полностью, сохраняя костный шов (Hill, Smith, 1984).

Зубы подразделены на резцы (*incisivi*, I, i), клыки (*canini*, C, c), предкоренные (*praemolares*, P, p) и коренные (*molares*, M, m). Зубная формула $I0-2/1-3, C1/1, P1-3/2-3, M1-3/1-3 = 20-38$. Резцы могут быть как лопаточковидными, так и коническими, иногда имеют дополнительные вершины. Клыки всегда выражены, как верхние, так и нижние; они слабо изогнуты, в сечении округлые, овальные или линзовидные. У всех рукокрылых отсутствует одна пара предкоренных (по мнению разных авторов, первая или вторая, см. Giannini, Simmons, 2007). Еще две пары передних предкоренных, если присутствуют, как правило, мелкие и просто устроенные, одноворшинные. Последние, четвертые предкоренные, наобо-

рот крупные, с несколькими корнями, образуют единый функциональный блок с коренными зубами (Коорман, MacIntyre, 1980). Коренные зубы в типичном варианте диламбодонтные, с развитым W-образным эктолофом (системой вершин и соединяющих их гребней; Strait, 1993; Horacek, Spoutil, 2012). Верхние — с выраженными параконом, метаконом и протоконом и стилирной полкой с развитыми дополнительными вершинами: парастилем, мезостилем и метастилем; гипокон может быть в разной степени редуцирован, вплоть до полного исчезновения. Нижние коренные в типичном случае имеют развитые протоконид, параконид, метаконид, гипоконид и энтоконид (рис. 2). Позади последнего может быть в различной степени развит гипоконулид. Молочные зубы крючковидные, одно-, двух- или трехвершинные; их полная смена постоянными у рукокрылых нашей фауны завершается ко времени перехода на взрослую пищу, в возрасте 1–1.5 месяцев (Hill, Smith, 1984; Кузьякин, 1950).

У большинства рукокрылых развита косточка полового члена — бакулум (*os penis*; отсутствует у длиннокрылов, *Miniopterus*). В ряде групп форма бакулума может служить хорошим диагностическим и систематическим признаком (Hill, Harrison, 1987).

Рукокрылые распространены практически всесветно, кроме полярных областей (к северу от границы таежно-лесной зоны) и некоторых удаленных океанических островов (Коорман, 1970). Однако в бореальные области проникают лишь единичные виды, видовое разнообразие рукокрылых в умеренных регионах невелико, основная его часть (более 90%) сосредоточена в тропиках. Населяют самые разные ландшафты, от тропических лесов до пустынь и урбанизированных территорий. Рукокрылые должны регулярно восполнять потери влаги, поэтому тесно связаны с непересыхающими источниками воды. Ряд рукокрылых и в своем распростра-

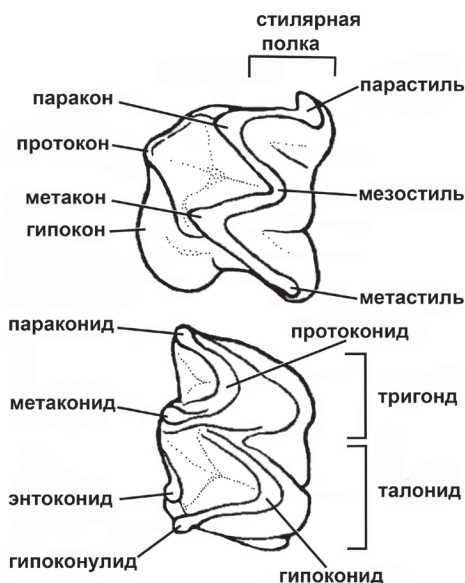


Рис. 2. Структура жевательной поверхности верхнего (M^{1-2}) и нижнего (m_{1-2}) коренных зубов рукокрылых на примере подковоноса, *Rhinolophus*

нении, и в выборе мест кормежки тесно связан с пресными водоемами, обладающими достаточно обширным открытым водным зеркалом (Rydell et al., 1994; Ciechanowski, 2002).

Машущий полет — основной способ передвижения рукокрылых, определивший их морфологию и образ жизни (Norberg, 1990). Наиболее обычным является так называемый гребной полет, при котором создается не только подъемная сила, но и сила, позволяющая зверьку поступательно двигаться вперед (Thewissen, Vabcock, 1992). Некоторые виды рукокрылых способны замедлять полет вплоть до неподвижного зависания в воздухе. В зависимости от характерной скорости полета летучие мыши имеют разную форму крыла. Сравнительно узкое крыло с длинной и заостренной кистевой частью характеризует быстро летающих зверьков,

а расширенное, с широкой округлой кистью — тех, кто летает сравнительно медленно, но маневренно. Помимо полета, большинство рукокрылых способно и к передвижению по твердому субстрату (Riskin et al., 2016). Многие рукокрылые ловко лазают по камням и деревьям и даже довольно быстро бегают по потолку убежища. Существуют виды, способные быстро бегать по земле, опираясь на сгибы крыльев (например, трубконосы *Murina*). Почти любые рукокрылые, даже вовсе не способные ходить по ровной поверхности, могут взлетать с нее, резко отталкиваясь сложенными крыльями.

Для представителей большинства семейств ведущий способ ориентации в пространстве и поиска пищи — эхолокация. Летучие мыши издают эхолокационные сигналы гортанью, испуская через рот или ноздри серии коротких (0,2–100 миллисекунд) импульсов, разделенные межимпульсовыми интервалами, в течение которых летучая мышь имеет возможность уловить эхо, отразившееся от окружающих предметов (Griffin, 1986; Fenton, 1995). Интенсивность сигналов, их частотные диапазоны и скорость изменения частоты нередко бывают видоспецифичны и широко используются как полевые диагностические признаки (Adams et al., 2012).

Образ жизни рукокрылых практически исключительно ночной или сумеречный, лишь единичные виды могут быть активны и в дневное время (Rydell, Speakman, 1995). Во время отдыха рукокрылые обычно подвешиваются задними ногами на потолке или стенках убежища, на ветках, коре или нижней стороне крупных листьев, некоторые могут забиваться в щели. Селятся поодиночке или образуют колонии, иногда смешанные (по несколько видов), численностью до нескольких сот тысяч и даже миллионов особей. Убежищами служат пещеры, гроты, трещины скал, дупла деревьев (Gaisler, 1979). Некоторые днюют в пучках листьев или среди эпифитной растительности. В последние тысячелетия сфор-

мировался комплекс синантропных видов, активно использующих постройки человека (Gaisler et al., 1998; Voight et al., 2016).

Подавляющее большинство рукокрылых — животоядные (Wilson, 1973). Для большинства из них основу рациона составляют активные в ночное время летающие насекомые. Часть видов летучих мышей способна ловить добычу на каком-либо субстрате (почве, стволах деревьев, скалах и т. д.). Такие виды могут поедать нелетающих насекомых и их личинок, а также других членистоногих (пауков, многоножек и т. д.). Очень небольшая часть животоядных рукокрылых факультативно или регулярно питается мелкими наземными позвоночными (лягушками, мелкими птицами, мелкими млекопитающими) или рыбой (Norberg, Fenton, 2008). Многие американские листоносы и все крыланы растительноядны; для большинства из них основу рациона составляют плоды с сочной мякотью, но есть виды, специализированные к питанию нектаром и пыльцой (Howell, Hodgkin, 1976).

В умеренных широтах рукокрылые размножаются один раз в год в теплое время, но тропические рукокрылые могут размножаться как сезонно (обычно перед началом влажного сезона, 1–2 раза в год), так и асезонно (до 3 раз в год). У большинства видов развиты механизмы консервации спермы в половых путях самки или задержки имплантации, что позволяет варьировать сроки между спариванием и родами от 1,5 до 9 месяцев и оптимально приурочить роды и лактацию к наиболее благоприятному сезону. Детеныши обычно недоразвитые, но сравнительно крупные, около 15–30% веса самки. В выводке обычно один детеныш, но у ряда видов (преимущественно из семейства *Vespertilionidae*) часто бывают двойни (Borissenko, 1999; Борисенко, 2000). Новорожденные первое время (сравнительно недолго) висят на самке, позже остаются в убежище, пока самка кормится. Молодые обыч-

но становятся на крыло в возрасте от двух до шести недель, а в 1–3 месяца переходят к самостоятельному питанию. Для многих рукокрылых (в том числе и тропических) характерны сезонные миграции; у видов умеренных широт их протяженность может составлять сотни километров (Панютин, 1980). Виды умеренных широт на зиму впадают в оцепенение. Продолжительность жизни крайне велика для млекопитающих такого размера — обычно составляет 12–15 лет вне зависимости от массы тела, в отдельных случаях может превышать 30 лет (Wilkinson, South, 2002; Huang et al., 2019).

Остатки предков рукокрылых не описаны. По разным оценкам времен дивергенции, отряд отделился от общего ствола *Ferungulata* либо в раннем палеоцене, либо в позднем мелу. Однако остатки, достоверно принадлежащие рукокрылым, известны лишь из позднего палеоцена (кларкфоркий) Вайоминга (Simmons, Gaisler, 1998; Gunnell, Simmons, 2005). Древнейшие роды рукокрылых — †*Icaronycteris* и †*Onychonycteris* — также описаны с территории Вайоминга, из раннего эоцена. †*Onychonycteris finnei* крайне архаичен по многим признакам строения скелета; в частности, у него присутствовали когтевые фаланги на всех пальцах крыла (Simmons et al., 2008). Наиболее заслуживающие доверия оценки времен дивергенции, рассчитанные из молекулярных данных, датируют базальную радиацию отряда 64 миллионами лет назад, а базальные дивергенции внутри современных подотрядов — 58 и 56 миллионами лет соответственно (Teeling et al., 2005). Однако представители современных групп появляются в палеонтологической летописи значительно позже, в начале среднего эоцена (лютетий) (Smith et al., 2012). В целом можно предположить, что базальная радиация надсемейственных группировок происходила в среднем-позднем эоцене, и к концу эоцена — началу олигоцена (вероятно, не позднее 30–35 млн лет назад) сформировались

эволюционные линии всех современных семейств. Неогеновые остатки рукокрылых сравнительно многочисленны и привязаны главным образом к древним карстовым полостям (хотя есть и исключения); они найдены на всех материках, кроме Антарктиды, и представлены исключительно современными семействами (Eiting, Gunnell, 2009). Плейстоценовые остатки рукокрылых в целом многочисленны и принадлежат современным родам и, за немногими исключениями, современным видам, хотя в отдельных случаях свидетельствуют о несколько ином их распространении, чем в современную эпоху.

СОВРЕМЕННАЯ ТАКСОНОМИЯ РУКОКРЫЛЫХ

Рукокрылые — второй по видовому разнообразию отряд современных млекопитающих, включающий не менее 1400 видов (1/5 всего разнообразия класса) (Wilson, Mittermeier, 2019).

Ранее рукокрылых традиционно рассматривали в составе Archonta как возможную сестринскую группу для Dermoptera (Novacek et al., 1988); такая трактовка присутствует практически во всей литературе вплоть до начала 2000-х гг. Однако позднейшие работы, основанные на молекулярно-генетических данных, однозначно выносят этот отряд за пределы Archonta, включая в состав Laurasiotheria и сближая с предками хищных и непарнокопытных (Murphy et al., 2001; Nishihara et al., 2006).

Добсон (Dobson, 1875) разделил отряд на подотряды Megachiroptera (крыланы) и Microchiroptera (все остальные семейства, в русскоязычной литературе называемые «летучими мышами»), и это деление было общепринятым вплоть до недавнего времени (Коорман, 1994; McKenna, Bell, 1997). Удивительная морфологическая обособленность крыланов: низкая иммобилизация элементов грудной клетки, наличие костных фаланг во втором пальце крыла, простота строения ушной раковины и примитивное строение слуховых барабанов, отсутствие способности к эхолокации, ведущая роль зрения в ориентации, отсутствие характерных бугров и гребней на щечных зубах и т. п. — позволяли предположить, что это

семейство занимает крайне обособленное положение и даже, возможно, имеет независимое происхождение машущего полета (Pettigrew, 1986). Последняя точка зрения, впрочем, не получила распространения и не имела серьезных подтверждений со стороны морфологии и палеонтологии (Baker et al., 1991).

Во второй половине XX века была показана неоднородность *Microchiroptera* и предложено их деление на инфраотряды *Yinochiroptera* и *Yangochiroptera* (Koopman, 1994). Молекулярные и отчасти кариологические данные показали большую близость представителей *Rhinolophoidea* (составлявших основную часть *Yinochiroptera*) к крыланам, а не к прочим семействам *Microchiroptera* (Teeling et al., 2002, 2005; Volleth et al., 2002; Ao et al., 2007). Было даже высказано предположение о независимом приобретении способности к эхолокации у *Rhinolophoidea* относительно прочих рукокрылых (Teeling, 2009). Соответственно, состав подотрядов был существенно пересмотрен: семейство *Pteropodidae* было предложено объединить в один подотряд с ринолофоидами под названием *Yinpterochiroptera*, из состава которого, в свою очередь, исключили два семейства, также занимающих весьма базальное положение — мешкокрылов (*Emballonuridae*) и щелемордов (*Nycteridae*) (Hutcheon, Kirsch, 2006). Их, как и остальные семейства, относят к подотряду *Yangochiroptera*. Всего в отряде сейчас насчитывают 21 современное семейство (Wilson, Mittermeier, 2019).

Подотряд *Yinpterochiroptera* отчетливо разделяется на две морфологически очень обособленные группы: крыланов — *Pteropodoidea*, с единственным семейством *Pteropodidae*, и подковоносоподобных — *Rhinolophoidea*, с пятью современными семействами: *Craseonycteridae* (свиноносы), *Megadermatidae* (ложные вампиры), *Hipposideridae* (листоносы Старого Света), *Rhinonycteridae* (трезубценосы) и

Rhinolophidae (подковоносы) (Foley et al., 2014; Amador et al., 2018). В фауне России (и Восточной Азии вблизи границ российского Дальнего Востока) представлено только последнее. Дивергенция подковоносоподобных и крыланов, очевидно, очень древняя, однако ее уточнение затруднено крайне скудной палеонтологией Pteropodidae. Древнейшие предполагаемые Rhinolophoidea существовали по крайней мере в среднем эоцене. В позднем эоцене, судя и по молекулярным, и по палеонтологическим данным, происходит разделение современных семейств (Ravel et al., 2013; Foley et al., 2014).

Подотряд Yangochiroptera включает три хорошо обособленные клады, выделяемые молекулярно-генетическими методами. В современной литературе этим кладам придают ранг надсемейств (Teeling et al., 2005; Amador et al., 2018). Emballonuroidea включает два семейства: Emballonuridae (мешкокрылы) и Nycteridae (щелеморды). Оба семейства, по-видимому, очень древние; по крайней мере, несомненные мешкокрылы существуют в палеонтологической летописи уже в начале среднего эоцена (Storch et al., 2002). Noctilionoidea объединяет, по-видимому, семь семейств: Myzopodidae (мадагаскарские присосконоги), Mystacinidae (новозеландские летучие мыши), Tyropteridae (американские присосконоги), Furipteridae (беспалы), Noctilionidae (рыбоядные летучие мыши), Mormoopidae (подбородколисты) и Phyllostomidae (листоносы Нового Света) (Hooper et al., 2003). Кроме первых двух, остальные члены надсемейства — эндемики Нового Света. Последнее семейство, Phyllostomidae — самое экологически и морфологически разнообразное в пределах отряда (Bogdanowicz et al., 1997). Положение мадагаскарских присосконогов не вполне определено: эту очевидно очень древнюю группу, как правило, относят к Noctilionoidea, но некоторые реконструкции филогенетических отношений предполагают их отнесение к Emballonuroidea или

Vespertilionoidea (Van Den Bussche, Hooper, 2004; Amador et al., 2018). Надсемейство Vespertilionoidea объединяет пять современных семейств: Natalidae (воронкоухи), Molossidae (бульдоговые), Miniopteridae (длиннокрыловые), Cistugidae (железистокрылы) и Vespertilionidae (гладконосые) (Hooper et al., 2003; Lack et al., 2010). В фауне России присутствуют три из них: Vespertilionidae, Miniopteridae и Molossidae; представители всех трех семейств обитают на территории российского Дальнего Востока либо на соседних территориях.

Семейство гладконосых составляет основу сообществ рукокрылых умеренных широт в обоих полушариях (Koopman, 1970; Findley, 1976). Оно обладает самым высоким видовым разнообразием в отряде, включая около 470 видов (примерно треть разнообразия Chiroptera), объединяемых приблизительно в 55 родов. Новые виды описывают ежегодно как в результате новых находок (преимущественно — в тропических регионах), так и в ходе более пристального изучения уже известных таксонов, в том числе с использованием современных молекулярно-генетических методов. Границы и статус многих признаваемых таксонов нуждаются в пересмотре.

На протяжении долгого времени в состав семейства включали также длиннокрылов *Miniopterus* (в качестве подсемейства Miniopterinae) и железистокрылов *Cistugo* из юго-восточной Африки (как членов трибы Myotini и даже в составе рода *Myotis*). Позднейшие исследования показали, что оба рода обособились от основного ствола гладконосых задолго до дивергенции остальных входящих в него подсемейств (по-видимому, в начале позднего эоцена и на границе эоцена-олигоцена, соответственно) (Miller-Butterworth et al., 2007; Lack et al., 2010). Еще раньше в состав гладконосых включали южноамериканское подсемейство Tomopeatinae с единственным видом *Tomopeas ravyus*; сейчас его относят к Molossidae (Simmons, Gaisler, 1998).

МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ РУКОКРЫЛЫХ

Методы изучения (в том числе отловов) рукокрылых, в силу специфики их образа жизни, заметно отличаются от таковых, применяемых для других мелких млекопитающих. Следствием этого становится то обстоятельство, что и фауна, и пространственное распределение, и особенности биологии рукокрылых долгое время оставались (а в некоторых аспектах и остаются) изученными заметно хуже, чем, скажем, мышевидных грызунов или землероек. Достаточно подробные описания полевых методов изучения летучих мышей были опубликованы в разное время за рубежом (например, Kunz, 1990; Wilson et al., 1996; Tuttle, 1974; Tideman, Woodside, 1978; Kunz, Kurta, 1988; Jones et al., 1996), однако русскоязычные обзоры на эту тему представляют собой большую редкость. Наверное, наиболее полный обзор дает в своей монографии А. Д. Ботвинкин (2002), однако тираж этой книги невелик, и она доступна далеко не всякому специалисту, не говоря уже о любителях. В остальном, в русскоязычной литературе присутствуют главным образом методические статьи, посвященные отдельным методам или аспектам проблемы (Борисенко, 1999; Снитько, 2001; Стрелков, Шаймарданов, 2001; Gukasova, Vlaschenko, 2011), но и их количество невелико. Учитывая вышесказанное, здесь мы считаем уместным привести краткий обзор наиболее распространенных методов, используемых при сборе материалов для фаунистических работ и базовых экологических исследований летучих мышей.

Отловы

Первый аспект, связанный с отловами, — этический. Многие рукокрылые — локально или глобально редкие виды, также многие из них (в том числе и многочисленные) уязвимы для прямого или косвенного антропогенного воздействия (Hutson et al., 2001). В связи с этим в ряде хорошо изученных регионов с известным составом фауны (например, в ряде стран Западной и Центральной Европы) экологические исследования часто ограничиваются лишь дистантными методами. Однако для регионов, где работало и продолжает работать лишь небольшое число специалистов, а многие аспекты распространения, пространственного размещения и даже состав фауны рукокрылых до конца не ясны, исследования обязательно должны включать непосредственное изучение зверьков в руках, взятие проб тканей для дальнейших лабораторных анализов и, в некотором разумном количестве, сбор ваучерных экземпляров, служащих наиболее надежными документальными подтверждениями наличия и статуса того или иного вида на той или иной территории. Помимо трудностей, связанных с отловом летучих мышей, это означает, что исследователь постоянно сталкивается с проблемой достижения приемлемого компромисса между сбором необходимых данных и нанесением минимального вреда популяциям рукокрылых.

Специальные устройства

Поскольку отловы (да и большинство наблюдений рукокрылых) производятся в ночное время, необходимым оборудованием становятся источники света. Наш опыт показывает, что исследователю следует располагать фонарями по крайней мере двух типов: налобным фонарем, позволяющим освободить обе руки для манипуляций с прочим оборудованием или пойманными зверьками, и небольшим, но достаточно мощ-

ным ручным фонарем для освещения, в частности, полостей в потенциальных или известных убежищах. Работающий в ночное время исследователь обязательно должен иметь с собой запасной источник света на случай потери или поломки основного. При коллективной обработке пойманных зверьков прямо в процессе отлова полезно также иметь рассеянный источник света с широким полем охвата для освещения рабочей поверхности. В качестве таковых подходят светодиодные фонари с большим числом диодов, которые можно подвешивать на какую-нибудь опору (ветку дерева, натянутую веревку) или крепить магнитом к кузову автомобиля.

Другое оборудование, полезное для обнаружения активности летучих мышей, включает ультразвуковые детекторы. Более подробно о них будет сказано далее, здесь же стоит упомянуть, что для поиска мест активности рукокрылых и отслеживания зверьков в реальном времени при использовании активных методов отлова лучше всего подходят простые и надежные узкополосные гетеродинные ультразвуковые детекторы вроде моделей D 100, D 200 и B 230 производства шведской фирмы Pettersson Elektronik AB или их аналоги. При определенном опыте работы они позволяют достаточно точно опознавать летающих зверьков и определять примерное направление и расстояние до них.

Паутинные сети

Паутинные сети — наиболее «традиционный» способ ловли летучих мышей и, вероятно, широко и часто используемое средство оценки локального разнообразия рукокрылых на сравнительно плохо исследованных территориях (например, Kunz, Kurta, 1988; Jones et al., 1996; Ботвинкин, 2002). В целом эти сети и способы их установки аналогичны тем, которые используются для поимки птиц. Однако для ловли летучих мышей обычно используют сети с наибо-

лее тонким полотном (монофиламентные или просто очень тонкие капроновые) с размером ячеей около 16 мм (через более крупную ячею, 20 мм и шире, мелкие виды летучих мышей могут пролезть). Размер используемых сетей зависит от места их установки (понятно, что перекрывать узкий коридор в растительности или выход из убежища удобнее небольшой сетью, а на полуоткрытом месте стоит устанавливать сети большей площади). Наиболее часто используют сети длиной от 7 до 12 м и высотой 2,5–3,5 м. Как и в случае с орнитологическими сетями, паутинные сети для рукокрылых должны иметь 3–5 «карманов», необходимых для того, чтобы ударившийся о сеть зверек в ней запутался. Поскольку, как правило, сети для ловли летучих мышей ставят в сравнительно защищенных от ветра местах, ветровая защита (фиксация полотна сети вдоль несущих нитей) на них не обязательна и даже может мешать.

Паутинные сети устанавливают на предполагаемых пролетных путях летучих мышей, предпочтительно в местах, через которые они следуют от убежищ к водоемам или кормовым станциям. Во время такого транзитного полета по знакомому маршруту летучие мыши обычно менее внимательны и чаще натываются на неожиданные препятствия. Система эхолокации большинства летучих мышей достаточно чувствительна, чтобы обнаружить даже наиболее тонкие типы сетей. Вероятность поимки летучих мышей в сеть зависит от их невнимательности к неочевидным препятствиям при движении по знакомому маршруту и, в некоторой степени, от их любопытства, с которым они обследуют новые незнакомые объекты. Крупные летучие мыши, особенно быстролетающие виды, не успевают уклониться от сети, если она установлена над водоемом или напротив вылета из убежища. Также стоит помнить, что летучие мыши, которые не попались в сеть или попались и были выпущены, запоминают ее рас-

положение, поэтому не рекомендуется ставить сети в одни и те же места две ночи подряд.

Существует несколько способов установки сетей. Классическим является вариант, также применяемый и при отлове птиц, когда сеть устанавливают на двух вертикальных колах соответствующей высоты (Jones et al., 1996; Ботвинкин, 2002). При этом каждый кол закрепляется двумя растяжками, расположенными под углом примерно 120 градусов к полотну сети и друг к другу; функцию третьей растяжки, таким образом, выполняет сама сеть. Колья, как и колышки для закрепления растяжек, можно изготовить на месте. Однако и подходящий материал (прямые молодые деревца), и подходящий инструмент, не всегда доступны, поэтому сейчас большинство исследователей рукокрылых возит и колья, и колышки с собой. В качестве последних лучше всего подходят металлические колышки для палаток. В качестве кольев удобно использовать телескопические удилица со снятым последним (самым тонким) коленом или телескопические же ручки для подсачников. Это позволяет при попадании зверька в верхний карман сети не наклонять всю конструкцию с риском ее уронить или зацепить сетку за растительность, а частично складывать один из кольев, опуская до уровня глаз нужный участок сети. Жестко закреплять на кольях (скользящей петлей) следует только верхние углы сети; остальные петли просто надеваются на кол и удерживаются в нужном положении за счет натяжения несущих нитей (рис. 3, а).

Кроме этого классического способа, сети можно устанавливать, подвешивая их на горизонтально натянутой веревке. При этом для обеспечения нужного натяжения сети ее нижние углы необходимо оттянуть, прикрепив к растительности, колышкам или грузам. Такой способ не требует кольев, но требует наличия естественных опор: деревьев либо перепа-

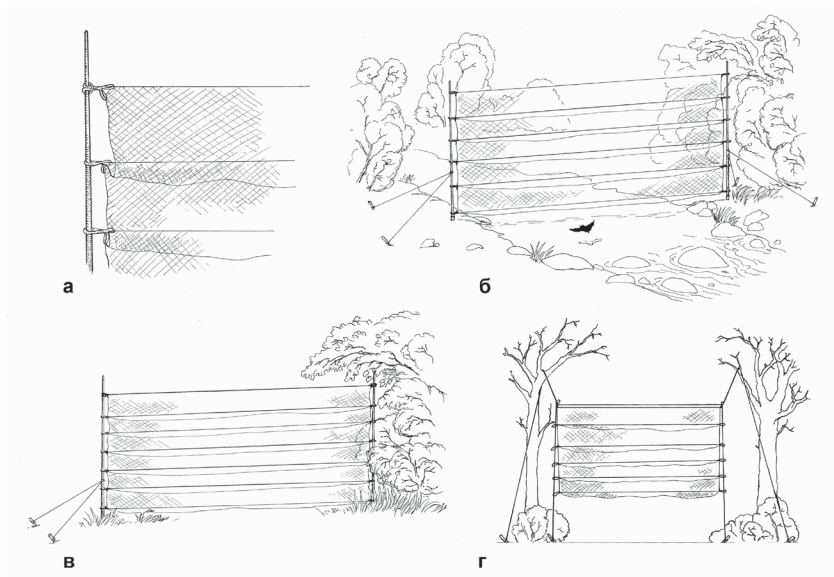


Рис. 3. Установка паутиных сетей для ловли летучих мышей: а — крепление сети к опорному колу; б, в — установка паутиной сети поперек русла небольшого ручья и возле опушки леса; г — схема установки сети при помощи веревок

дов рельефа. Обеспечить ровное натяжение сети при таком способе ее установки сложнее, однако он позволяет поставить сеть так, как это невозможно сделать с кольями: над глубоким оврагом, рекой с каменистым ложем или сравнительно высоко над землей между двумя высокими деревьями. Для последнего варианта существует ряд других способов установки ловчих сетей при помощи веревок и блоков (Снитько, Снитько, 2012); они позволяют ловить зверьков, летающих на сравнительно большой высоте, но все сравнительно трудоемки и едва ли подходят одиночному исследователю.

Как уже было сказано, ставить сети рекомендуется на путях вероятных транзитных перемещений рукокрылых или на подлетах к водопоям. В общем случае рекомендуется, ис-

пользуя рельеф и растительность, устанавливать сети там, где у зверьков будет наименьшая свобода маневра. Наилучшими местами представляются лесные дороги и просеки, и долины небольших речек, окруженные растительностью. Также эффективным оказывается установка сетей возле линейных элементов ландшафта — берегов водоемов, полос древесной растительности на приусловых валах, лесных опушек — перпендикулярно этим элементам и один концом сети вплотную к ним (рис. 3, б, в). При проведении фаунистического обследования территории (в лесной зоне умеренного климата) рекомендуется устанавливать сети в трех типах местообитаний — в лесных, полуоткрытых (опушечных) и околородных, выбирая, по крайней мере, по три места для ловли в каждом из этих типов (Влащенко, Гукасова. 2009).

При установке сетей их необходимо регулярно проверять в течение всего времени ловли. Точные периоды проверки могут варьировать в зависимости от ситуации (в частности — от активности рукокрылых), но в среднем это желательно делать каждые 15–20 минут. Стоит помнить, что пойманные летучие мыши ведут себя по-разному, и, если некоторые виды сравнительно спокойно висят в кармане сети, то другие могут начать биться и сильно запутаться, если их долго не вынимают (что, в свою очередь, может привести к травмам зверька). Третьи, будучи оставленными в сети, способны в попытке высвободиться довольно сильно ее повредить. Наконец трубконосы (*Murina*), попадая в сеть, зачастую не запутываются, а висят в ней, пока не пройдет шок от неожиданной ситуации, после чего сравнительно легко высвобождаются и улетают. С другой стороны, если исследователь постоянно находится перед сетью, он демаскирует ее расположение и может своим присутствием отпугивать часть зверьков. Поэтому, если сети расположены недалеко одна от другой и исследователь находится вблизи от них все

время ловли, ему следует стоять на некотором отдалении от сети и стараться подходить к ней для проверки с торца.

Исследователи нередко ставят сети на летучих мышей на несколько часов и снимают их вскоре после полуночи, апеллируя к тому, что наибольшее число поимок приходится на вечерний пик активности. Это может быть рациональным при ограниченном времени, а иногда и необходимым, если вечерняя активность рукокрылых (и, соответственно, число пойманных зверьков) превышает возможности их обработки. Однако пики активности выражены у разных видов не одинаково и сами по себе могут смещаться в зависимости от погоды. Поэтому, если есть возможности, сети рекомендуется держать на протяжении всего темного времени суток: это дает наилучшие результаты при фаунистических исследованиях и некоторых экологических исследованиях (Gukasova, Vlaschenko, 2011; Дудорова и др., 2014).

Струнная ловушка

Струнные ловушки пока практически не используются российскими специалистами. Это связано с отсутствием собственного их производства, дороговизной промышленных зарубежных образцов и отсутствием соответствующего опыта. Струнная ловушка представляет из себя металлическую раму с рядами вертикально натянутых лесок или тонких проволок, под которой подвешен мешок для сбора летучих мышей. Принцип ее работы основан на том, что в каждом ряду (рядов может быть 2, 3 или 4) промежутки между лесками в принципе позволяют большинству летучих мышей пролететь между ними, и те, соответственно, не воспринимают ловушку как непреодолимую преграду. Однако ряды установлены со смещением, и, оказавшись между ними, зверек не может продолжать маневр и соскальзывает вдоль лесок в мешок (Tideman, Woodside 1978; Kunz, Kurta, 1988; Kunz

et al., 1996). Тот, в свою очередь, слишком узкий и глубокий, чтобы летучие мыши могли легко вылететь из него, и имеет по периметру «kozyрек» из полиэтиленовой пленки, не позволяющий зверькам выбраться наружу по стенкам. В классическом варианте этот же мешок служит чехлом для ловушки в разобранном состоянии. Размеры рамы могут широко варьировать: производятся струнные ловушки шириной от 90 см до 2 м. Лески в одном ряду обычно крепятся на расстоянии около 2,5 см друг от друга, расстояние между рядами лесок — около 5 см. Струнная ловушка изначально была создана для отловов вблизи крупных колоний рукокрылых, где массовый вылет зверьков грозит за считанные минуты уничтожить паутинную сеть (Tuttle, 1974), однако ее можно применять во всех тех же местах, где используются паутинные сети (Tideman, Woodside, 1978; Kunz, Kurta, 1990; Kunz et al., 1996). Из-за небольшого размера она не эффективна на открытых местах, однако существует мнение, что она более эффективна для ловли зверьков с маневренным полетом, успешно уклоняющихся от сетей.

Мобильная ловушка

Мобильная ловушка (Борисенко, 1999) представляет собой альтернативный метод ловли активных летучих мышей, когда они сравнительно многочисленны и летают невысоко, но избегают попадания в стационарные ловушки, или когда по тем или иным причинам установка стационарных ловушек невозможна. Как правило, мобильная ловушка состоит из куска тонкой сетки, сплетенной из капроновых нитей или лески (толщина нити/лески — 0,1–0,17 мм), с ячейей 14–18 мм и размером примерно 2,5×3 м, армированной рамой из более толстой капроновой нити или лески, которая прикреплена к двум рукояткам длиной 4–5 м. В качестве последних идеально подходят жесткие карбоновые рыболовные удилища

соответствующей длины. Поскольку исследователь неизбежно держит удилица немного под углом друг к другу, ближний к нему («нижний») край рамы сетки стоит немного укоротить, так, чтобы она была не прямоугольной, а несколько трапециевидной. В результате получается что-то вроде двуручного сачка с площадью захвата около 4 м².

Основания рукояток (удилищ) удерживаются руками и одновременно либо зажимаются подмышками, либо прижимаются локтями к телу, а летучие мыши, пролетающие в пределах досягаемости, захватываются боковыми движениями сетки. Налобный фонарь и гетеродинный ультразвуковой детектор необходимы ловцу, чтобы отслеживать приближение летучей мыши и траекторию ее движения. В идеальном варианте зверек захватывается путем сведения концов рукояток и оказывается в сетчатом мешке, из которого его извлекают аналогично тому, как вынимают летучих мышей из паутиной сети.

Эта ловушка оказалась весьма эффективной для ловли низколетающих видов летучих мышей. В числе ее преимуществ — возможность проводить отловы одновременно с наблюдениями (и, таким образом, совмещать результаты последних с точным определением) и возможность произвольно перемещать место ловли вслед за смещением активности рукокрылых. Так, этим способом можно обследовать и облавливать участок лесной дороги протяженностью в сотни метров и даже в километры, распределение активности рукокрылых вдоль которого заранее не известно. К недостаткам метода можно отнести несколько более высокий риск получения травм как самим исследователем (в процессе ловли имеющим меньше возможности следить за окружающей обстановкой), так и летучей мышью (которая может быть травмирована ударом кончика удилица). Эти риски, впрочем, могут быть сведены к минимуму при должной прак-

тике и соблюдении элементарных мер предосторожности. Использование в качестве рукояток для мобильной ловушки углеродных шестов (обладающих высокой электропроводностью) требует соблюдения осторожности при работе вблизи от высоковольтных линий электропередачи.

Ловля летучих мышей в дневных убежищах

Поиск дневных и зимовочных убежищ летучих мышей представляет собой важное дополнение к наблюдениям за их ночной активностью и пространственным распределением. Убежища — один из важнейших факторов, определяющих биологию рукокрылых. От их наличия, доступности и расположения во многом зависит плотность и численность популяций летучих мышей. При этом большинство рукокрылых, обитающих в умеренном климате, и, соответственно, впадающих на зиму в оцепенение, используют в качестве летних и зимних принципиально разные типы убежищ.

Зимовочными убежищами являются, как правило, достаточно глубокие естественные пещеры и сходные с ними по структуре и габаритам искусственные подземелья, в которых поддерживаются высокая влажность и температура воздуха, близкая к среднегодовой. Зимующие летучие мыши могут размещаться как открыто на стенах и потолке, так и в трещинах камня и иных узких полостях. Поскольку в зимний период большинство из них пребывает в глубоком торпоре, перед исследователем стоит, главным образом, задача их найти. Со стен и потолка зверьков можно снимать для осмотра и определения просто рукой (желательно, тем не менее, защищать ее перчаткой). Для извлечения зверьков из ниш и щелей подходит медицинский корнцанг с прямыми концами, который при обследовании пещер полезно иметь с собой. Чтобы не травмировать зверька металлическими концами корнцанга, на них стоит надеть кусочки силиконовой трубки.

Лучший способ — схватить животное за шерсть на шее: это предотвращает попытку летучей мыши перевернуться в расщелине и гарантирует, что кости и органы зверька не пострадают, если давление корнцанга слишком сильное. Следует помнить, что, хотя большинство летучих мышей достаточно спокойно переживают несколько пробуждений на протяжении зимы, каждое пробуждение, тем не менее, приводит к «сжиганию» части жировых запасов, а значит — повышает риск для зверька не дожить до конца зимовки. Поэтому при обследовании пещер и других зимовочных убежищ следует быть аккуратным и проводить осмотр зверьков в руках только в пределах минимально необходимого.

Потенциальные зимние убежища рукокрылых, как правило, более или менее известны. Поиск летних убежищ сопряжен с рядом трудностей и в значительной степени зависит от случайности. Локализовать такое убежище можно, наблюдая за вечерней и утренней активностью зверьков: направлением их разлета к местам кормежки, местами концентрации, предположительно не связанной с кормовой активностью, и т. п. Тем не менее даже сравнительно крупные колонии, расположенные в домах или иных сооружениях, бывает не просто найти. Обнаружение же колоний в дуплах деревьев, даже после тщательных наблюдений, — вопрос удачи.

При необходимости поймать зверьков из найденного убежища самый технически простой способ — установка стационарных ловушек (сетей или струнных ловушек) на пути их вылета. Однако в некоторых случаях это может быть затруднительно по разным причинам. Иногда требуется перекрыть сетями не пространство перед убежищем, а непосредственно леток, или часть полости, в которой сидят зверьки. В этом случае можно использовать старые поврежденные паутинные сети (которые не жалко порвать еще сильнее — в процессе установки может потребоваться зацеплять их непосредствен-

но плотном сети за кору, ветки, неровности камней, гвозди и т. п.) либо куски более толстой рыболовной сети. При закрытии пути такой сеткой следует оставить небольшой карман внизу, чтобы обеспечить запутывание животных.

Если убежище представляет собой полость, слишком узкую для человеческой руки, для извлечения можно использовать корнцанг (как это было описано выше). В ряде случаев может помочь кусок толстой сталистой проволоки, Г-образно загнутый на конце, или тонкая бамбуковая палка с таким проволочным крючком. С ее помощью зверьков можно заставить подойти поближе к входному отверстию, после чего дотянуться до них рукой или корнцангом. Для особенно длинных расщелин можно применять специально разработанные захваты с длинной ручкой (Снитько, 2001; Стрелков, Шаймарданов, 2001).

В ситуации, когда описанными выше способами извлечь зверьков из убежища нельзя, их можно попытаться выкурить. Выход из убежища закрывают куском сетки, после чего в само убежище целенаправленно вдувают небольшое количество дыма. Тут важно не перестараться, чтобы зверьки не угорели в убежище раньше, чем решатся его покинуть. Самый простой способ — выдуть дым из курительной трубки, удерживая мундштук по направлению ко входу в убежище, либо из пчеловодческого дымокура, на «носик» которого можно надеть кусок силиконового шланга. Этот метод ни в коем случае не следует применять во время сезона размножения летучих мышей, то есть с мая примерно по середину-конец июля, чтобы избежать нанесения вреда беременным и кормящим самкам и нелетным детенышам. Также следует иметь в виду, что, несмотря на то, что после этой процедуры убежище остается неповрежденным, оно, скорее всего, будет заброшено на какое-то время, пока из него полностью не выветрится запах дыма.

Манипуляции с пойманными зверьками

Чтобы содержать летучих мышей в течение нескольких дней, необходимы специально разработанные клетки или контейнеры для переноски (см. Kunz, Kurta, 1988), однако для ситуаций, когда животных держат только в течение нескольких часов, достаточно матерчатых мешков. Если есть возможность, размер мешков лучше всего подгонять индивидуально, таким образом, чтобы рука исследователя свободно входила внутрь; по нашей оценке, оптимальный размер мешка — около 22–25 см глубиной и 15 см шириной. Изготавливать их следует из ткани (то есть, «дышащего» материала), но достаточно плотной и гладкой, вроде перового тика. Более рыхлая ткань обеспечивает лучшую вентиляцию, однако, если зверек находится в таком мешке более 5–6 часов, он может его прогрызть и выбраться наружу. Все швы мешка необходимо тщательно обметывать, поскольку зверьки могут запутываться в торчащих концах ниток и получать травмы. Снаружи горловины должен быть пришит кусок тесьмы, чтобы завязать мешок, когда летучая мышь находится внутри. Мешочки с пойманными зверьками, ожидающими обработки, желательно подвешивать в прохладном, влажном и проветриваемом месте. Если такие условия не могут быть обеспечены, их необходимо периодически увлажнять водой, чтобы предотвратить обезвоживание животных. Зверьков мелких видов (мелких ночниц, нетопырей) в принципе можно передерживать по несколько штук в одном мешке, если только это не противоречит задачам исследования (например, когда надо собрать паразитов или пробы помета от каждого отдельного экземпляра). Однако в любом случае не следует сажать в один мешок разноразмерных зверьков: в состоянии стресса после поимки крупная летучая мышь может начать кусать все вокруг себя, и, если рядом окажется другой зверек, он может получить серьезные травмы.

При извлечении летучих мышей из сети или из мешка стоит соблюдать определенную осторожность, чтобы, с одной стороны, не нанести зверьку травму, с другой — не быть им покусанным. В зарубежных руководствах рекомендуется ношение перчаток из спилковой коровьей или оленьей кожи (Freeman, Lemon, 2009), однако это заметно усложняет осуществление тонких манипуляций. По нашему опыту, можно рекомендовать использовать одну перчатку (из тонкой, но прочной натуральной кожи либо тканевую с прорезиненной ладонной стороной). Рукой в перчатке можно фиксировать зверька, не опасаясь укусов, и даже позволить ему жевать перчаточный палец, а тонкие манипуляции (по распутыванию сетки, измерениям и т. п.) осуществлять второй рукой.

Для осмотра и технической съемки летучих мышей лучше всего брать следующим образом: указательный палец прижимается к спине зверька на уровне лопаток, а большим и средним пальцем к нему плотно прижимаются сложенные крылья. В таком положении зверек не испытывает дискомфорта (кроме психологического) и не может укусить, поскольку ему не хватает для этого гибкости шеи. Можно фиксировать животных в руке и иным способом: зверька помещают на полусогнутые пальцы руки так, чтобы нижняя челюсть оказалась на основании указательного пальца, а подушечка большого пальца прижимает его на уровне лопаток и шеи (рис. 4). Давление, разумеется, надо регулировать так, чтобы зверек не получил травму, но и не вырвался. В этом случае крупная голова не дает зверьку сдвинуться назад, а мощный плечевой пояс — вперед, основание же указательного пальца не дает ему открыть рот. При такой фиксации свободной рукой можно развернуть внешнее (то есть обращенное в сторону пальцев) крыло, чтобы осмотреть его на предмет паразитов, возможных травм, особенностей жилкования и т. п. В этом же положении проще всего измерить длину предплечья

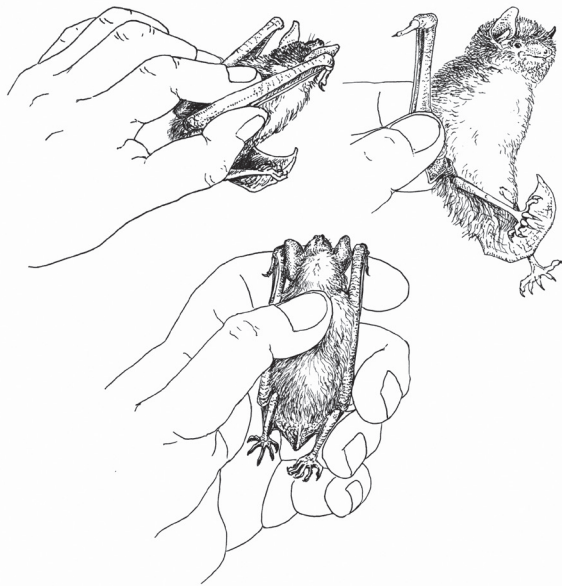


Рис. 4. Способы безопасной фиксации живого зверька в руке

зверька — универсальный показатель размеров рукокрылых. Однако таким способом лучше не фиксировать крупных летучих мышей, у которых может хватить сил, чтобы вырваться из этого положения: их для осмотра лучше помещать на какую-либо плотную поверхность (например, на стол).

Если зверька после осмотра предполагается выпустить (а лучше всего — во всех случаях), для его последующей идентификации стоит делать технические снимки общего вида (для оценки пропорций и окраски) и снимки головы зверька крупным планом (стараясь, чтобы ухо и козелок оказались в резкости). Если исследователь работает не один, то можно аккуратно отогнуть и оттянуть кончик хвоста: подогнутый хвост закрывает первичные половые признаки; кроме того, если его оттянуть, появится возможность увидеть на снимке шпору задней ноги, строение которой тоже бывает диагностичным.

Определение репродуктивного состояния

Пол и репродуктивное состояние в значительной степени влияют на статус того или иного вида в исследуемой местности: размножается он там или нет, является ли резидентом, сезонным мигрантом или случайным мигрантом и т. д. Более того, использование среды (убежищ, кормовых местообитаний) может различаться у самцов и самок или у взрослых особей и сеголетков одного и того же вида. Поэтому определение (и фиксация в сопроводительной документации) пола, возраста и репродуктивного состояния пойманных зверьков представляется важной составляющей фаунистических и экологических исследований. Большая часть этой информации может (и должна) быть получена при внешнем осмотре и пальпации живых людей или другими методами *in vivo*. Однако в рамках некоторых специальных исследований точные данные об овуляции, беременности, сперматогенезе, посткопуляторных реакциях и т. д. требуют вскрытия и последующего микроскопического исследования. Для более подробной информации об этих процедурах мы должны отослать читателя к специальным работам (Racey, 1990; Борисенко, 2000). Следует помнить, что подобные исследования требуют соблюдения определенных этических норм и не должны представлять какой-либо угрозы для изучаемой популяции.

Определять пол у рукокрылых не сложно: самцы у них имеют развитый пенис, хорошо видимый и не вызывающий сомнений при осмотре. Несколько сложнее правильно определять возраст.

Молодые неполовозрелые особи почти у всех видов довольно надежно опознаются при взгляде на крыло на просвет: эпифизы их длинных костей, еще продолжающие расти, имеют полупрозрачные хрящевые участки, которые с возрастом сокращаются и пропадают. Также обычно даже уже формально достигшие взрослых размеров молодые зверьки отлича-

ются от взрослых конспецификов фактурой и тоном окраски шерсти. Однако это заметно в первую очередь при одновременной поимке взрослого и молодого зверьков одного вида и требует определенного опыта.

Полностью выросшие зверьки попадают в категорию «взрослые». Поскольку большинство рукокрылых живет сравнительно долго, их физическое состояние на протяжении многих лет может оставаться практически одинаковым. Относительный возраст (в пределах одной популяции) можно оценить по степени стертости вершин клыков (острых у относительно молодых зверьков и заметно притупленных у старых). Однако скорость стирания зависит от пищевых предпочтений того или иного вида и от состава местной кормовой базы. В период спаривания у взрослых самцов некоторых видов становятся заметны увеличенные семенники и увеличиваются щечные железы, однако для видов, спаривание которых происходит во время зимовок (например, для большинства ночниц), это не работает. Молодых нерожавших самок (полностью выросших сеголетков осенью и молодых половозрелых самок — весной и летом) можно опознать по слабо различимым соскам молочных желез, практически полностью скрытым в шерсти. У кормивших самок соски увеличены, а шерсть вокруг них никогда полностью не восстанавливается, и они остаются хорошо видны, даже если зверек пропустит один сезон размножения. Самки на поздних сроках беременности имеют заметно вздутый живот и несколько опухшие молочные железы; иногда можно определить поперечное расположение предплечья плода при пальпации. При отсутствии опыта беременность можно спутать с результатом недавней кормежки: насекомоядные рукокрылые могут потреблять за ночь до трети собственного веса, после чего желудок остается раздутым в течение нескольких часов. Однако, если передерживать зверька в мешочке и ос-

матривать через 3–5 часов после поимки, разница становится очевидной. У кормящих самок молочные железы сильно раздуты, соски крупные и обычно пигментированные, окружены большими безволосыми участками (Борисенко, 2000).

Взвешивание и измерение летучих мышей

Внешние измерения представляют собой важный источник информации и необходимы для идентификации пойманных зверьков. Также важно, что их можно проводить на живом зверьке, не причиняя ему никаких повреждений. Их можно брать и с помощью обычной линейки, но лучше все-таки возить с собой небольшой штангенциркуль — электронный или механический, снабженный нониусом, позволяющий брать внешние измерения с точностью 0,1 мм. Наиболее важный внешний промер, традиционно считающийся показателем размеров летучей мыши, — длина предплечья (обычно обозначаемая как FA или R — «radius»), которая измеряется на сложенном крыле от локтя до крайней точки запястья. Во многих случаях измеряют только его. Однако ряд других промеров также может быть полезен (их обычно используемые обозначения приведены в скобках): длина головы и тела (H&V или L — «longitudo») — от анального отверстия до кончика носа; длина хвоста (T или C — «cauda») — от анального отверстия до кончика хвоста; длина уха (E или A — «auriculus») — от нижнего края слуховой вырезки до кончика ушной раковины; длина козелка (tr — «tragulus») — от нижнего края слуховой вырезки до кончика козелка; длина ступни (HF или Pl — «planta») — от основания голеностопного сустава до основания когтя самого длинного пальца либо до внешнего края когтя самого длинного пальца (важно указывать, какой из двух вариантов промера вы использовали, и учитывать это при сравнении с опубликованными данными); длина голени (Cr — «crus») — от основания голеностопного

го сустава до коленного сустава. Еще один параметр — это масса зверька. Для взвешивания летучих мышей идеально подходят электронные весы с точностью до 0,1–0,5 г или небольшие пружинные весы (например, швейцарской фирмы Pesola). Опыт показывает, что во втором случае полезно иметь весы с градуировкой до 30 и до 100 г (при работе в тропиках, где нередки и более крупные рукокрылые, — до 300 г). Живых зверьков удобно взвешивать, поместив их в легкий мешочек, масса которого известна или по которому обнулена шкала весов. Масса тела — хороший индикатор общего состояния зверька, включая зрелость, репродуктивное состояние, количество жировых отложений и т. д.

Сбор биологического материала

Сбор справочных материалов является неотъемлемой частью любого фаунистического обследования, особенно когда речь идет о таксономически сложной группе, представителей которой, возможно, необходимо будет изучить в лабораторных условиях. Даже если вид является довольно распространенным, ограниченное число ваучерных экземпляров из каждого локалитета предоставляет ценные данные о географическом распределении, изменчивости, диагностических признаках и другую информацию. Важнейшая особенность научных коллекций заключается в возможности их многократной повторной экспертизы теми же или другими исследователями, а также с применением новых методов по мере их появления.

Особенно важно сохранять экземпляры летучих мышей, которые в любом случае будут умерщвлены (например, в ходе медицинских исследований) или случайно погибли в ходе отлова. В ряде случаев это предотвращает необходимость специального умерщвления зверьков для коллекционных целей. Конечно, такие коллекции должны храниться

в специализированных хранилищах, широко известных зоологической общественности (например, ведущих музеях и профильных институтах), где они должны надлежащим образом поддерживаться, каталогизироваться и быть доступными для изучения всем заинтересованным лицам. Чтобы оправдать гибель зверьков и сохранить научную ценность коллекционного материала, собиратель должен соблюдать ряд довольно простых правил.

Препарирование

Сохранение в жидком фиксаторе — наиболее простой (и оптимальный для большинства целей) способ. Погибших или специально умерщвленных зверьков помещают в 70–75%-ный раствор спирта (этанол). Перед фиксацией экземпляра его обязательно необходимо вскрыть, разрезав брюшную стенку тела от лобкового симфиза до мечевидного отростка грудины и слегка раздвинув края разреза кончиком пинцета. Бытующее мнение, что достаточно ввести спирт в брюшную полость при помощи шприца, совершенно ошибочно и приводит в дальнейшем к порче коллекционного экземпляра (а значит — исчезновению той информации, которую он содержит, и бессмысленной гибели самого зверька). Рот зверька следует открыть, вставив между челюстями плотный комочек ваты или небольшую палочку: это позволит легко рассмотреть впоследствии зубные ряды и небные складки. В противном случае затвердевшие в фиксаторе мышцы не позволят разжать челюсти экземпляра без риска их сломать, и единственным способом рассмотреть зубы станет очистка черепа (что не всегда удобно).

Ранее считалось, что для первичной фиксации лучше использовать не спирт, а 2–4%-ный раствор формальдегида. Однако фиксация в формалине хоть и предположительно лучше для морфологических исследований, но практически

исключает возможность извлечения и очистки черепа экземпляра и повторного взятия из него проб тканей для анализа ДНК.

Сухая шкурка и череп являются общепринятой формой сохранения мелких млекопитающих для коллекции. Основное преимущество этой формы препаровки в том, что она заметно дольше (при хранении в темноте — по крайней мере, десятилетиями) сохраняет первоначальную окраску шерсти и участков открытой кожи (ушей, морды, перепонок). Однако подготовка таких образцов (см., напр.: Кузякин, 1980) является относительно трудоемкой и требующей от коллекционера специальных материалов и навыков. Также высушенные коллекции требуют специальной обработки инсектицидами (или мышьяком) во время подготовки и регулярного внимания во время хранения. При подготовке сухих шкурок необходимо сохранять внутренние части (мясную тушку, помещенную в спирт) либо череп и осевой скелет, которые должны быть соответствующим образом этикетированы для однозначного отождествления всех частей одного экземпляра друг с другом. Стоит отметить, что в разных странах и разными авторами были предложены некие «эстетические» стандарты изготовления сухих шкурок мелких млекопитающих, и, в частности, рукокрылых (Кузякин, 1980; Yates et al., 1996). Однако следует помнить, что информативность экземпляра, то есть возможность рассмотреть и измерить на нем диагностические признаки, гораздо важнее любых эстетических стандартов.

Вне зависимости от способа препаровки крайне желательно отдельно сохранять пробы тканей для последующего анализа ДНК. Эти пробы обязательно надо брать чистым инструментом и помещать в чистые плотно закрывающиеся пробирки, заполненные 96%-ным этанолом (Булатова и др., 2009). Обычно используют стандартные биохимические

пробирки объемом 2 мл с завинчивающимися крышками. Соотношение объема пробы ткани и фиксатора (этанола) не должно превышать 1:10. Инструмент, которым берется проба, необходимо протереть спиртом и прожечь над пламенем спиртовой горелки или зажигалки (затем дать остыть несколько секунд). От живых зверьков можно брать высечки крыловой перепонки, для чего лучше всего использовать биопсийный пробойник диаметром 3 мм, промышленный или изготовленный самостоятельно из заточенной металлической трубки соответствующего размера. Такие высечки берут из раскрытого крыла, стараясь вырезать фрагмент перепонки подальше от ее края и от крупных сосудов. В этом случае отверстие не будет беспокоить зверька и полностью зарастет в течение двух-трех недель (Faure et al., 2009). Из экземпляров, предназначенных в коллекцию, лучше брать небольшие фрагменты мышечной ткани, а также некоторых внутренних органов (например, почку). Для того чтобы взятую пробу этанол зафиксировал быстро и качественно, в пробирку не следует помещать единый фрагмент мышцы или почки; его желательнее предварительно измельчить, разделив на кусочки размером 1–3 мм. Собранные пробы ткани (как, впрочем, и сами коллекционные экземпляры) в полевых условиях желательнее держать в наиболее прохладном месте (и уж точно не на открытом солнце), а по возвращении в лабораторию поместить для хранения в холодильник.

Этикетирование

Маркировка и этикетирование образцов — одна из важнейших составляющих процедуры сбора научной коллекции (Yates et al., 1996). Следует помнить, что научная ценность образца (а значит, и оправданность изъятия зверька из природы) в значительной степени определяется наличием надлежащим образом заполненной этикетки. Эта информация

должна содержать предельно точные сведения о месте сбора (страна, регион, район, направление и расстояние до ближайшего находимого на карте топонима), дате (а в идеале — и времени) сбора, по возможности — биотопе (или специфических обстоятельствах поимки), а также фамилию и инициалы коллектора. Сейчас, в связи с широким применением GPS-навигаторов, место сбора можно заменять точными координатами, но для облегчения поиска точки на карте лучше все же приводить их вместе с соответствующими географическими названиями. Также желательно (а для сухих форм хранения — обязательно) указывать предварительную идентификацию, пол, репродуктивное состояние, вес и основные внешние измерения (см. выше). Для экземпляров, сохраняемых в спирту, часть внешних измерений может быть сделана в дальнейшем повторно, но, например, масса тела при хранении в спирту может заметно измениться, как и длина тела — из-за изменения механических свойств мягких тканей. Поэтому при сборе образцов лучше их промерять сразу после умерщвления вне зависимости от последующего способа препаровки.

Этикетка должна быть сделана на водостойком материале (водостойкой бумаге, велуме, прорезиненной ткани, плотной кальке) и написана водо- и спиртостойкими чернилами. Лучше всего подходят некоторые черные гелевые ручки, но, как показывает опыт, каждую такую ручку лучше заранее проверять. Хороший вариант представляет собой черная письменная тушь, но в полевых условиях работать с ней крайне неудобно. Простой карандаш, считающийся универсальным средством для заполнения полевых этикеток, к сожалению, может смываться или стираться с некоторых видов кальки и бумаги в процессе транспортировки сборов, поэтому, используя его, нужно регулярно проверять состояние этикеток и при необходимости подновлять их. Этикетка должна быть

прочно и надежно прикреплена к экземпляру. Традиционное для грызунов и насекомоядных привязывание этикеток к задней лапке для рукокрылых плохо подходит: их голеностопный сустав невелик, и этикетка может соскользнуть, а кроме того, в этом случае скрываются (а то и необратимо повреждаются) некоторые диагностические признаки. Наиболее удобный и надежный вариант — привязывать этикетку к предплечью, прокалывая небольшое отверстие в перепонке.

Желательно параллельно с этикетированием вести журнал вскрытий, в котором была бы полностью продублирована биометрическая информация собранных экземпляров. Строго говоря, такой журнал стоит вести при проведении любых отловов, сопровождая данные об экземплярах, сохраненных для коллекции, соответствующими пометками. Также крайне желательно, чтобы у всех ваучерных экземпляров были индивидуальные коллекционные номера. Они позволят соотнести друг с другом части экземпляра (если взяты, например, шкурка, череп и мясная тушка), а также другие связанные биоматериалы: пробы тканей для анализа ДНК, паразиты (методы их сбора описаны в соответствующей главе), пробы помета и т. п. Часто на спиртовые экземпляры вешают этикетки, содержащие только такой номер, отсылающий для получения остальной информации к журналу вскрытий. Это оправдано при относительно массовых сборах, однако, если речь идет о 1–5 экземплярах, лучше помещать биометрическую информацию на этикетках в полном объеме.

Визуально-акустические наблюдения

Как уже отмечалось выше, при чисто визуальных наблюдениях определить достоверно вид и даже род рукокрылых нередко бывает затруднительно, что приводит к многочисленным ошибкам даже у профессионалов. Кроме того, большая часть наблюдений в данном случае проводится в темно-

те, и сам зверек виден только 1–2 секунды, пока он находится в луче фонаря. Тем не менее визуальный образ зверька и его манера полета играют важную роль и заметно повышают точность определения в целом (Ahlén, 1990). Большую роль в таких наблюдениях и учетах активности играют ультразвуковые детекторы, выпускаемые ныне в целом ряде модификаций несколькими европейскими и американскими фирмами.

При учетах пространственно-временной активности рукокрылых, а также при активных отловах мобильной ловушкой чаще используются узкополосые гетеродинные детекторы (Ahlén, 1990). Они проще в обращении, дешевле и надежнее, достаточно компактны, а потому удобны для использования в полевых условиях. Сигнал, транслируемый детектором этого типа, представляет собой разницу между внутренней частотой детектора (той, что высвечивается на дисплее или установлена на регуляторе) и частотой реального ультразвукового сигнала, издаваемого зверьком. Таким образом, он позволяет в реальном времени на слух оценивать некоторые ключевые частотно-временные характеристики сигналов рукокрылых, но неприменим для серьезного акустического анализа. Напротив, детекторы с функцией растяжения времени воспроизводят структуру акустических сигналов очень точно, позволяя их записывать и в дальнейшем анализировать; для анализа используют пакет программ Bat Sound и аналогичные им (Adams et al., 2012). Но для наблюдения за рукокрылыми в реальном времени такие детекторы малопригодны, а их дороговизна и сравнительно большие габариты дополнительно ограничивают область применения. Такие детекторы чаще используют для стационарных учетов или учетов вдоль маршрутов с использованием транспортного средства (на котором, собственно, и крепится прибор (Jones et al., 2013)). Сигналы при этом не прослушивают в момент записи, а записывают на диктофон, оцифровывают и затем анализируют.

Последний метод породил среди молодых специалистов некоторую эйфорию. Он как будто бы дает возможность получить исчерпывающие сведения о составе фауны и паттерне временного распределения рукокрылых в конкретном месте без отловов и длительных полевых наблюдений. Достаточно разово вложиться в приобретение соответствующего оборудования, установить его, а затем снять и проанализировать показания. Отчасти это правда, однако такая работа требует от специалиста априорных знаний о местной фауне и особенностях биологии и вокализации рукокрылых и критического отношения к полученным результатам (Rydell et al., 2017). Вариабельность индивидуальной вокализации нередко — когда речь идет о единичных сонограммах (а при записи с машины таких — абсолютное большинство) — воспринимается как сигналы другого вида, особенно если этот «другой» вид редкий и его очень хочется найти (напр., Газарян, 2016). Желание побыстрее и малыми силами получить обширные и интересные данные приводит к появлению публикаций по крайней мере сомнительных, результаты которых, при возможности сравнения, оказываются не просто отличающимися, а практически противоположными результатам, полученным традиционными методами, включая отловы. Это отнюдь не означает, что метод плох, он широко применяется для мониторинговых исследований по всей Европе и в Северной Америке (Jones et al., 2013). Однако реальный его выход заметно ниже, чем того хотелось бы неопытным исследователям, и в обработку стоит пускать только качественные серии сигналов, включающие не менее 5 (лучше — 7–8) импульсов.

Еще одна ошибка, которую склонны делать авторы акустических учетов, это приравнивание прохода (то есть регистрации одной особи от ее появления в поле слышимости до затухания сигнала) к собственно особи и попытка таким образом оценивать численность. Однако кормовое поведение

рукокрылых разнообразно, оно может включать как движение нескольких зверьков по сходным параллельным траекториям, так и движение одного зверька по циклической траектории. При этом нет надежного способа установить, сколько особей одного вида сколько раз попало в поле чувствительности аппаратуры (напр., Борисенко и др., 2001; Борисенко, Панютина, 2001). Поэтому в ходе таких работ речь всегда стоит вести только об уровне активности; оценки численности возможны лишь в рамках условной и приблизительной шкалы «много-мало». Вообще, в целом, хотя попытки оценки численности рукокрылых периодически делают, более или менее достоверны они только для видов, склонных образовывать обширные колонии в доступных для человека убежищах. Опыт показывает, что мы знаем далеко не все факторы, определяющие пространственное размещение и плотность населения летучих мышей. Поэтому любые экстраполяции встреч лесных видов на площадь условно пригодных местообитаний оказываются настолько приблизительны, что практически теряют смысл. Вероятно, наиболее правильным критерием обычности/редкости лесных видов рукокрылых является их встречаемость: если вид отлавливают или акустически регистрируют в большинстве предположительно подходящих местообитаний, вне зависимости от количества зарегистрированных особей, его можно считать обычным.

Вопросы безопасности

При том, что летучие мыши не входят в число особо опасных животных, работа с ними создает определенные специфические риски для исследователя, о которых следует постоянно помнить.

Ловля летучих мышей и мониторинг их активности обычно подразумевают работу в ночное время. Поэтому крайне важно, чтобы до начала работы место ее проведения было

осмотрено в светлое время суток на предмет опасных предметов, форм рельефа (скользких скал, обрывов, глубоких водных бочагов) и т. п. При этом следует помнить, что недостаток естественного освещения часто искажает дневное впечатление от местности, и при условии, что внимание сосредоточено на других целях, важные ориентиры могут быть потеряны, а потенциально опасные препятствия — упущены из внимания.

Одна из опасностей, связанных с ловлей летучих мышей, уже была упомянута выше и исходит от электричества. Карбоновые шесты, используемые в качестве ручек для мобильных ловушек и для установки паутинных сетей, обладают высокой электропроводностью. Поэтому их следует осторожно использовать вблизи линий электропередачи, особенно в сырую погоду, а в случае грозы — складывать и размещать на некотором удалении от людей и палаток.

Большие подземные полости, как естественные пещеры, так и старые штольни, опасны для неподготовленных людей по самым разным причинам. Исследователям, планирующим работу в таких местах, рекомендуется пройти как минимум базовые курсы спелеологии, приобрести необходимое оборудование, а также заранее озаботиться подробной информацией о структуре и микроклиматических условиях в пещерах, где они предлагают проводить исследования.

Большие скопления летучих мышей могут заметно изменить микроклимат и химический состав воздуха внутри населенных ими полостей (особенно пещер), главным образом — из-за экскреции и дыхательной активности. Концентрации атмосферных газов в плохо проветриваемых убежищах могут подходить для самих летучих мышей, но при этом быть опасны для человека (Constantine, 1990). Углекислый газ (CO_2) накапливается при дыхании летучих мышей и, поскольку он тяжелее воздуха, его концентрация оказывается

выше у дна пещеры (где находится исследователь), чем под сводом (где располагаются летучие мыши). Аммиак (NH_4) выделяется из мочи летучих мышей, при разложении их гуано и мертвых зверьков. Этот газ достаточно токсичен для дыхательной системы человека, и присутствие сильного запаха аммиака свидетельствует о возможной опасности.

По сравнению со многими другими млекопитающими, сами летучие мыши представляют небольшую угрозу для человека. С одной стороны, большинство из них, защищаясь, не могут нанести серьезный ущерб укусами (хотя укусы сравнительно крупных видов весьма болезненны); с другой стороны, паразиты летучих мышей, как правило, специализированные, и, за очень немногими исключениями, не будут пытаться кусать людей. Тем не менее, пусть и нечасто, летучие мыши могут становиться источниками опасных для человека заболеваний (Kulik, Kucheruk, 1989; Constantine, 1990; Kunz et al., 1996), что следует иметь в виду при работе с этими зверьками.

Одной из опасностей при работе в убежищах, где размещаются крупные колонии рукокрылых, в дополнение к описанному выше, может стать гистоплазмоз (Constantine, 1990; Ботвинкин, 2002). Это заболевание вызывает грибок *Histoplasma capsulatum*, развивающийся в качестве сапрофита на мертвой органике, в частности, на экскрементах и перегнивающих останках летучих мышей, накапливающихся в убежищах. Попадая в организм человека в виде спор, он может поражать дыхательную систему. Поэтому, работая в пещерах или на чердаках, заселенных летучими мышами, стоит носить респираторы и проявлять внимание к возможным симптомам респираторных заболеваний.

По-видимому, самое серьезное заболевание, которое могут передавать человеку летучие мыши, это бешенство. Это чрезвычайно опасное вирусное заболевание, вызываемое

различными штаммами лиссавируса, широко распространено во всем мире, однако у летучих мышей опасные для человека штаммы встречаются главным образом в Новом Свете (Constantine, 1990; Kunz et al., 1996; Кулик, Кучерук, 1989; Ботвинкин, 2011). Вирусы этой группы, поражающие в первую очередь нервную систему, также могут концентрироваться в слюне и передаваться через укусы, хотя есть сообщения о случаях передачи через пищеварительный тракт, дыхательную систему и слизистые оболочки (Constantine, 1990). В Азии известно всего несколько случаев обнаружения опасных для человека штаммов лиссовируса и, к счастью, еще меньше случаев заражения человека от летучих мышей (Kuzmin et al., 2006; Ботвинкин, 2011). В настоящее время при работе вне Нового Света, по-видимому, нет острой необходимости в профилактической иммунизации (особенно если учесть, что специальной вакцины против штаммов бешенства летучих мышей не существует), однако целесообразно принимать все возможные меры для предотвращения укусов летучих мышей, а также от попадания их выделений на слизистые оболочки. При осуществлении вскрытия летучих мышей исследователю рекомендуется надевать латексные перчатки и респиратор, а также тщательно стерилизовать инструменты и рабочее место по окончании работы. В случае продолжительного содержания пойманных зверьков в неволе (если таковое является частью исследования) рекомендуется следить за появлением у них любых признаков болезни или неадекватного поведения.

Помимо указанных болезней, показано, что у летучих мышей могут быть штаммы арбовирусов, морбилливирусов и коронавирусов, потенциально способные передаваться людям или домашним животным (Кулик, Кучерук, 1989; Ботвинкин, 2002; Ge et al., 2013). Первые две группы вирусов, по-видимому, могут передаваться человеку через па-

разитов, в первую очередь — аргасовых клещей (одних из очень немногих паразитов рукокрылых, могущих нападать и на человека). Вопрос о возможности прямой передачи коронавируса от летучих мышей к человеку пока что остается открытым. За исключением каких-то редких и пока не известных обстоятельств, меры предосторожности, перечисленные выше, по-видимому, достаточны для предотвращения заражения при обращении с летучими мышами.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ РУКОКРЫЛЫХ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

Таблица для определения семейств отряда Chiroptera

1 (2). Морда со сложно устроенными кожно-хрящевыми выростами (носовыми листками) вокруг и позади ноздрей. Уши без козелка, но с развитым противокозелком (рис. 5). Хвост сравнительно короткий, не длиннее задней ноги. В черепе слабо окостеневающая межчелюстная кость не связана с зубными отростками верхнечелюстных костей. Широкое носовое отверстие окружено парными костными вздутиями (рис. 6)..... **Rhinolophidae — Подковоносые**



Рис. 5. Голова японского подковоноса

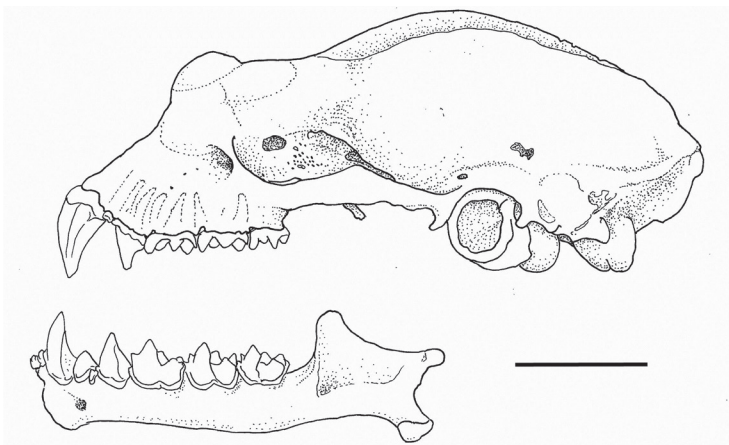


Рис. 6. Череп и нижняя челюсть японского подковоноса. Шкала 5 мм

На территорию юга российского Дальнего Востока возможен залет одного вида — японского подковоноса *Rhinolophus nippon*. Вид широко распространен на сопредельных территориях Китая и Кореи, в Японии (Zhang et al., 2009; Csorba et al., 2014). Костные остатки этого вида были обнаружены в позднеплейстоценовых отложениях пещеры Медвежий Клык (Южное Приморье) (Тупов, 2016).

2 (1). На морде кожно-хрящевые выросты отсутствуют. В ухе кпереди от наружного слухового прохода есть хрящевая лопасть — козелок. Хвост сравнительно длинный, длиннее задней ноги. В черепе межчелюстная кость полностью окостеневает. Правая и левая межчелюстные кости разделены небной вырезкой, каждая связана с зубным отростком соответствующей верхнечелюстной кости. Носовое отверстие не окружено костными вздутиями.

3 (4). Около половины хвоста выступает из узкой межбедренной перепонки (рис. 7). Широкие округлые уши сильно

отклонены вперед, их передние края сближены и соединены кожной складкой. Верхние губы широкие и мясистые, с заметными поперечными складками. Небная вырезка очень узкая, не более диаметра резца. Верхних резцов — одна пара.
.....**Molossidae — Свободнохвостые**

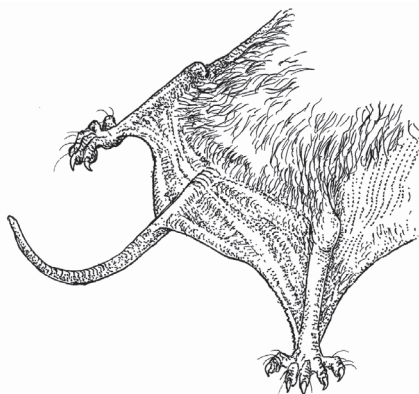


Рис. 7. Хвост складчатогуба

На территорию юга Дальнего Востока России Возможен залет одного вида — восточного складчатогуба *Tadarida insignis*. Вид широко распространен на сопредельных территориях Китая и Кореи, в Японии (Sano, 2009). По неподтвержденным литературным данным, этот вид наблюдали в Приморье.

4 (3). Хвост полностью включен в межбедренную перепонку, иногда за исключением одного-двух последних позвонков. Уши различной формы, но расположены более или менее вертикально и не соединены складкой. Верхние губы без поперечных складок. Небная вырезка всегда шире диаметра переднего резца. Верхних резцов — две пары*.

* В мировой фауне есть роды гладконосых, имеющие по одной паре верхних резцов, но в фауне Дальнего Востока таких нет.

5 (6). Уши, при взгляде сбоку, всегда хотя бы немного выступают за контур головы. В третьем пальце крыла три фаланги, ни одна из них не сопоставима по длине с метакарпалией. На Дальнем Востоке России — 16 видов.

..... **Vespertilionidae** — **Гладконосые**

На Дальнем Востоке России — 16 видов. Могут быть обнаружены еще три вида.

6 (5). Уши очень короткие, треугольные, при взгляде сбоку не выступают за контур головы. В третьем пальце крыла — две фаланги, при этом вторая (дистальная) фаланга примерно в три раза длиннее первой и приблизительно равна соответствующей метакарпалии. На сложенном крыле его концевая часть подгибается внутрь (рис. 8).

..... **Miniopteridae** — **Длиннокрылые**

На Дальнем Востоке России известны находки одного вида — восточного длиннокрыла, *Miniopterus fuliginosus*.

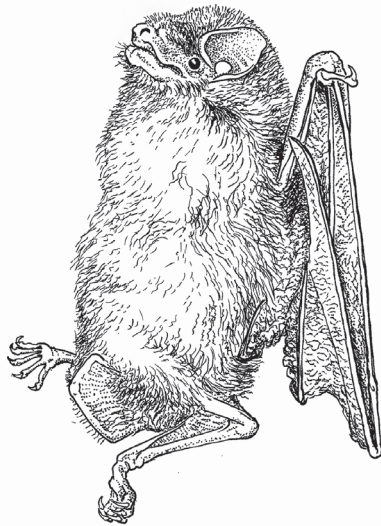


Рис. 8. Внешний вид длиннокрыла; хорошо видно сложенное крыло с подогнутой дистальной фалангой третьего пальца

Семейство Vespertilionidae Gray, 1821 — Гладконосые (Plain-nosed bats)

Размеры — от мелких до средних: длина тела — 32–104 мм, длина предплечья — 21–88 мм, масса — 2,5–91 г. Поверхность головы вокруг носа лишена сложных кожно-хрящевых выростов. Хвост полностью заключен в межребренную перепонку или выступает из нее на длину одного-двух концевых позвонков. Его длина — более половины длины тела. Уши различной формы и размеров, всегда имеют хорошо развитый козелок.

Череп разнообразной формы. Всегда присутствуют глубокие небная и носовая вырезки. Зубная формула: I2-1/3-2, C1/1, P3-1/3-2, M3/3 = 38–28. Малые верхние предкоренные и второй нижний предкоренной зубы имеют тенденцию к редукции и исчезают у представителей многих родов.

Виды семейства распространены на всех материках, за исключением Антарктиды. Северная граница ареала совпадает с границей лесной зоны.

Большая часть представителей семейства насекомоядны, хотя ряд видов может факультативно питаться также мелкой рыбой или мелкими наземными позвоночными; один вид — американский *Antrozous pallidus* — всеядный. Многие виды совершают значительные сезонные миграции. Виды, живущие в умеренной климатической зоне или в горных регионах, в зимний период впадают в спячку. Селятся поодиночке или колониями различной численности.

Семейство включает около 470 видов, объединяемых примерно в 55 родов. В составе семейства на основании морфологических данных выделяли до 6 подсемейств. Молекулярные данные хорошо поддерживают выделение четырех подсемейств: воронкоухие гладконосы Kerivoulinae (2 рода), трубконосовые Murininae (по-видимому, 3 рода), ночницевые

Myotinae (вероятно, 3 рода) и кожановые Vespertilioninae (не менее 46 родов). Стоит отметить, что на большинстве филогенетических реконструкций первые три подсемейства вместе образуют сестринскую кладу к четвертому. В фауне России — представители 9 родов и около 42 видов, относящихся к 3 подсемействам. На Дальнем Востоке России обитают 16 видов из 8 родов.

Таблица для определения подсемейств семейства *Vespertilionidae*

1 (2). Ноздри в форме коротких направленных вперед и в стороны трубочек **Murininae**

2 (1). Ноздри не трубчатые, обычной формы 3

3 (4) Ушные раковины сближены передними краями (почти соприкасаются), их задние края имеют хорошо заметную гофropодобную складчатость. Ноздри направлены вверх. **Vespertilioninae (триба Plecotini)**

4 (3) Ушные раковины широко разделены, не соприкасаются передними краями, их задний край ровный или с небольшим количеством сравнительно слабо выраженных складок. Ноздри направлены вперед и в стороны 5

5 (6). Козелок длинный, узкий, более или менее прямой и заостренный. Его длина вдоль передней границы минимум в три раза больше ширины. С каждой стороны верхней челюсти обычно по два малых переднекоренных зуба P² и P³ (рис. 9, а, б) **Myotinae**

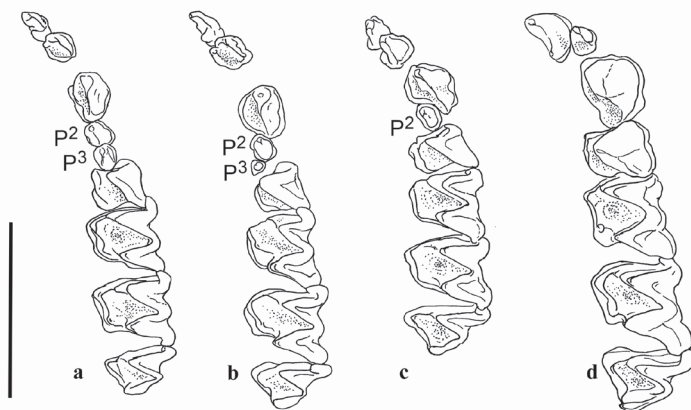


Рис. 9. Ряды зубов гладконосых (вид со стороны жевательной поверхности):

a — *Myotis sibiricus*, b — *M. longicaudatus*, c — *Pipistrellus abramus*, d — *Vespertilio murinus*. Шкала 3 мм

6 (5). Козелок короткий, широкий, обычно загнут вперед и округлен на конце. Его длина вдоль передней границы меньше, чем тройная наибольшая ширина. С каждой стороны верхней челюсти не более чем по одному малому переднекоренному зубу P² (рис. 9, c, d) **Vespertilioninae (часть)**

Подсемейство **Myotinae** Tate, 1942 — **Ночницевые (Mouse-eared bats)**

Включает, по-видимому, 3 рода и около 130 видов. Наряду с Kerivoulinae — наиболее архаичные представители семейства. В фауне России Myotinae представлено родом *Myotis*. Представители подсемейства распространены всесветно до заполярья, кроме некоторых океанических островов и Антарктиды. Охотятся за насекомыми и другими членистоногими, некоторые виды факультативно питаются мелкой рыбой.

Род *Myotis* Каур, 1829 — Ночницы (*Myotis*)

Типовой вид. *Vespertilio myotis* Borkhausen, 1797.

Синонимы: *Anamygdon* Troughton, 1929; *Brachyotis* Kolenati, 1856; *Capaccinus* Bonaparte, 1841; *Chrysopteron* Jentink, 1910; *Comastes* Fitzinger, 1870; *Dichromyotis* Bianchi, 1916; *Euvespertilio* Acloque, 1899; *Exochurus* Fitzinger, 1870; *Hesperomyotis* Cabrera, 1958; *Isotus* Kolenate, 1856; *Leuconoe* Boie, 1830; *Megapipistrellus* Bianchi, 1917; *Nyctactes* Kaup, 1829; *Paramyotis* Bianchi, 1916; *Pizonyx* Miller, 1906; *Pternopterus* Peters, 1867; *Rickettia* Bianchi, 1916; *Selysius* Bonaparte, 1841; *Tralatitus* Gervais, 1849; *Trilatitus* Gray, 1842.

Размеры — мелкие и средние. Крылья — широкие и тупые. Хвост может достигать длины тела, но обычно короче. Эпиблема обычно отсутствует или развита незначительно. Большое значение при определении вида имеет место прикрепления крыловой перепонки к задней конечности. У разных видов она может прикрепляться к основанию внешнего пальца, к плюсне, голеностопному сочленению или голени. Уши — тонкокожие, высота уха значительно превышает его ширину. Козелок — ланцетовидный, расширен у основания, заострен на вершине. Окраска волосяного покрова — разнообразная, но чаще бурая, с различными оттенками. Брюшная сторона обычно более светлая. Мозговая капсула черепа — округлая; линия профиля черепа изогнута в лобно-носовом отделе. Сверху по лицевой части черепа проходит продольный желобок. Число зубов — максимальное в отряде. Типичная зубная формула: $I2/3 C1/1 P3/3 M3/3 = 38$, хотя в тропиках есть виды, утрачивающие один из предкоренных.

Ареал рода почти совпадает с распространением всего семейства. Самки приносят по одному детенышу (за очень

редкими исключениями). Ранее выделяли от 3 до 8 подродов. Однако современные молекулярно-генетические исследования ставят под сомнение естественность большинства выделенных ранее надвидовых группировок. Считается, что это, по-видимому, экоморфы, характеризующиеся конвергентно приобретенной сходной морфологией. Почти все виды этого рода имеют идентичный кариотип.

В настоящее время в роде признаются около 130 видов (что делает его вторым по разнообразию родом млекопитающих после белозубок, *Crocidura*). В фауне России — 17–18 видов. На Дальнем Востоке России обитают 6 видов.

Таблица для определения видов рода *Myotis*

А. По наружным признакам

1 (2). Крылья, предплечье и межбедренная перепонка окрашены в черный и оранжевый цвет. Длина предплечья — больше 45 мм..... *M. rufoniger* — **Ночница красно-черная**

Возможен залет на территорию юга Дальнего Востока России. Вид широко распространен на территории Корейского полуострова и соседних частях Китая (Liu et al., 2005; Sun et al., 2008; Jiang et al., 2010). Костные остатки этого вида были обнаружены в позднеплейстоценовых отложениях пещеры Медвежий Клык (Южное Приморье) (Тупов, 2016).

2 (1). Крылья, предплечье и межбедренная перепонка не окрашены. Длина предплечья — меньше 44 мм **3**

3 (4). Край межбедренной перепонки между концами шпор заметно утолщен и густо усажен жесткими щетинками (рис. 10)..... *M. bombinus* — **Ночница амурская**

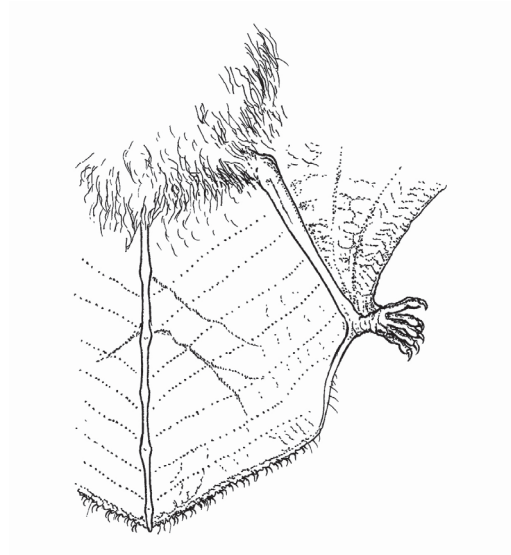


Рис. 10. Хвостовая перепонка амурской ночницы

4 (3). Край межбедренной перепонки между концами шпор не имеет утолщений и жестких реснитчатых волос (щетинок)..... **5**

5 (6). Крыловая перепонка прикрепляется к задней конечности на 3–5 мм выше голеностопного сочленения (рис. 11, b)..... ***M. macrodactylus* — Ночница длиннопалая**

6 (5). Крыловая перепонка прикрепляется к ступне **7**

7 (8). Крыловая перепонка прикрепляется к середине или основной трети плюсны (рис. 11, a).....
..... ***M. petax* — Ночница восточная**

8 (7). Крыловая перепонка прикрепляется к задней конечности у основания внешнего пальца (рис. 11, c) **9**

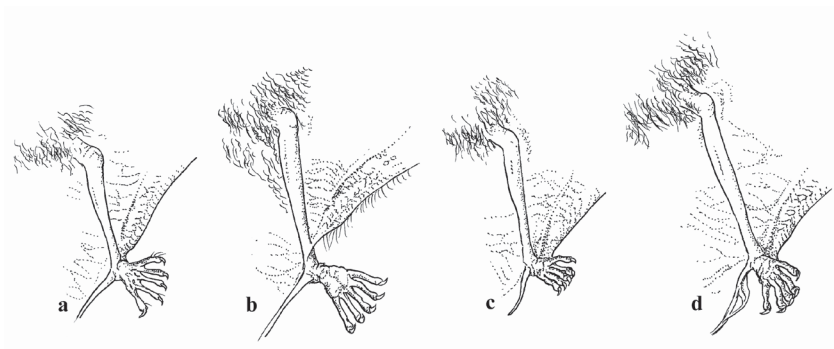


Рис. 11. Место крепления крыловой перепонки у ночниц:
 а — *Myotis petax*, б — *M. macrodactylus*, в — *M. sibiricus*,
 д — *M. longicaudatus*

9 (10). Длина голени равна или превышает половину длины предплечья. Эпиблема хорошо развита и имеет поперечную перегородку (рис. 11, d).....
 *M. longicaudatus* — **Ночница длиннохвостая**

10 (9). Длина голени — меньше половины длины предплечья. Эпиблема отсутствует или развита слабо и не имеет поперечной перегородки**11**

11 (12). Длина предплечья — менее 33,0 мм. Вдоль основания шпоры тянется узкая эпиблема. Половой орган самцов (penis) очень тонкий, почти одинаковой толщины на всем протяжении (рис. 12, a).....
 *M. ikonnikovi* — **Ночница Иконникова**

12 (11). Длина предплечья — более 33,0 мм. Эпиблема отсутствует. Половой орган самцов довольно крупный, расширенный в концевой части (рис. 12, b).....
 *M. sibiricus* — **Ночница сибирская**

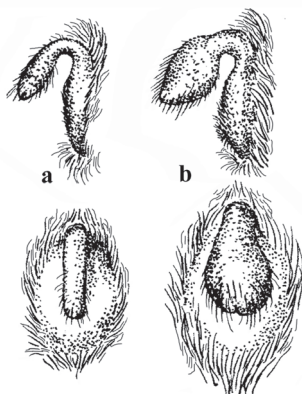


Рис. 12. Половые органы самцов (penis) у ночниц:
 а — *Myotis ikonnikovi*, б — *M. sibiricus*

Б. По черепу

1 (2). Кондилобазальная длина черепа — больше 16 мм.
 Длина верхнего ряда зубов — более 7 мм
 *M. rufoniger* — **Ночница красно-черная**

Возможен залет на территорию юга Дальнего Востока России. Вид широко распространен на сопредельной территории Китая (Sun et al., 2008; Jiang et al., 2010). Костные остатки этого вида были обнаружены в позднеплейстоценовых отложениях пещеры Медвежий Клык (Южное Приморье) (Тиупов, 2016).

2 (1). Кондилобазальная длина черепа — меньше 16 мм.
 Длина верхнего ряда зубов — менее 6.5 мм.

3 (4). Третий малый предкоренной зуб верхней челюсти (P^3) сильно вытеснен внутрь из зубного ряда, плохо виден при взгляде сбоку, в редких случаях отсутствует (рис. 9, б)
 *M. longicaudatus* — **Ночница длиннохвостая**

4 (3). Третий малый предкоренной зуб верхней челюсти (P^3) не вытеснен внутрь из зубного ряда, хорошо виден при взгляде сбоку (рис. 9, а)..... 5

5 (10). На переднем крае верхнего коренного зуба имеется небольшая дополнительная вершинка — параконуль, связанная с основанием паракона отдельной комиссурой — кристидом (рис. 13) 6

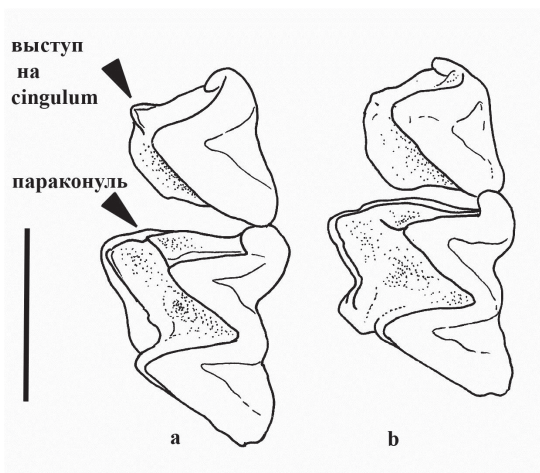


Рис. 13. Особенности строения зубов у ночниц:
а — *Myotis sibiricus*, б — *M. ikonnikovi*. Шкала 1 мм

6 (7). Межглазничный промежуток уже расстояния между наружными гранями верхних клыков
..... *M. macrodactylus* — Ночница длиннопалая

7 (6). Межглазничный промежуток шире или равен расстоянию между наружными гранями верхних клыков..... 8

8 (9). Высота черепа в области слуховых барабанов — не менее 6,0 мм, наибольшая ширина черепа — не менее 7,4 мм *M. petax* — Ночница восточная

9 (8). Высота черепа в области слуховых барабанов — не более 6,0 мм, наибольшая ширина черепа — не более 7,4 мм*M. sibiricus* — **Ночница сибирская**

10 (5). На переднем крае верхних коренных зубов — дополнительные вершинки — параконули — отсутствуют, кристид не развит **11**

11 (12). Кондилобазальная длина черепа — менее 13 мм. Верхние резцы направлены более или менее под прямым углом к продольной оси зубного ряда. Верхний профиль черепа в лобной части слабо вогнут
.....*M. ikonnikovi* — **Ночница Иконникова**

12 (11). Кондилобазальная длина черепа — более 13 мм. Верхние резцы несколько отогнуты вперед. Верхний профиль черепа в лобной части заметно вогнут
.....*M. bombinus* — **Ночница амурская**

***Myotis petax* Hollister, 1912 —
Ночница восточная (Eastern water bat)**

Тип. *Myotis petax* Hollister, 1912; *Smithsonian Misc. Coll.* 60 (14): 6. Типовой экземпляр NMNH 175189 в коллекции НМЕИ (Вашингтон, США). Типовое местонахождение: Россия, Алтайский край, Горно-алтайская АО, Кош-Агач.

Синонимы: *abei* Yoshikura, 1944; *chasanensis* Tiunov, 1997.

Характеристика. Летучая мышь средних размеров. Масса — 3,9–10,1 (7,4) г, длина тела — 42,6–53,7 (47,4), длина предплечья — 36,5–37,8 (37,0) мм. Окраска меха сверху — коричневая или коричнево-бурая с примесью палевых то-

нов, снизу — белесая, с серыми или палевыми оттенками. По бокам морды и вокруг глаз волосистой покров отсутствует. Ухо короткое, вытянутое вперед, не выдается за кончик носа. Козелок короткий (менее половины длины ушной раковины), почти одинаковой ширины на всем протяжении и сверху закруглен (рис. 14). Крыловая перепонка прикрепляется к середине или основной трети плюсны (рис. 11, а). Эпиблемы нет. Поперечные соединительнотканые волокна на хвостовой перепонке отсутствуют. Длина ступни превосходит половину длины голени.

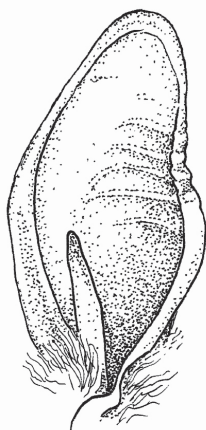


Рис. 14. Ухо восточной ночницы

Череп (рис. 15) с относительно широким межглазничным промежутком, который шире или равен по величине расстоянию между наружными гранями верхних клыков и пологим изгибом в лобно-носовом отделе. Сагиттальный гребень отсутствует, ламбдовидный гребень выражен только на боковых краях черепа. Размеры черепа (в мм): наибольшая длина черепа — 13,8–15,2 (14,0) мм, кондилобазальная длина черепа — 12,6–14,3 (13,6) мм, длина верхнего ряда зубов — 4,6–5,3 (5,0) мм, длина нижнего ряда зубов — 5,0–5,6 (5,3) мм,

длина нижней челюсти — 9,4–11,1 (10,3) мм. Второй малый верхний переднекоренной зуб (P^3) в 1,5–2 раза мельче первого (P^2) и не вытеснен из средней линии зубного ряда. Выступ на *cingulum* P^4 и параконули на коренных зубах хорошо выражены (рис. 13).



Рис. 15. Череп и нижняя челюсть восточной ночницы. Шкала 5 мм

Хромосомный набор: $2n = 44$. Число хромосомных плеч варьирует от 50 (Приморье) до 52 (Корея).

Ранее восточную ночницу рассматривали как группу подвидов водяной ночницы, *Myotis daubentonii* (Kuhl, 1817), от которой она отличается в пропорциях черепа, некоторыми особенностями строения зубов, а также формой и размерами *basilium* (и с которой не находится в близком родстве). От других видов этого рода, обитающих на Дальнем Востоке России, восточная ночница отличается местом прикрепления крыловой перепонки.

Распространение. Обитает в лесной и лесостепной зонах Южной и Восточной Сибири, Забайкалья, Монголии,

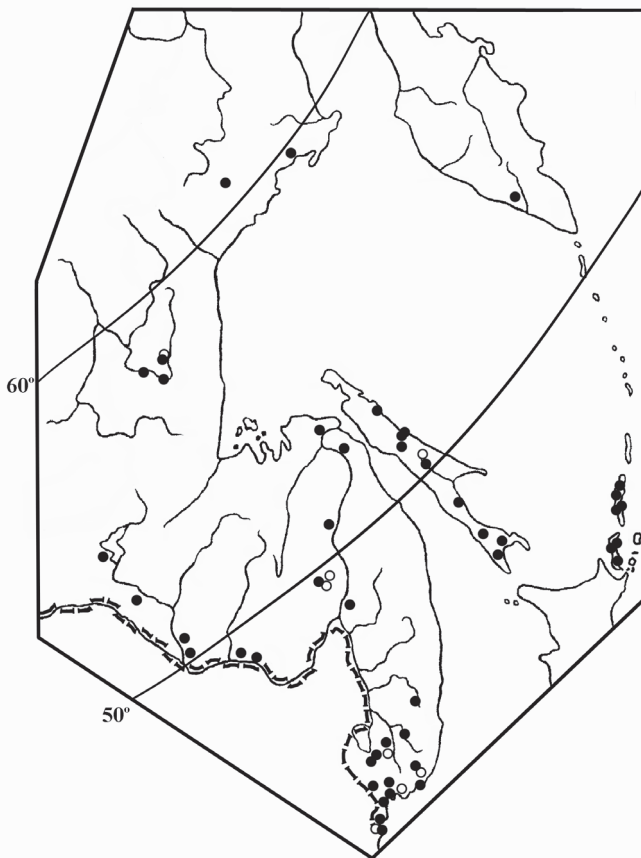


Рис. 16. Места находок *Myotis petax*.
Светлые кружки — зимние места находок, темные — летние

северо-восточных провинциях Китая, Амурской обл., Хабаровского и Приморского краев, Сахалина, Кореи и Японии. На север Дальнего Востока России доходит до Магаданской области, где отмечен в бассейне Чёлмджи и на п-ве Кони (рис. 16).

Биология. Обитание восточной ночницы повсеместно связано с реками и озерами, над водной поверхностью которых они охотятся за насекомыми. Основными убежищами

восточных ночниц в летний период являются дупла деревьев, скальные трещины, очень часто встречаются под автомобильными мостами в пустотах между бетонными блоками, на чердаках старых зданий. Зимуют в пещерах. В Приморье с мест зимовок в летние убежища восточные ночницы переселяются в конце апреля — начале мая.

На кормежку вылетают сразу после захода солнца и охотятся над водной поверхностью на высоте 5–20 см. Большую роль в питании играют водные насекомые — веснянки, поденки, ручейники. В летний период на юге Дальнего Востока России восточные ночницы занимают первое место по частоте встреч среди всех рукокрылых. Половозрелого возраста восточные ночницы достигают на второй год после рождения, а первое потомство самки приносят через 730 дней после рождения. В первых числах июля самки приносят одного детеныша. В возрасте около 20 дней молодые начинают летать и частично переходят на питание насекомыми. К 30 дням молодые достигают размеров взрослых животных. Наиболее крупные выводковые колонии до 1300 особей обнаружены на юге региона в Хасанском и Надеждинском районах Приморского края.

Восточная ночница занесена в Красную книгу Севера Дальнего Востока России как редкий вид, находящийся на северном пределе ареала.

Изменчивость и подвиды. Изменчивость проявляется в окраске меха, общих размерах тела и черепа. Выделяют 3 подвида, границы между которыми не вполне ясны. Между собой различаются небольшими вариациями в окраске и размерах. На Дальнем Востоке обитают два из них.

M. p. ussuriensis Ognev, 1927. Распространение на Дальнем Востоке России то же, что и у вида, исключая Хасанский, самый южный район Приморского края.

M. p. loukashkini Shamel, 1942. Обитает в Хасанском районе Приморского края.

Основная литература. Тиунов, 1984, 1985, 1997; Андреев и др., 2005, Matveev, Kruskop, Kramerov, 2005; Кожурина, 2009.

Myotis macrodactylus (Temminck, 1840) —
Ночница длиннопалая (Big-footed bat)

Тип. *Vespertilio macrodactylus* Temminck, 1840. Monographies de Mammalogie, ou description de quelques genres de mammiferes, dont les especes ont ete observees dans les differens musees de l'Europe, 2: 231, Pl. 58. Типовое местонахождение: Япония.

Синонимы: *macrodactylus*, Trouessart, 1897; *M. capaccinii macrodactylus*, Бобринский, Кузнецов, Кузякин, 1944.

Характеристика. Летучая мышь средних размеров. Масса — 5,3–10,4 (8,1) г, длина тела — 44,4–52,0 (47,6), длина предплечья — 36,0–40,4 (38,1) мм. Окраска меха спины — дымчато-бурого цвета, снизу — серо-белесая. На верхнюю сторону межбедренной перепонки волосы заходят до линии, соединяющей средние части голеней с половиной длины хвоста. По бокам морды и вокруг глаз волосяной покров отсутствует. Ухо относительно короткое, вытянутое вперед, не выдается за кончик носа. Козелок короткий (менее половины длины ушной раковины), равномерно сужен к вершине. Крыловая перепонка прикрепляется к вентральной стороне голени на 3–5 мм выше голеностопного сочленения (рис. 11, б). Эпиблемы нет. Ступня задней конечности по длине превосходит половину голени.

Череп (рис. 17) удлинённый. Лобно-носовой изгиб выражен резче, чем у восточной ночницы, но не так крут, как у амурской. Межглазничный промежуток меньше или равен расстоянию между наружными гранями верхних клыков (рис. 18).

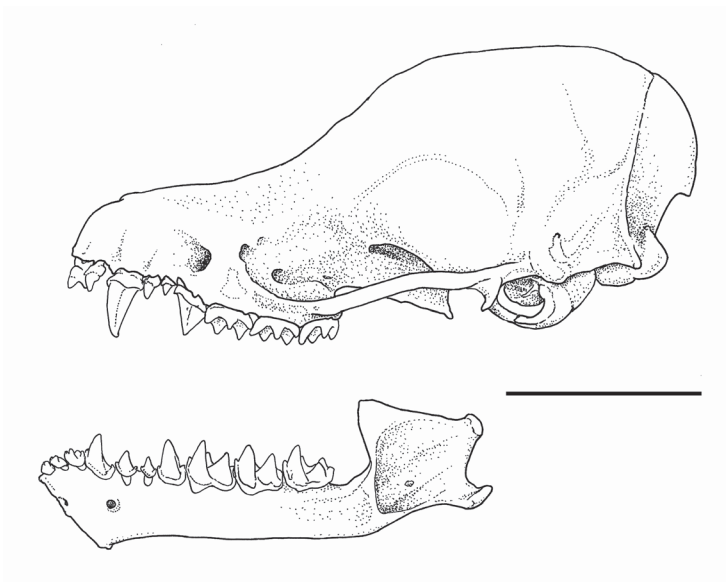


Рис. 17. Череп и нижняя челюсть длиннопалой ночницы. Шкала 5 мм

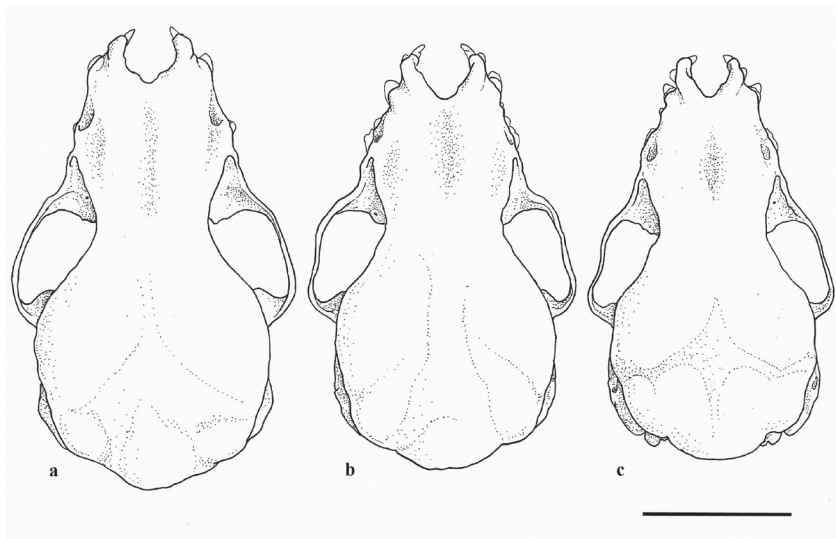


Рис. 18. Черепа длиннопалой (а), восточной (b) и сибирской (с) ночниц. Шкала 5 мм

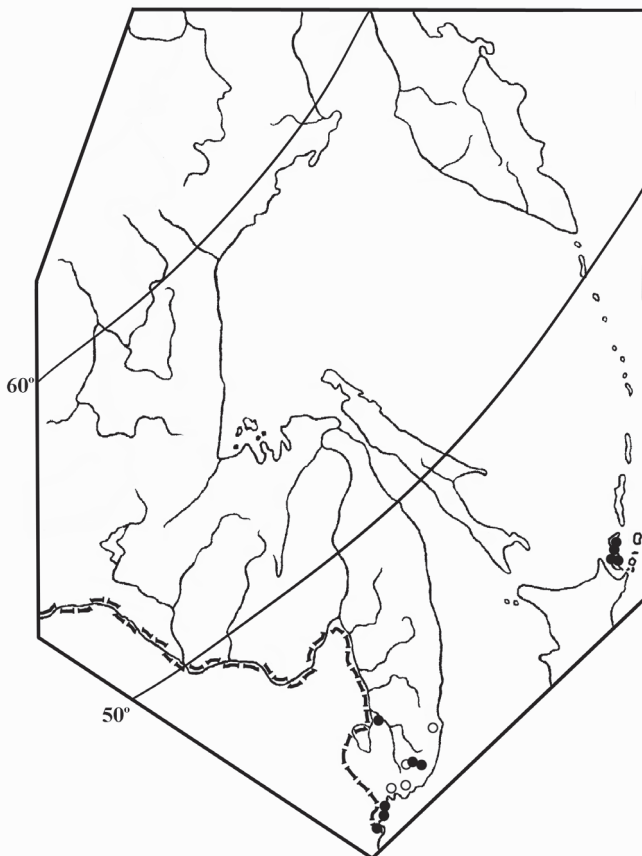


Рис. 19. Места находок *Myotis macrodactylus*.
Светлые кружки — зимние места находок, темные — летние

Гребни выражены слабо. Размеры черепа (в мм): наибольшая длина черепа — 14,8–15,9 (15,4) мм, кондилобазальная длина черепа — 14,0–14,9 (14,4) мм, длина верхнего ряда зубов — 5,4–5,9 (5,7) мм. Второй верхний переднекоренной зуб в 1,5 раза меньше первого и не вытеснен из средней линии зубного ряда. Паараконули на коренных зубах выражены. У части особей выступ на *singulum* P4 отсутствует.

Хромосомный набор: $2n = 44$, FN = 52.

От других видов этого рода, обитающих на Дальнем Востоке России, длиннопалая ночница хорошо отличается местом прикрепления крыловой перепонки.

Распространение. Обитает на юге Приморского края, на о-ве Кунашир, на северо-востоке Китая, в Корее и Японии (рис. 19).

Биология. Основные убежища в летний и зимний периоды — скальные трещины, естественные и искусственные подземные полости. Места охоты связаны с лесной растительностью или водной поверхностью. Часто кормится над водотоками с быстрым течением и прибрежными участками моря на высоте около 20 см над водной поверхностью. Основу питания составляют двукрылые, ручейники и мелкие ночные бабочки. Довольно часто встречаются в желудках фрагменты пауков и гусениц, что свидетельствует о том, что длиннопалые ночницы могут добывать пищу не только в полете, но и собирать ее с субстрата. На кормежку вылетают с наступлением полной темноты.

Это единственный вид из ночниц, обитающих на Дальнем Востоке России, который образует выводковые колонии в подземных полостях. В период размножения скопления этого вида обнаружены в волноприбойных нишах скальных обнажений морского побережья в Хасанском р-не и в искусственной пещере сопки Заозерная. Большинство самок рожают первого детеныша на второй год после рождения. Самки приносят по одному детенышу в конце июня. На зимовках длиннопалая ночница обнаружена в пещерах: Макрушинская, Серафимовская, Спящая Красавица, Змеиная, Приморский Великан, Кабарга, Белый Дворец, Серебряная, а также в искусственной пещере сопки Заозерная в Хасанском районе. Соотношение самцов и самок на зимовках составляет примерно 2:1. Самое крупное скопление длиннопалой ночницы на зимовке зарегистрировано в пещере Приморский Вели-

кан — около 60 особей. В остальных пещерах зимуют не более 10–20 особей.

Вид внесен в Красные книги Приморского края и Сахалинской области.

Изменчивость и подвиды. Изменчивость проявляется в размерах тела и черепа. Выделяют 3 подвида, 2 из них обитают на Дальнем Востоке России.

M. m. continentalis Тиунов, 1997. Обитает в Южном Приморье. Предплечье длиннее, а череп меньше, чем у других подвидов.

M. m. insularis Тиунов, 1997. Обитает на о-ве Кунашир (и, вероятно, на Хоккайдо, что требует проверки). От номинативной формы отличается большими размерами черепа. От материковой формы — большими продольными размерами черепа и меньшей длиной предплечья.

Основная литература. Охотина, Федоров, 1978; Тиунов, 1984, 1997; Yoshiyuki, 1989.

***Myotis bombinus* Thomas, 1905 — Ночница амурская (Far Eastern myotis)**

Тип. *Myotis nattereri bombinus* Thomas, 1905; Proceedings of the Zoological Society of London, 2:337. Типовой экземпляр хранится в Британском музее В. М. N 6.1.4.14 (оригинальный номер — 487) собран 30 апреля 1905 г. М. Р. Anderson. Типовое местонахождение: Тано, Миядзаки, о. Кюсю, Япония.

Синонимы: *amurensis* Ognev, 1927.

Другие названия. Дальневосточная ночница.

Характеристика. Летучая мышь средних размеров. Масса — 4,4–8,4 (6,3) г, длина тела — 40,0–50,2 (46,0), длина предплечья — 36,4–41,2 (39,2) мм. Окраска меха сверху — темно-коричневая, низ тела — палево-белесый с желтоватым

налетом, резко контрастирует с окраской верхней части тела. Ухо относительно длинное, светлое, вытянутое вперед вдоль головы, вершиной выступает на 3–5 мм за конец носа. Козелок длинный (более половины длины ушной раковины), суживается и заострен к вершине. Ухо короткое, вытянутое вперед, не выдается за кончик носа. Крыловая перепонка прикрепляется к задней конечности у основания внешнего пальца. Край межбедренной перепонки между концами шпор и хвостом покрыт двумя рядами жестких щетинок (рис. 10). Эпиблемы нет. Длина ступни менее половины длины голени.

Череп (рис. 20) в лобно-носовом отделе круто изогнут. Мозговая капсула — высокая и округлая, гребни не развиты. Размеры черепа (в мм): наибольшая длина черепа — 14,7–16,2 (15,4), кондиллобазальная длина черепа — 13,7–15,1 (14,4). Второй верхний переднекоренной зуб по высоте не менее половины первого переднекоренного. Параконулей на верхних коренных зубах и выступа на *singulum* P4 нет. Длина верхнего ряда зубов — 5,4–5,9 (5,7) мм, длина нижнего ряда зубов — 5,6–6,2 (6,0) мм, длина нижней челюсти — 10,3–11,7 (11,2) мм.

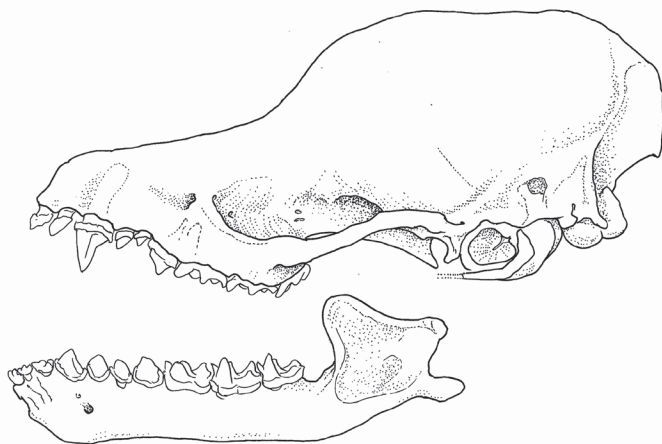


Рис. 20. Череп и нижняя челюсть амурской ночницы. Шкала 5 мм

Хромосомный набор: $2n = 44$. FN = 50 (Япония).

Основное отличие от других видов ночниц — характерно утолщенный край хвостовой перепонки со щетинками.

Распространение. Восточноазиатский вид. Распространен от восточной оконечности Восточного Саяна к востоку до побережья Японского моря. К северу до долины реки Иркут, в Забайкалье до 55-й параллели, на Дальнем Востоке до 53-й. К югу до Маньчжурии и Южной Кореи. Острова: Хоккайдо, Хонсю, Кюсю, Сахалин (рис. 21).

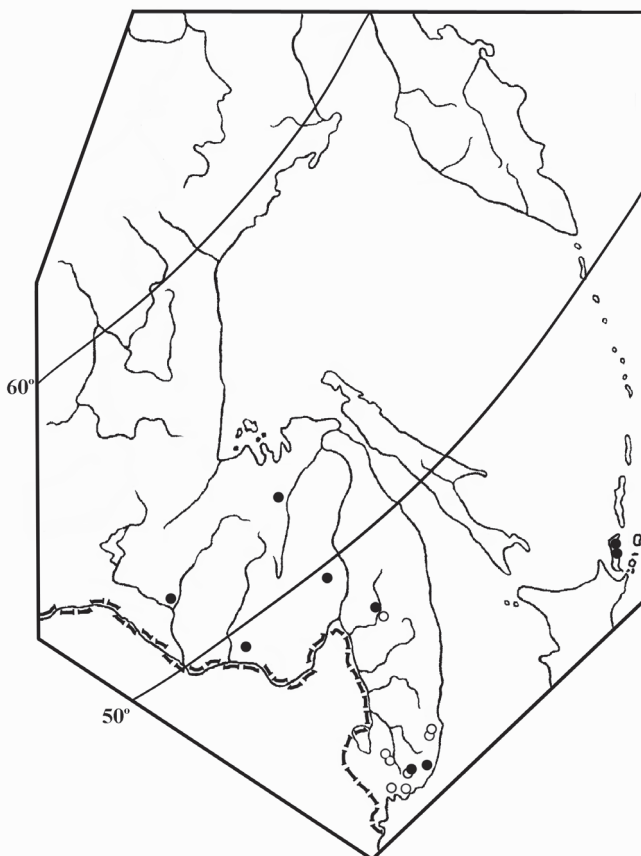


Рис. 21. Места находок *Myotis bombinus*.

Светлые кружки — зимние места находок, темные — летние

Биология. Основные встречи амурской ночницы связаны с широколиственными и смешанными лесами. Это единственный вид среди ночниц Дальнего Востока, охотничьи участки которого не имеют тесной связи с водной поверхностью. Охотится, низко летая над растительностью нижних ярусов леса. Зимует в пещерах. В летний период пещеры как место для дневки используются только самцами. В выводке обычно один детеныш.

На кормежку вылетают в полной темноте. Могут собирать пищу с земли. Основную роль в питании играют бабочки, жуки и двукрылые. Среди пищевых остатков часто встречаются фрагменты пауков и гусениц.

Изменчивость и подвиды. Изменчивость проявляется в длине уха, пропорциях черепа и в соотношении размеров малых нижних предкоренных. Выделяют 2 подвида. На Дальнем Востоке обитает один из них.

M. b. amurensis Ognev, 1927. Распространен в юго-восточной Сибири восточнее Восточного Саяна и на Дальнем Востоке России. К северу до границы ареала вида.

Основная литература. Тиунов, 1984, 1997; Тиунов, Селезнева, 2005; Кожурина, 2009.

Myotis sibiricus (Kastschenko, 1905) —

Ночница сибирская (Siberian bat)

Тип. *Vespertilio mystacinus sibiricus* Kastschenko, 1905; Обзор млекопитающих Западной Сибири и Туркестана: 25. Типовой экземпляр не известен. Местонахождение типа: Россия, Томск.

Синонимы: *gracilis* Ognev, 1927.

Характеристика. Выделена из вида *Myotis brandtii* (Kruskor et al, 2012). Летучая мышь средних размеров. Масса — 4,5–12,0 (6,0) г, длина предплечья — 32,3–38,0 (36,0) мм.

Окраска меха сверху — темно-бурая; снизу — грязно-серого цвета. Голые участки кожи по бокам морды мало заметны из-за темной окраски и пучков волос, растущих над верхней губой позади носа. Ухо, вытянутое вперед вдоль головы, на 1–3 мм выдается вперед за кончик носа. Козелок длинный (обычно превышает половину длины ушной раковины), заостренный, равномерно сужающийся к вершине. Половой орган самцов довольно крупный, расширенный в концевой части (рис. 12, б). Крыловая перепонка прикрепляется к задней конечности у основания внешнего пальца. Эпиблемы нет. Длина ступни — около половины длины голени.

Череп (рис. 22) удлинненный с уплощенной мозговой капсулой и пологим подъемом в области лба. Сагиттальный гребень низкий. Ламбдовидный гребень хорошо выражен только на боковых краях черепа. Размеры черепа (в мм): наибольшая длина черепа — 13,0–14,7 (14,0) мм, кондиллобазальная длина черепа — 12,4–14,0 (13,4) мм, длина верхнего ряда зубов — 4,8–5,4 (5,1) мм, длина нижнего ряда зубов — 5,0–5,7 (5,4) мм. Второй малый верхний переднекоренной зуб (P^3) по высоте составляет около 0,75 от первого (P^2) и иногда вытеснен из

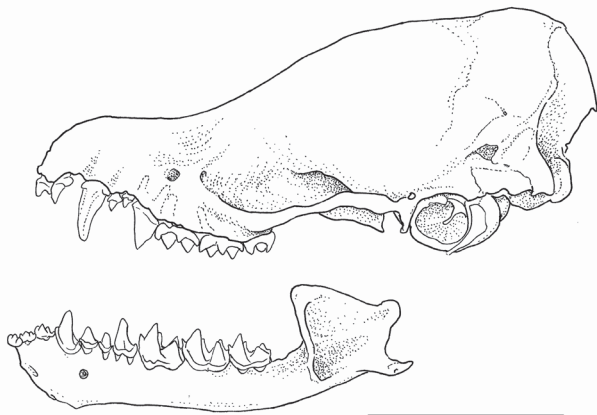


Рис. 22. Череп и нижняя челюсть сибирской ночницы. Шкала 5 мм

средней линии зубного ряда. Выступ на *singulum* P⁴ и парако- нули на верхних коренных зубах хорошо выражены (рис. 13).

Хромосомный набор $2n = 44$. Число хромосомных плеч — 50.

Распространение. Таежные, смешанные и лиственные леса умеренной зоны северной Азии к востоку от Оби, Алтая и Средней Сибири до Приморья и Кореи. На Дальнем Востоке встречается на севере Хабаровского края, по Охотскому побережью до юга Магаданской области и Камчатки. На Сахалине, Итурупе, Кунашире и Шикотане (рис. 23).

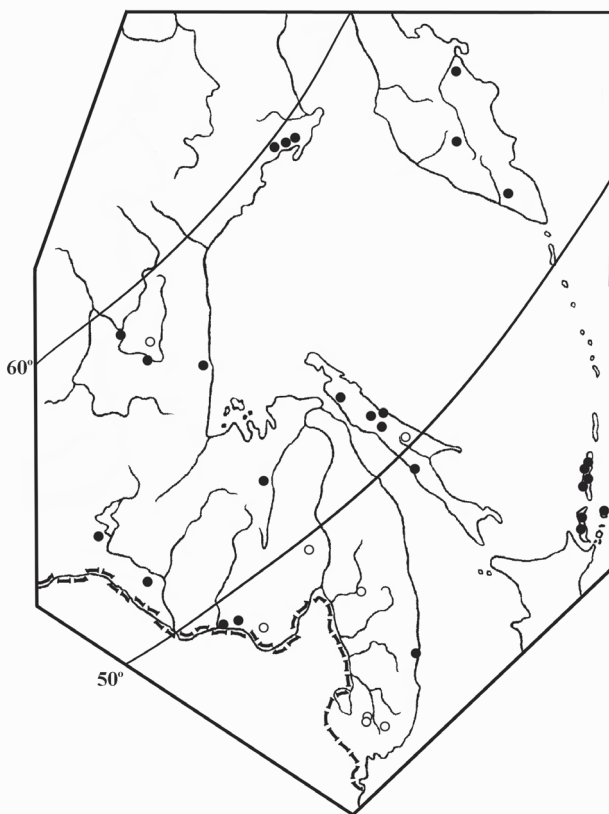


Рис. 23. Места находок *Myotis sibiricus*.

Светлые кружки — зимние места находок, темные — летние

Биология. Ночница сибирская повсеместно связана с лесами и широко распространена в таежной зоне. Охотится она обычно на полянах, просеках и над водой. На охоту вылетают сразу после захода солнца. В летний период поселяется в дуплах и трещинах деревьев, в постройках человека. В середине лета самки приносят одного детеныша. Зимует в пещерах.

Ночница сибирская (как ночница Брандта) занесена в Красные книги Севера Дальнего Востока России и Приморского края как редкий вид, находящийся на северном пределе ареала.

Изменчивость и подвиды. Молодые особи первого года рождения по сравнению со взрослыми имеют более темную окраску. Изменчивость проявляется в пропорциях черепа и деталях строения зубов. Географическая изменчивость как следует не описана и требует изучения. Особи с юга Дальнего Востока (и, вероятно, с Хоккайдо) в среднем мельче, чем из остальной части ареала, и были описаны как самостоятельная форма *gracilis* Ognev, 1927 (ранее рассматривалась как подвид *M. brandtii* или самостоятельный вид).

Основная литература. Тиунов, 1984, 1997; Дарман, 1990; Наземные (2005), Кожурина, 2009.

Myotis ikonnikovi Ognev, 1912 — Ночница Иконникова (*Ikonnikov's Myotis*)

Тип. *Myotis ikonnikovi* Ognev, 1912; Ежегодник Зоологического музея Императорской Академии наук, 16, вып. 4 (за 1911): 477, рис. 1. Евсеевка, Дальнереченский («Иманский») р-н, Приморский край. Типовой экземпляр хранится в Зоологическом музее МГУ № 96372 (= № 1), собран Ф. Иконниковым 2 июня 1910 г.

Синонимы: *fujiensis* Imaizumi, 1954; *hosonoi* Imaizumi, 1954; *ozensis* Imaizumi, 1954; *yesoensis* Imaizumi, 1954.

Другие названия: ночница малая.

Характеристика. Одна из самых мелких летучих мышей Дальнего Востока. Масса — 2,7–6,8 (4,8) г, длина тела — 37,2–42,4 (40,0), длина предплечья — 29,9–33,2 (31,4) мм. Окраска верхней стороны тела — темно-бурая с золотистым оттенком. Нижняя сторона тела — серая, с желтовато-коричневым оттенком. Вся морда покрыта волосами. Ухо короткое, сужающееся к концу, с небольшой вырезкой на заднем крае. Крыловая перепонка прикреплена к задней конечности у ос-

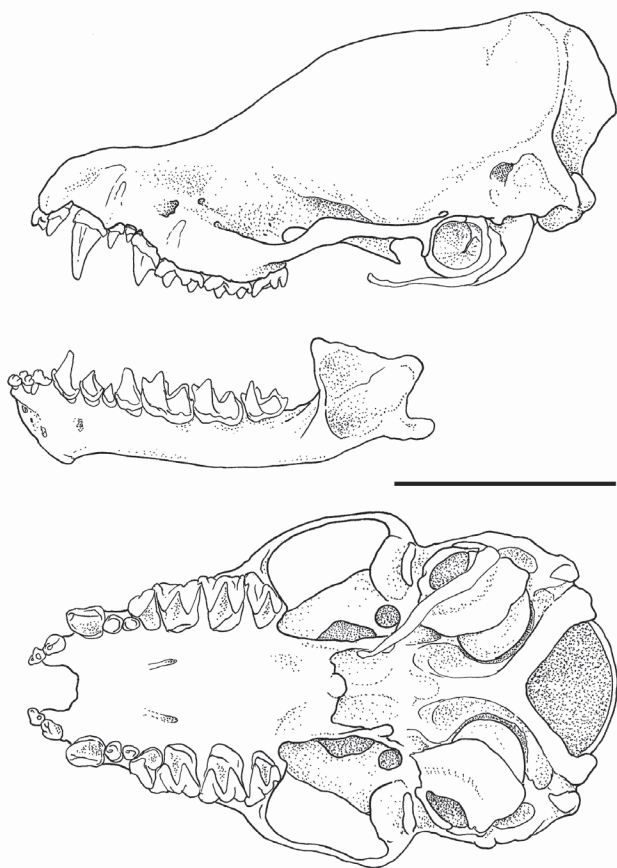


Рис. 24. Череп (сбоку и снизу) и нижняя челюсть ночницы Иконникова. Шкала 5 мм

нования внешнего пальца. Длина ступни — меньше половины длины голени. Вдоль основания шпоры обычно тянется узкая эпиблема. Половой орган самцов тонкий, почти одинаковой толщины на всем протяжении (рис. 12, а).

Череп (рис. 24) мелкий и узкий с пологим изгибом в лобно-носовом отделе. У старых особей развит ламбдовидный гребень. Размеры черепа (в мм): наибольшая длина черепа — 12,5–13,9 (13,1), кондилобазальная длина черепа — 11,8–13,0 (12,4). Второй малый переднекоренной на верхней челюсти в 1,5 раза мельче первого и не вытеснен внутрь от средней линии зубного ряда. Выступ на *singulum* P⁴ не выражен, параконулей на верхних коренных зубах нет (рис. 13, b). Длина верхнего ряда зубов — 4,4–5,2 (4,7) мм, длина нижнего ряда зубов — 4,4–5,4 (5,0) мм, длина нижней челюсти — 8,6–10,3 (9,4) мм.

Хромосомный набор: $2n = 44$. Число хромосомных плеч варьирует от 50 (Приморье) до 52 (Япония).

От сходного морфологически вида *M. sibiricus* хорошо отличается характером жилкования межбедренной перепонки между хвостом и голени (рис. 25) и строением зубов.

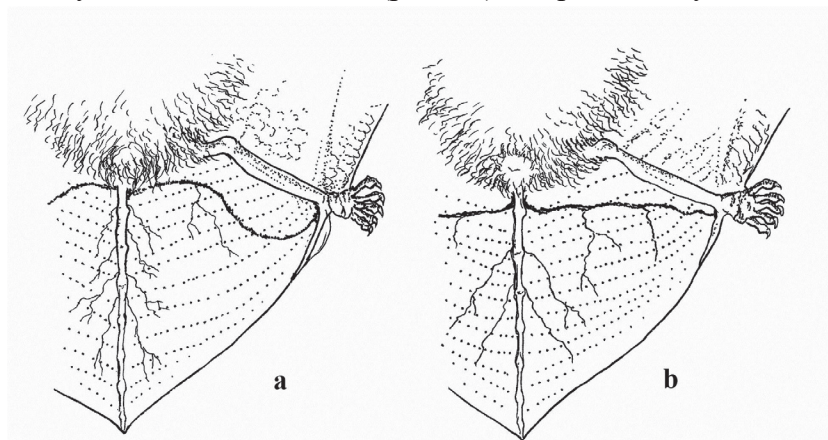


Рис. 25. Жилкование мембраны хвоста у сибирской ночницы (а) и ночницы Иконникова (b)

Распространение. Обитает в горно-таежных лесах северо-восточной Азии. От Алтая и предгорий Салаирского кряжа к востоку до тихоокеанского побережья. К северу в Средней Сибири до 58-й параллели, в Прибайкалье — до 55-й, в Якутии — до 61-й, в Хабаровском крае — до 59-й. К югу до южного Алтая, Тывы, Забайкалья, долины реки Шилка, северо-восточной Монголии, Маньчжурии, Северной Кореи, юга Приморского края. Острова: Русский, Сахалин, Кунашир, Хоккайдо, северная часть Хонсю (рис. 26).

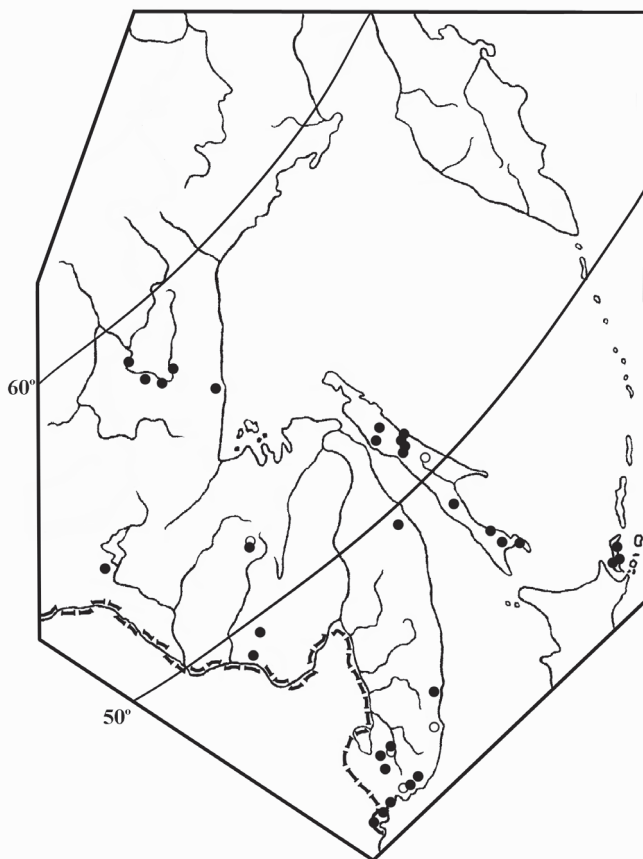


Рис. 26. Места находок *Myotis ikonnikovi*.
Светлые кружки — зимние места находок, темные — летние

Биология. Большинство находок этого вида связано с таежными местообитаниями. Одиночные особи встречаются в трещинах скал, под корой деревьев, за обшивкой старых зданий. Охотятся в основном на пограничных участках лесной растительности и открытого пространства: на полянах, опушках, просеках, над поверхностью воды и в припойменных зарослях. На охоту вылетают после захода солнца. В ранневесеннее время иногда охотятся в середине дня. Несколько выводковых колоний самок, численностью от 20 до 30 особей, обнаружены на о. Русский. Все находки были сделаны на темных, непродуваемых чердаках старых зданий, крытых листовым железом. На тех же чердаках находились 2–3 самца, сидевших поодиночке, отдельно от основной массы самок. При беспокойстве человеком самки вместе с детенышами перелетали в другое убежище. Известно также нахождение выводковой колонии в дупле дерева на высоте 4–5 м. При повторном осмотре через несколько дней зверьки располагались на этом же дереве под отставшей корой на высоте 1,5 м. Первые новорожденные появляются в середине июля. Самки приносят по одному детенышу. В зимнее время в Приморском крае одиночные экземпляры встречаются на зимовках в пещерах.

Вид внесен в Красные книги Приморского края, Еврейской автономной и Сахалинской областей.

Изменчивость и подвиды. Подвиды не выделены.

Основная литература. Тиунов, 1984, 1992а, 1997; Ботвинкин, 2002; Кожурина, 2009; Казаков и др., 2017; Кадетова, Мельникова, 2018.

Myotis longicaudatus Ognev, 1927 —

Ночница длиннохвостая (Long-tailed Myotis)

Тип. *Myotis longicaudatus* Ognev, 1927. Journal of Mammalogy, 8: 145. Типовое местонахождение: Владивосток. Типовой экземпляр S-4157 в коллекции Зоологического музея МГУ, добыт В.И. Исаевым в июне 1891 года.

Характеристика. Летучая мышь средних размеров. Масса — 4,8–7,9 (6,2) г, длина тела — 44,0–49,0 (46,5), длина предплечья — 37,3–39,5 (38,1) мм. Окраска меха варьирует в зависимости от возраста. У молодых окраска волос на спинной и брюшной поверхности темная серовато-коричневого цвета; у взрослых на спинной поверхности волосы темно-коричневые с более темной основой, на брюшной поверхности — кончики волос бежевого цвета.

Передняя часть морды характерно утолщена за счет сильно развитых носовых желез. Ухо широкое и короткое, вытянутое вперед, не выдается за кончик носа. Заостренный козелок составляет около 56% от длины уха. Крыловая перепонка прикрепляется к задней конечности у основания внешнего пальца (рис. 11, с). В основании шпоры развита небольшая эпиблема с поперечной перегородкой. Длина ступни меньше половины длины голени. Длина голени, в отличие от других ночниц, равна или превышает длину половины предплечья. Длина хвоста превышает длину тела или равна ей.

Череп (рис. 27) широкий и укороченный в лицевой части. Лобно-носовой изгиб верхней линии профиля хорошо выра-

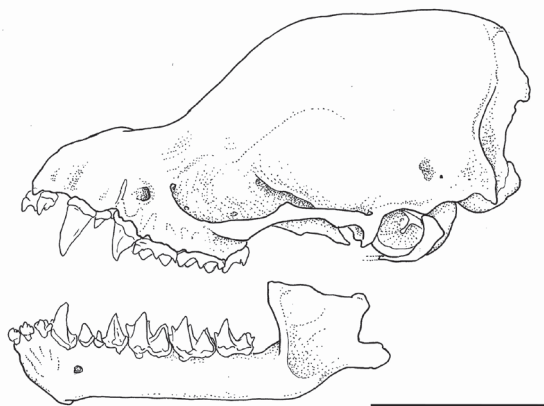


Рис. 27. Череп и нижняя челюсть длиннохвостой ночницы. Шкала 5 мм

жен. Межглазничный промежуток превышает или равен расстоянию между наружными гранями верхних клыков.

Размеры черепа (в мм): наибольшая длина черепа — 13,3–14,3 (13,9), кондилобазальная длина черепа — 12,7–14,0 (13,4). Второй малый предкоренной зуб верхней челюсти в 3–4 раза мельче первого предкоренного и вытеснен внутрь из зубного ряда, довольно часто он отсутствует. На верхних коренных зубах параконули обычно развиты, но у отдельных особей могут отсутствовать. Длина верхнего ряда зубов — 4,0–5,3 (5,1) мм, длина нижнего ряда зубов — 5,2–5,5 (5,3) мм, длина нижней челюсти — 10,0–10,9 (10,5) мм.

Хромосомный набор: $2n = 44$. Число хромосомных плеч — 52 (Япония).

От других видов этого рода, обитающих на Дальнем Востоке России, длиннохвостая ночница отличается соотношением голени и предплечья, относительно длинным хвостом и очень мелким и вытесненным внутрь из зубного ряда вторым малым предкоренным зубом верхней челюсти.

Распространение. Восточноазиатский вид. Обитает на северо-востоке Китая, в Японии (на северной половине о. Хонсю и на о. Хоккайдо), на Корейском полуострове, в северной Монголии. На территории России известно два основных места распространения — юг Дальнего Востока (включая о. Сахалин) и горы юга Сибири от Алтая и Салаирского кряжа до Байкала (рис. 28).

Биология. Большая часть находок длиннохвостой ночницы приходится на смешанные леса. В летний период отдельные особи этих ночниц отлавливались на чердаках старых зданий. В зимний период обнаружены в ряде подземных карстовых полостей Приморского края, в искусственных подземных сооружениях в окр. г. Владивосток.

На кормежку вылетают в полной темноте и охотятся над водной поверхностью на высоте 1–2 м. Самки приносят

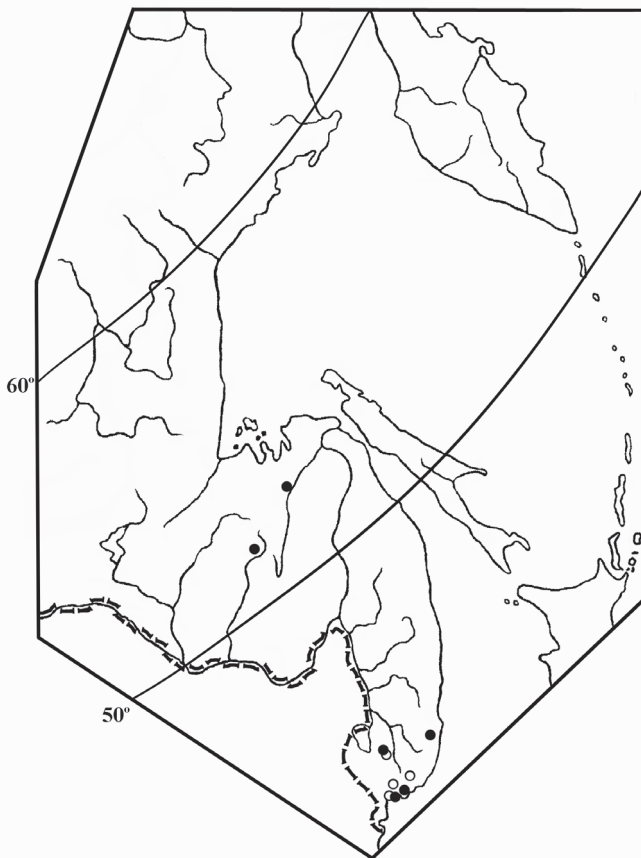


Рис. 28. Места находок *Myotis longicaudatus*.

Светлые кружки — зимние места находок, темные — летние

одного детеныша. На Дальнем Востоке России это очень редкий вид, находящийся на северном пределе своего ареала.

Длиннохвостая ночница занесена в Красные книги Приморского края и Сахалинской области.

Изменчивость и подвиды. Изменчивость проявляется в относительной длине уха и хвоста, в характере распределения волос на межбедренной перепонке, пропорциях черепа, деталях строения зубов. Выделяют 3 подвида, на Дальнем

Востоке обитает номинативный подвид *M. l. longicaudatus*. Уши короче, хвост длиннее, лобно-носовой изгиб черепа круче, чем у сибирской расы *eniseensis*. До недавнего времени этот вид рассматривали в составе *M. frater* G. Allen, 1923, населяющего юго-восток Китая и Тайвань.

Основная литература. Тиунов, 1984, 1997; Тиунов, Селезнева, 2005; Кожурина, 2009.

Подсемейство Vespertilioninae Gray, 1821 — Кожановые (Common bats)

Таксономически сложная группа, состоит из типичных представителей семейства. Включает 37 родов и около 180 видов. В фауне России Vespertilioninae представлено 27 видами, относящимися к 8–9 родам. На Дальнем Востоке России обитает 7 видов из 6 родов.

Таблица для определения родов подсемейства Vespertilioninae

А. По наружным признакам

1 (4). Большие ушные раковины очень близко расположены друг к другу и почти соприкасаются своими внутренними краями. Ноздри направлены вверх 2

2 (3). Длина уха значительно превышает половину длины предплечья *Plecotus* — Ушаны

3 (2). Длина уха менее половины длины предплечья
..... *Barbastella* — Широкоушки

4 (1). Ушные раковины разделены между собой почти всей шириной головы. Ноздри направлены вперед и в стороны 5

5 (6). Метакarpальная кость третьего пальца на 8–12 мм длиннее метакarpальной кости пятого пальца. Волосы густо покрывают подмышечную часть крыловой перепонки и тянутся редкой полосой вдоль предплечья. Козелок расширенный в верхней части в форма гриба (рис. 29).....

..... *Nyctalus* — Вечерницы

Возможен залет японской вечерницы *Nyctalus aviator*. Вид широко распространен на сопредельных территориях Китая и Кореи, в Японии. По неподтвержденным литературным данным, этот вид наблюдали в Амурской области и в Приморье.

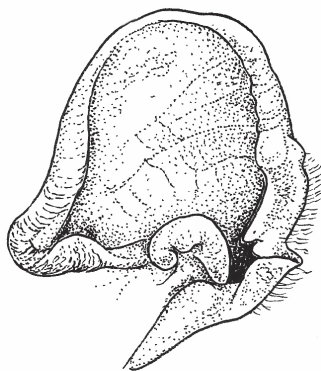


Рис. 29. Ухо восточной вечерницы

6 (5). Метакarpальная кость третьего пальца равна метакarpальной кости пятого пальца или длиннее ее не более чем на 1–4 мм. Крыловая перепонка лишена волос. Козелок расширенный в верхней части, но не в форма гриба (рис. 30)..... 7

7 (8). Козелок расширен в предвершинной части. Ширина уха больше, чем его длина..... *Vespertilio* — Двухцветные кожаны

8 (7). Козелок расширен в средней части. Ширина уха меньше, чем его длина..... 9

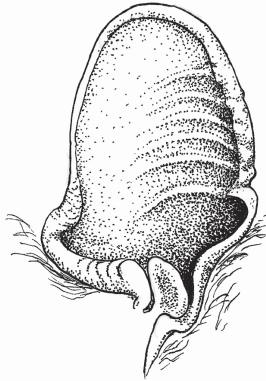


Рис. 30. Ухо северного кожанка

9 (10). Половой орган самцов изогнут под прямым углом в первой трети (рис. 31, а).....

..... *Hypsugo* — Кожановидные нетопыри

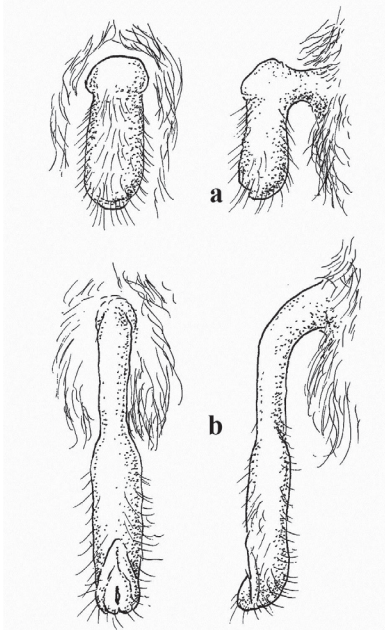


Рис. 31. Половые органы самцов (penis) у алашанского (а) и восточного (b) нетопырей

10 (9). Половой орган самцов без прямоугольного перегиба в первой трети11

11 (12). Эпиблема хорошо развита и имеет поперечную перегородку (рис. 11, d). Длина предплечья — не более 35 мм*Pipistrellus* — **Нетопыри**

12 (11). Эпиблема развита слабо и не имеет поперечной перегородки. Длина предплечья — более 35 мм*Eptesicus* — **Кожаны**

Б. По черепу

1 (10). Малый переднекоренной зуб в верхней челюсти (P_2) имеется.....2

2 (5). Скуловая ширина равна или меньше ширины черепа в слуховой области 3

3 (4). С каждой стороны нижней челюсти — по два малых переднекоренных зуба (P_2 и P_3).....*Plecotus* — **Ушаны**

4 (3). С каждой стороны нижней челюсти — по одному малому переднекоренному зубу (P_2).....*Barbastella* — **Широкоушки**

5 (2). Скуловая ширина больше ширины черепа в слуховой области 6

6 (7). Кондилобазальная длина черепа более 15 мм, длина верхнего зубного ряда более 5,5 мм*Nyctalus* — **Вечерницы**

Возможен залет восточной вечерницы *Nyctalus aviator*. Вид широко распространен на сопредельных территориях

Китая и Кореи, в Японии. По неподтвержденным литературным данным, этот вид наблюдали в Амурской области и в Приморье.

7 (6). Кондилобазальная длина черепа — менее 15 мм, длина верхнего зубного ряда — менее 5,5 мм 8

8 (9). Основания клыка и большого переднекоренного (P^4) в верхней челюсти всегда сомкнуты. Малый переднекоренной очень мал и не виден при рассматривании черепа сбоку. Нижние коренные зубы миотодонтного типа (рис. 32, b)
 *Hypsugo* — Кожановидные нетопыри

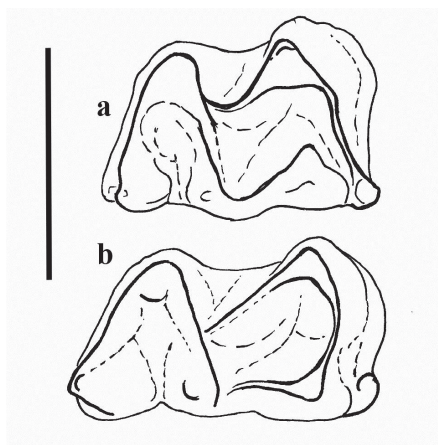


Рис. 32. Примеры никталодонтного (*Pipistrellus abramus*, a) и миотодонтного (*Myotis longicaudatus*, b) строения нижних коренных у гладконосых. В первом случае самая задняя комиссура (на рисунке — справа) присоединяется к гипоконулиду, во втором — к энтокониду, а гипоконулид остается обособлен. Шкала 1 мм

9 (8). Между основаниями клыка и большого переднекоренного обычно есть небольшой промежуток, но даже если он отсутствует, то при рассматривании черепа сбоку всегда

видна часть малого переднекоренного зуба. Нижние коренные зубы никталодонтного типа (рис. 32, а)

..... *Pipistrellus* — **Нетопыри**

10 (1). Малый переднекоренной зуб в верхней челюсти (P²) отсутствует 9

11 (12). Задний край передневерхней вырезки достигает линии, соединяющей передние грани больших переднекоренных зубов (P⁴) (рис. 33, с).....

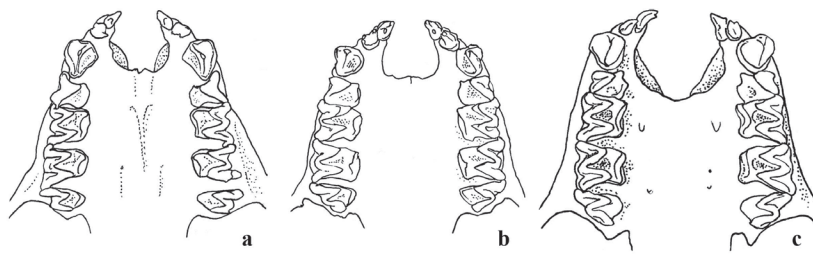


Рис. 33. Небные вырезки у северного кожанка (а), алашанского нетопыря (b) и двухцветного кожана (с). Шкала 5 мм

..... *Vespertilio* — **Двухцветные кожаны**

12 (11). Задний край передневерхней вырезки не достигает линии, соединяющей передние грани больших переднекоренных зубов (P⁴) (рис. 33, а, b)..... 13

13 (14). Ширина мозговой капсулы — не более 7,5 мм, длина верхнего зубного ряда — не более 5,0 мм

..... *Hypsugo* — **Кожановидные нетопыри**

14 (13). Ширина мозговой капсулы — не менее 7,5 мм, длина верхнего зубного ряда — больше 5,0 мм.....

..... *Eptesicus* — **Кожаны**

Род *Plecotus* E. Geoffroy Saint-Hilaire, 1818 —
Ушаны (Long-eared Bats)

Типовой вид. *Vespertilio auritus* Linnaeus, 1758.

Синонимы: *Macrotus* Leach, 1816, nom. nud.

Летучие мыши средних размеров с короткими и широкими крыльями. Хвост на 1–2 мм выступает из межбедренной перепонки, длина его близка к длине тела. Эпиблемы нет. Уши очень длинные, длина их почти равна длине предплечья. Козелок прямой, длинный, сужающийся к вершине. Ноздри открываются на верхней стороне морды, позади них расположены небольшие кожные валики. Глаза, по сравнению с глазами других дальневосточных летучих мышей, крупные. Лобно-носовой изгиб верхней линии профиля черепа не выражен. Скуловые дуги узко расставлены и перегнуты в средней части; скуловая ширина примерно равна ширине черепа в слуховом отделе. Задний край переднезубной вырезки не достигает линии, соединяющей задние грани клыков. Зубная формула: I2/3 C1/1 P2/3 M3/3 = 36.

Распространены от приполярья Европы и Сибири на юг до Канарских островов, северо-восточной Африки, Гималаев, севера Индокитая и о. Тайвань.

В роде, по разным данным, от 7 до 19 видов. В фауне России — 4 вида. На Дальнем Востоке России обитают 2 вида, отличающиеся только в основном по молекулярно-генетическим данным.

Plecotus ognevi Kishida, 1927 —
Ушан Огнева (Ognev's long-eared bat)

Тип. *Plecotus ognevi* Kishida, 1927; Zoological Magazine of Tokio, 39: 418. Типовой экземпляр не известен. Типовое местонахождение: Россия, Сахалин.

Синонимы: *sacrimontis* auct. non G. Allen, 1908; *uenoi* Imaizumi, Yoshiyuki, 1969.

Другие названия: ушан сибирский.

Характеристика. Летучая мышь средних размеров. Масса — 5,5–14,0 (8,2) г, длина тела — 42,0–55,0 (48,8) мм, длина предплечья — 37,0–43,4 (40,1) мм. Окраска меха сверху — светло-коричневая; снизу — палево-серая с желтоватым оттенком. У молодых особей окраска более темная с преобладанием серых тонов. Вздутия позади ноздрей хорошо развиты. Бугорок над глазом обычно крупный, но варьирует в размерах. Коготь первого пальца крыла относительно длинный и изогнутый. Основные признаки вида совпадают с описанием рода.

Крупная мозговая капсула имеет наибольшую высоту в теменном отделе и понижается к затылку (рис. 34). Гребней на черепе нет. Размеры черепа (в мм): наибольшая длина черепа — 16,1–18,1 (17,2), кондилобазальная длина черепа — 15,3–16,5 (15,9). Второй переднекоренной в верхней челюсти хорошо развит и расположен в широком промежутке между клыком и большим переднекоренным (P⁴). В нижней челюсти по два малых переднекоренных. Дли-

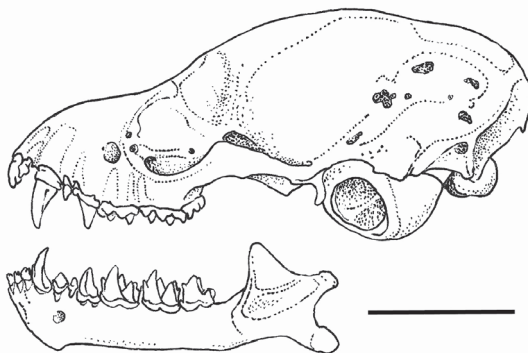


Рис. 34. Череп и нижняя челюсть ушана Огнева. Шкала 5 мм

на верхнего ряда зубов — 5,4–5,9 (5,6) мм, длина нижнего ряда зубов — 5,8–6,3 (6,1) мм, длина нижней челюсти — 10,2–11,6 (11,0) мм.

Хромосомный набор: $2n = 32$. Число хромосомных плеч — 50.

В среднем ушан Огнева несколько крупнее и с более массивным черепом, чем бурый ушан, в состав которого его включали до недавнего времени. Ранее для этого таксона использовали название *sacrimontis*, однако в настоящее время *P. sacrimontis* считается самостоятельным видом, эндемичным для Японии и южных Курильских островов.

Распространение. Вид распространен от Алтая до тихоокеанского побережья. На Дальнем Востоке к северу проникает до юга Магаданской области. К югу — до северо-западного Китая, северной Монголии, Маньчжурии и Кореи. Острова: Шантарские, Сахалин (рис. 35).

Биология. Обитание ушана Огнева связано в основном с лесными биотопами. В летний период на дневках ушаны располагаются в дуплах деревьев, в постройках человека, расположенных недалеко от леса. В этот период это наиболее часто встречаемый вид, однако относительное обилие вида не велико. Вылетает на охоту в густых сумерках. Охотится обычно на небольшой и средней высоте, облетая деревья и кустарники. Питается насекомыми, которых как ловит в воздухе, так и собирает с растительности. Зимует в штольнях, пещерах, скальных трещинах и в постройках. Спаривание перед началом и во время зимней спячки. Роды происходят в июле. В выводке 1 детеныш. Лактация — около полутора месяцев. Зимуют ушаны в подземных полостях и изредка в постройках человека. С мест зимовок в летние убежища ушаны Огнева переселяются в конце апреля — начале мая.

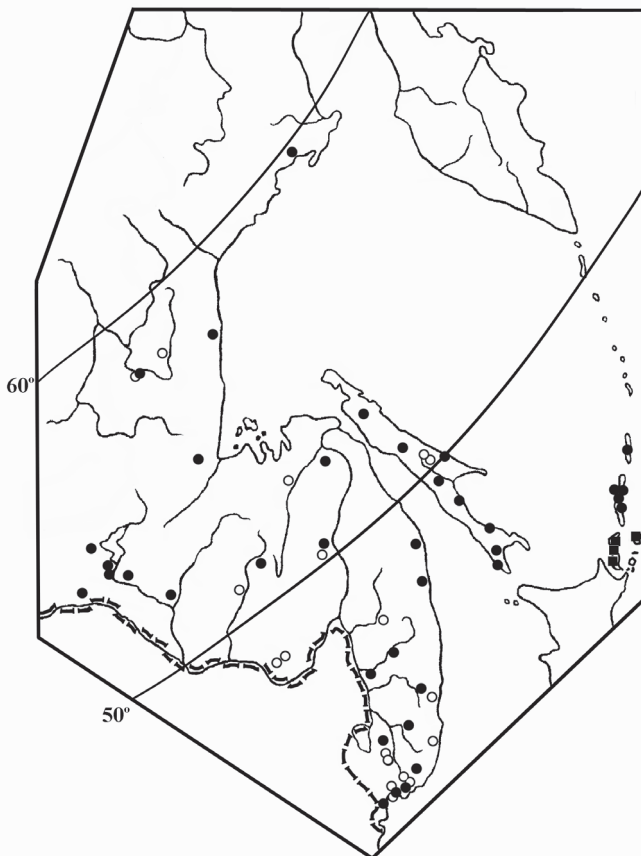


Рис. 35. Места находок *Plecotus ognevi* (светлые кружки — зимние места находок, темные — летние) и *Plecotus sacrimontis* (темные квадраты)

Ушан Огнева включен в Красную книгу Севера Дальнего Востока России как редкий вид, находящийся на северном пределе ареала.

Изменчивость и подвиды. Подвиды не описаны.

Основная литература. Тиунов, 1984, 1997; Андреев и др., 2005; Spitzenberger et al., 2006; Булкина, Крускоп, 2009; Кожурина, 2009.

***Plecotus sacrimontis* G. Allen, 1908 —
Ушан японский (Japanese long-eared bat)**

Тип. *Plecotus sacrimontis* G. Allen, 1908; Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard, 52, 50. Типовой экземпляр № 6932, взрослый самец в спирте, хранится в Сравнительном музее в Кэмбридже, США. Типовое местонахождение: Япония, окр. горы Фудзи.

Характеристика. Летучая мышь средних размеров. Длина тела — 44,0–62,0 (52,2) мм, длина предплечья — 37,7–44,1 (41,6) мм. Основные признаки этого вида совпадают с признаками ушана Огнева.

Наибольшая длина черепа — 15,9–18,0 (17,0) мм, кондилобазальная длина черепа — 14,8–16,7 (15,7) мм, длина верхнего зубного ряда — 5,3–6,1 (5,8) мм, длина нижней челюсти — 10,3–11,5 (11,0) мм.

Хромосомный набор: $2n = 32$. Число хромосомных плеч — 50.

Этот вид очень похож на ушана Огнева; различить их можно только по молекулярно-генетическим данным или многомерной морфометрии черепа.

Распространение. Вид распространен на о-вах Кунашир, Хоккайдо, Хонсю, Сикоку и Кюсю (рис. 35).

Биология. Материнские колонии самок формируются в пещерах и на чердаках зданий с апреля по август. Средняя численность их составляет около 10 особей. В июле самки приносят по одному детенышу.

Изменчивость и подвиды. Подвиды не описаны.

Основная литература. Yoshiyuki, 1989; Тиунов, 1997; Funakoshi et al., 2015.

**Род *Barbastella* Gray, 1821 —
Широкоушки (Barbastelles)**

Типовой вид. *Vespertilio barbastellus* Schreber, 1774. London Medical Repository, 15: 300.

Размеры мелкие. Крылья длинные, заостренные на конце, но широкие в основании. Длина хвоста почти равна длине тела. Вдоль основания шпоры тянется невысокая эпиблема. Широкие ушные раковины, в отличие от таковых у других родов, срastaются у основания и почти соприкасаются своими внутренними краями над головой животного; тыльная сторона ушных раковин покрыта мехом. Широкий в основании козллок сильно вытянут и заострен к вершине. Морда короткая и тупая, участок кожи на лбу от носа до уровня глаз лишен шерсти. Для черепа характерны малые размеры лицевого отдела и большая, округлая мозговая капсула. Сагиттальный гребень не развит. Скуловые дуги тонкие, узко расставленные; скуловая ширина меньше ширины черепа в области слуховых костей. Носовая вырезка широкая, задний край переднебной вырезки достигает линии, соединяющей передние грани больших переднекоренных зубов (P³). Зубная формула: I2/3 C1/1 P2/2 M3/3 = 34.

Передний верхний резец двухвершинный, задний резец значительно уступает по размерам переднему. С каждой стороны верхней челюсти имеется по одному малому переднекоренному зубу (P¹), который очень мал, оттеснен внутрь от средней линии зубного ряда и зажат между основаниями клыка и большого переднекоренного (P³). В роде не менее 4 видов, в фауне России — 3 вида. На Дальнем Востоке России обитает 1 вид.

***Barbastella pacifica* Krusko, Kawai, Tiunov, 2019 —
Широкоушка японская (Japanese barbastelle)**

Тип. *Barbastella pacifica* Krusko, Kawai, Tiunov, 2019. Типовой экземпляр BSI 168-07, взрослый самец, хранится в Зоологическом музее МГУ, Россия.

Синонимы: *leucomelas* auct. non Cretzschmar, 1830; *darjelingensis* auct. non Hodgson, 1855.

Характеристика. Летучая мышь средних размеров. Длина тела — 51,0–61,6 мм, длина предплечья — 39,0–43,0 мм. Окраска меха сверху — черно-коричневая, кончики волос золотисто-оливковые; снизу — палево-коричневая. Основные признаки вида совпадают с описанием рода.

Размеры черепа (рис. 36): наибольшая длина черепа — 14,4–15,5 мм, кондилобазальная длина черепа — 13,65–14,45 (14,3) мм. Длина верхнего ряда зубов — 4,6–5,0 мм, длина нижней челюсти — 8,8–9,8 мм.

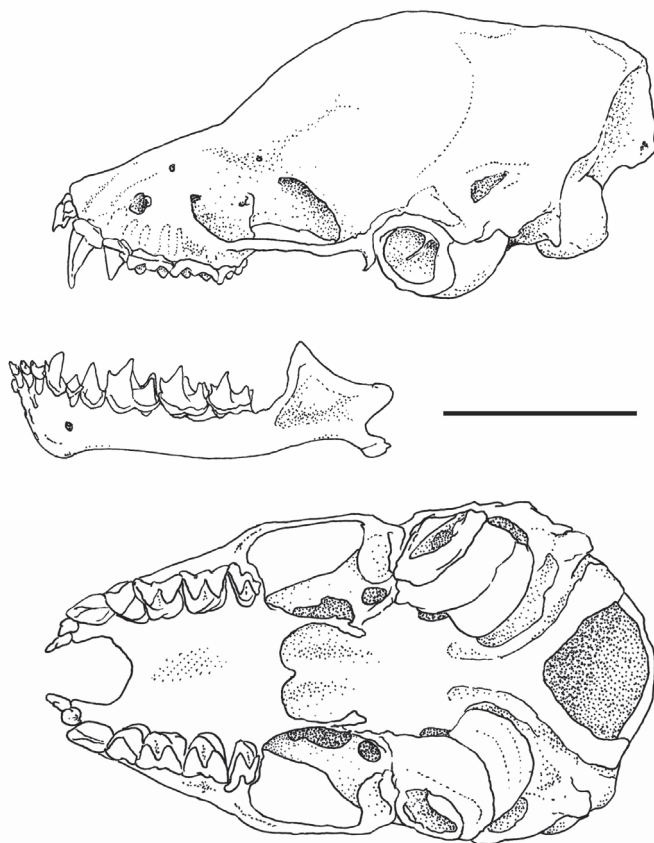


Рис. 36. Череп и нижняя челюсть японской широкоушки. Шкала 5 мм

Хромосомный набор: $2n = 32$. Число хромосомных плеч — 50.

До недавнего времени всех широкоушек, населяющих Азию от Закавказья до Японии и севера Индокитая, рассматривали как один вид — *B. darjelingensis* (даже без выделения подвидов). Видовой статус японской широкоушки обоснован морфологическими и генетическими данными.

Распространение. Островной эндемик, распространен на островах Хонсю, Сикоку и Хоккайдо. На Дальнем Востоке России обнаружен только на о. Кунашир.

Биология. Биология почти не изучена. В Японии материнские колонии находили в пещерах, тоннелях и скальных трещинах.

Изменчивость и подвиды. Подвиды не описаны.

Основная литература. Селезнева, Тиунов, 2007; Fukui, 2009; Kruskop et al., 2019.

Род *Pipistrellus* Kaup, 1829 — Нетопыри (Pipistrelles)

Типовой вид. *Vespertilio pipistrellus* Schreber, 1774. Skizzirte Entwicklungsgeschichte und natürliches System der europäischen Thierwelt, 1: 98.

Размеры мелкие. Крылья неширокие, заостренные на конце. Крыловая перепонка прикрепляется к задней конечности у основания внешнего пальца. У основания шпоры имеется хорошо развитая эпиблема, снабженная поперечной перегородкой. Хвост выступает из межбедренной перепонки на 1–2 мм. Уши относительно короткие, суженные к вершине. Козелок наиболее широк в средней части, внутренний край его вогнутый, наружный — выпуклый, а вершина заметно отклонена вперед.

Лобно-носовой изгиб верхней линии профиля черепа не выражен. Носовая вырезка глубокая, задний край перед-

ненебной вырезки достигает линии, соединяющей задние грани клыков. Зубная формула: I2/3 C1/1 P2/2 M3/3 = 34.

Верхние резцы у большинства особей одинаковой высоты. Малый переднекоренной зуб в верхней челюсти (P²) слабо развит и вытеснен внутрь из зубного ряда. Последний верхний заднекоренной (M³) не сплюснен в переднезаднем направлении и несет на жевательной поверхности три комиссуры. В роде — около 40 видов, в фауне России — 5 видов. На Дальнем Востоке России обитает 1 вид.

***Pipistrellus abramus* (Temminck, 1838) —
Нетопырь восточный (Japanese pipistrelle)**

Тип. *Vespertilio abramus* Temminck, 1838. Monographies de Mammalogie, ou description de quelques genres de Mammiferes, don't espèces ont été observées dans different Musées de l'Europe, 2: 232. Синтип хранится в Центре биоразнообразия Naturalis (Лейден, Нидерланды). Типовое местонахождение: Нагасаки, о. Кюсю, Япония.

Синонимы: *pomiloides* Mell, 1922; *akokomuli* Temminck, 1838; *irretitus* Cantor, 1842; *pumiloides* Tomes, 1857

Характеристика. Летучая мышь мелких размеров. Масса — 2,5–5,5 (4,4) г, длина тела — 45,1–59,6 (49,6) мм, длина предплечья — 30,3–35,5 (33,2) мм. Окраска меха сверху — серовато-коричневая, слегка блестящая; низ светлее. Имеется хорошо развитая эпиблема с поперечной перегородкой. Половой орган самцов очень крупный, 10–12 мм длиной (сопоставим с голенью), сильно изогнут (рис. 31, b); половая косточка (*baculum*) также очень длинная, до 11 мм.

Размеры черепа (рис. 37): кондиллобазальная длина черепа — 11,3–13,2 (12,4) мм, длина верхнего ряда зубов — 4,2–4,9 (4,5) мм, длина нижней челюсти — 8,4–9,6 (9,1) мм. Меж-

ду клыком и большим переднекоренным зубом (P^4) верхней челюсти имеется узкий промежуток. Малый переднекоренной (P^2) вытеснен на внутреннюю сторону зубного ряда и наклонен к задне-внутренней стороне клыка. Диаметр коронки малого переднекоренного (P_2) нижней челюсти незначительно уступает диаметру коронки большого нижнего переднекоренного (P_4).

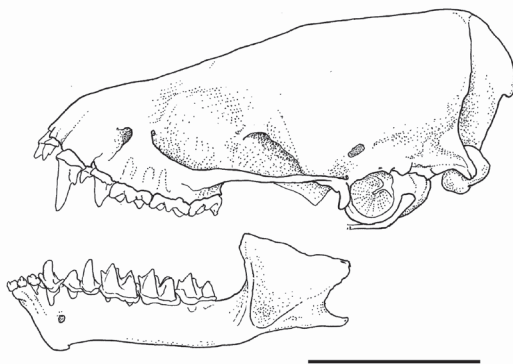


Рис. 37. Череп и нижняя челюсть восточного нетопыря. Шкала 5 мм

Хромосомный набор: $2n = 26$. Число хромосомных плеч — 44 (Япония). В отличие от других видов этого рода, X-хромосома — акроцентрик.

Распространение. Основной ареал этого вид расположен в субтропической восточной Азии: к западу до Юньнани, к северу до северо-восточного Китая и юга Приморского края, к югу до центрального Вьетнама. Острова: Сахалин (находки начала 20-го века), Хонсю, Сикоку, Кюсю, Цусима, Амами, Хоккайдо, Тайвань.

Биология. Населяет сильно нарушенные антропогенные биотопы, в том числе населенные пункты. Убежища — различные постройки. Вылетает на охоту через 10–30 минут после заката. Охотится на мелких летающих насекомых на

средней и большой высоте над пустошами, водоемами, улицами и т. п. Спаривание происходит в октябре. Роды начинаются в начале июля. В выводке обычно 2 детеныша, лактация — около 1 месяца. В конце октября — начале ноября большинство особей уже находятся в спячке. На севере ареала восточные нетопыри зимуют в постройках человека.

Восточный нетопырь занесен в Красную книгу Приморского края как редкий вид, находящийся на северном пределе ареала.

Изменчивость и подвиды. Подвиды не выделены.

Основная литература. Тиунов, 1984, 1997.

Род *Hypsugo Kolenati, 1856* —

Кожановидные нетопыри (Serotine-like pipistrelles)

Типовой вид. *Vespertilio savii* Bonaparte, 1837. Allgemeine Deutsche Naturhist. Zeit., 2: 131.

Размеры мелкие. Конец хвоста выступает из межбедренной перепонки на 3–5 мм. Эпиблема развита слабо и не имеет поперечной перегородки. Половой орган самцов (penis) Г-образно изогнут, на месте перегиба образуется своеобразный колпачок. Общая конфигурация черепа варьирует. Верхняя линия черепа почти прямая, иногда со слабым прогибом в области лба. Зубная формула: I2/3 C1/1 P2-1/1 M3/3 = 34-32.

Задний резец верхней челюсти составляет по высоте более половины переднего резца. Малый переднекоренной (P²) вытеснен на внутреннюю сторону зубного ряда. По высоте он не поднимается выше основания клыка и большого переднекоренного (P⁴) и часто бывает скрыт в тканях мягкого неба. У части особей этот зуб отсутствует. В роде — 18 видов, в фауне России — 2 вида. На Дальнем Востоке России обитает 1 вид.

***Hypsugo alashanicus* (Bobrinskoy, 1926) —
Алашанский нетопырь (*Alashanian pipistrelle*)**

Тип. *Eptesicus alashanicus* Bobrinskoy, 1926; Доклады АН СССР, сер. А: 98. Типовой экземпляр не известен. Типовое местонахождение: Ущелье Хотын-Гол, западный склон Алашанского хребта, Наньшань, Китай.

Синонимы: *velox* Ognev, 1927; *coreensis* Imazumi, 1955.

Характеристика. Летучая мышь мелких размеров. Масса — 6,2–10,9 (8,4) г, длина тела — 46,1–54,3 (50,8) мм, длина предплечья — 34,3–38,4 (36,5) мм. Окраска меха сверху — коричнево-бурая; снизу — буровато-палевая.

Размеры черепа (рис. 38): наибольшая длина черепа — 13,9–14,6 (14,2) мм, кондилобазальная длина черепа — 13,2–14,2 (13,7) мм. Длина верхнего ряда зубов — 4,4–5,0 (4,7) мм, длина нижнего ряда зубов — 4,8–5,3 (5,0) мм, длина нижней челюсти — 9,8–10,9 (10,4) мм.

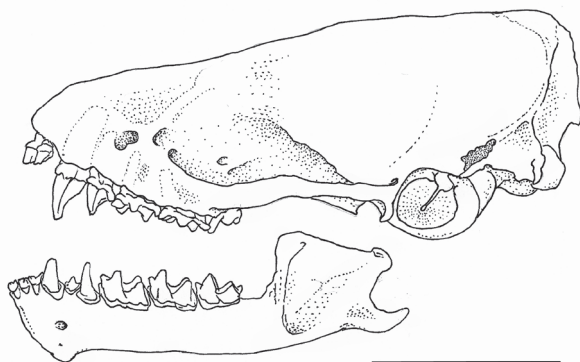


Рис. 38. Череп и нижняя челюсть алашанского нетопыря. Шкала 5 мм

Хромосомный набор: $2n = 44$. Число хромосомных плеч 50 (Приморье, Корея).

Распространение. Центральная и восточная Азия от западной Монголии к востоку до тихоокеанского побережья,

к северу до Монгольского и Гобийского Алтая, среднего течения реки Керулен, северо-восточного Китая, Кореи и Японии (Хоккайдо, север Хонсю), в Приморском крае России до 46-й параллели (рис. 39).

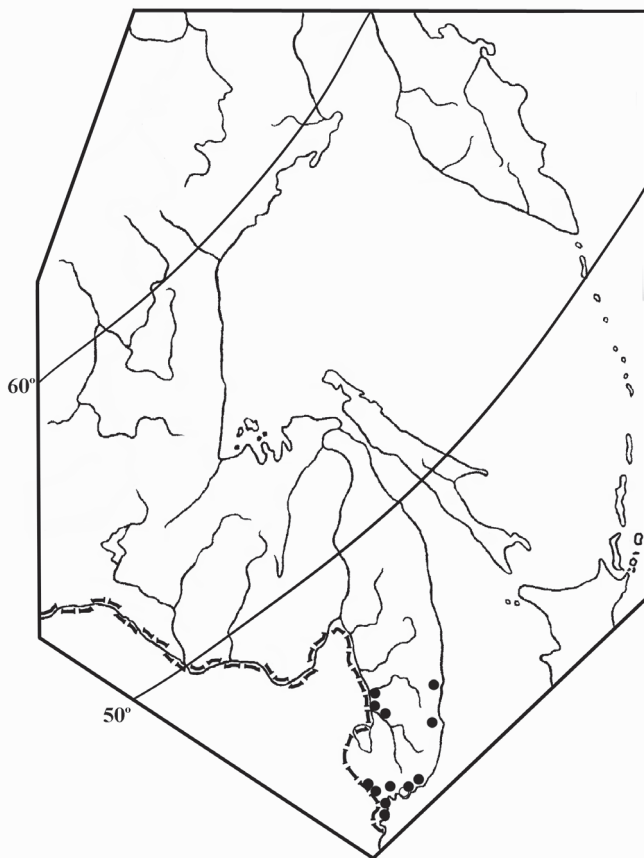


Рис. 39. Места находок *Hysugo alashanicus*.

Светлые кружки — зимние места находок, темные — летние

Биология. На Дальнем Востоке России основные места обитания алашанского нетопыря связаны с постройками человека. В летний период большинство находок представителей этого вида сделано на чердаках старых зданий. Обычно

зверьки располагаются в сопряжениях между стропилами и обрешеткой, а также между шифером и листовым железом около печных труб. Все колонии, обнаруженные в начале лета, состояли из беременных самок численностью от 30 до 100 особей. В составе колонии обычно присутствовали несколько самцов, сидящих поодиночке отдельно от основной колонии.

В местах летних концентраций алашанские нетопыри появляются в начале мая. Первые новорожденные появляются в начале июля. Массовые роды в колониях приходятся на середину июля. Самки приносят по два детеныша. Во всех случаях, когда были зафиксированы роды или отловлены самки с присосавшимися детенышами, самки имели однополых детенышей. Уже через 15 дней после рождения молодые начинают перепархивать с места на место и могут самостоятельно менять места укрытия. К 24–25-му дню развития молодые имеют полностью сформировавшиеся постоянные зубы и хорошо летают.

В период лактации самки вылетают на охоту дважды в сутки. Первый вылет начинается примерно через 20 минут после захода солнца. Через 2 часа летучие мыши возвращаются в убежище. Второй вылет происходит за 1–1,5 часа до рассвета. К рассвету все рукокрылые возвращаются.

На юге Приморья алашанский нетопырь по встречаемости занимает первое место. Средняя численность его колоний составляет около 50 особей. Основные зимовки этого вида находятся в пещерах Северо-Восточного Китая и на севере Корейского полуострова. За 30-летний период наблюдений в пещерах Приморья в зимний период было обнаружено всего 3 особи.

Алашанский нетопырь занесен в Красную книгу Приморского края как редкий вид, находящийся на северном пределе своего ареала.

Изменчивость и подвиды. Изменчивость проявляется в наличии или отсутствии верхнего малого переднекоренного зуба. Подвиды не описаны.

Основная литература. Тиунов, 1984, 1992b, 1997; Кожурина, 2009.

**Род *Eptesicus* Rafinesque, 1820 —
Кожаны (Serotines)**

Типовой вид. *Eptesicus melanops* Rafinesque, 1820 (= *Vespertilio fuscus* Beauvois, 1796).

Размеры средние. Крылья суженные и заостренные на конце. Эпиблема развита слабо и не имеет поперечной перегородки. Хвост выступает из межбедренной перепонки на 4–6 мм. Уши широкие, козелок расширен в средней части, внешний край его — выпуклый, а внутренний — вогнутый.

Череп массивный, мозговая капсула — широкая и уплощенная. Верхняя линия профиля черепа — прямая. Носовая вырезка — небольшая, задний край переднебной вырезки далеко не достигает линии, соединяющей задние грани клыков. Зубная формула: I2/3 C1/1 P1/2 M3/3 = 32.

Задний резец верхней челюсти составляет по высоте более половины крупного переднего резца. Последний верхний заднекоренной зуб (M³) не сжат в переднезаднем направлении, третья комиссура на его жевательной поверхности хорошо развита и не уступает по длине первой комиссуре. В фауне России — 2 вида. На Дальнем Востоке России обитает 1 вид. С сопредельных территорий Китая и Кореи возможен залет *Eptesicus pachyotus*.

Таблица для определения видов рода *Eptesicus*

1 (2). Длина предплечья — менее 47 мм; кондилобазальная длина черепа — менее 16 мм *E. nilssonii*

2 (1). Длина предплечья — более 47 мм; кондилобазальная длина черепа — более 18 мм..... *E. pachyomus*

Вид широко распространен на сопредельной территории Китая (Juste et al., 2013). Костные остатки этого вида были обнаружены в отложениях пещеры Медвежий Клык (Южное Приморье) в слое возрастом около 7 тысяч лет (Тупов, 2016). Возможны залеты или завозы с грузами на территорию юга Дальнего Востока России.

Eptesicus nilssonii (Keyserling et Blasius, 1839) — Кожанок северный (Northern bat)

Тип. *Vespertilio nilssonii* (Keyserling, Blasius, 1839). Wiegmann's Archiv für Naturgeschichte, Berlin, 5(1): 315. Типовой экземпляр не известен. Типовое местонахождение: Швеция.

Синонимы: *parvus* Kishida, 1932.

Характеристика. Летучая мышь средних размеров. Масса тела — от 7,1–12,8 г, длина тела — 50,2–55,7 (53,5) мм, длина предплечья — 37,9–42,0 (39,4) мм. Окраска меха сверху — темно-коричневая с золотистым оттенком. Нижняя сторона тела — грязно-желтоватая или палево-серая.

Размеры черепа (рис. 40): наибольшая длина черепа — 15,1–15,9 (15,6) мм, кондилобазальная длина черепа — 14,6–15,4 (15,1) мм. Длина верхнего ряда зубов — 5,1–5,4 (5,3) мм, длина нижнего ряда зубов — 5,5–5,8 (5,7) мм, длина нижней челюсти — 11,0–11,4 (11,2) мм.

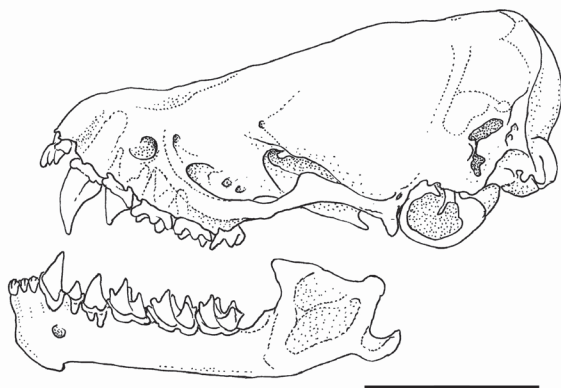


Рис. 40. Череп и нижняя челюсть северного кожанка. Шкала 5 мм

Хромосомный набор: $2n = 50$. Число хромосомных плеч — 50.

Распространение. Север Евразии, на юг до Франции, Швейцарии, Кавказа, Гималаев, Тибета, Монголии, Кореи и Японии, на север почти до границы лесов (рис. 41).

Биология. Северный кожанок — лесной вид, но охотится преимущественно на открытых пространствах — над просеками и полянами, на опушках, над кронами деревьев и водоемами на высоте 2–5 м. Вылетает на охоту сразу после захода солнца. Убежища — деревянные постройки, дупла, скальные трещины. В конце июня на Дальнем Востоке России самки приносят по 2 детеныша. В зимний период все нахоки северного кожанка связаны с подземными полостями.

Северный кожанок занесен в Красную книгу Севера Дальнего Востока России как редкий вид, находящийся на северном пределе ареала.

Изменчивость и подвиды. В окраске меха проявляются возрастные различия: молодые особи темнее взрослых из-за неразвитости светлых вершинок волос. По большинству размерных показателей тела и черепа у северного кожанка

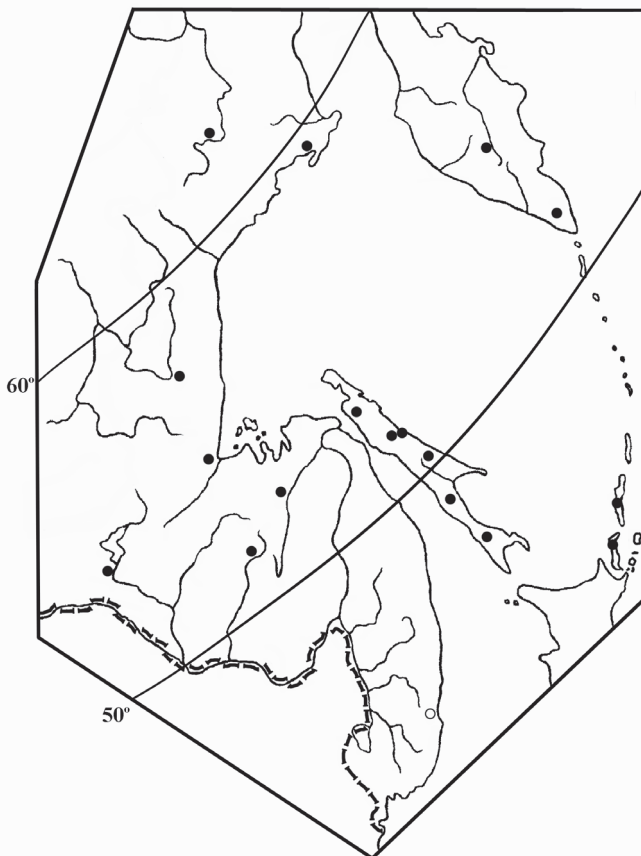


Рис. 41. Места находок *Eptesicus nilssonii*.
Светлые кружки — зимние места находок, темные — летние

хорошо выражен половой диморфизм: самки крупнее самцов. На большей части ареала выявлены две давно разошедшиеся генетические линии, морфологические различия между которыми не найдены. Форму *parvus*, описанную из Кореи, иногда рассматривают как самостоятельный подвид, распространенный в том числе и на юге российского Дальнего Востока.

Основная литература. Тиунов, 1984, 1997; Ботвинкин, 2002; Андреев и др., 2005; Кожурина, 2009.

**Род *Vespertilio* Linnaeus, 1758 —
Двухцветные кожаны (Particolored bats)**

Типовой вид. *Vespertilio murinus* Linnaeus, 1758.

Синонимы: *Vesperugo* Keyserling and Blasius, 1839; *Vesperus* Keyserling and Blasius, 1839; *Meteoros* Kolenati, 1856; *Aristippe* Kolenati, 1863; *Marsipolaemus* Peters, 1872; *Euvespertilio* Alcoque, 1899 part.; *Tuitatus* Kishida, Mori, 1928 nom. nud.

Размеры средние и крупные. Крылья длинные и узкие. Крыловая перепонка прикрепляется к задней конечности у основания внешнего пальца. Эпиблема хорошо развита и имеет поперечную перегородку. Хвост выступает из межбедренной перепонки на 4–5 мм. Морда и уши короткие. Козелок короткий, булавовидный. Маска темная, без волос. Окраска меха спины отчетливо двухцветна: на темном основном фоне контрастно выделяются светлые вершинки, что придает меху серебристость. Степень выраженности серебристого налета на спине зависит от возраста животных и сезона.

Череп широкий, верхняя линия профиля черепа почти прямая. По бокам носовой вырезки располагаются две симметричные ямки. Носовая вырезка широкая и глубокая, задний край переднебной вырезки достигает линии, соединяющей передние грани больших переднекоренных зубов. Зубная формула: I2/3 C1/1 P1/2 M3/3 = 32.

Распространены в умеренном и субтропическом поясах Евразии от Западной Европы до Китая и Японии. В роде 3 вида, в фауне России и на Дальнем Востоке — 2.

Таблица для определения видов рода *Vespertilio*

1 (2). Длина предплечья не более 48 мм. Небных складок семь. Кондиллобазальная длина черепа менее 16,1 мм
..... *V. murinus* — **Кожан двухцветный**

2 (1). Длина предплечья не менее 47 мм. Небных складок восемь-девять. Кондилобазальная длина черепа более 16,1 мм *V. sinensis* — **Кожан восточный**

***Vespertilio murinus* Linnaeus, 1758 —
Кожан двухцветный (Particolored bat)**

Тип. *Vespertilio murinus* Linnaeus, 1758; Systema Naturae, 10th ed., 1: 32. Типовой экземпляр не известен. Типовое местонахождение: типовая местность вероятно около Упсалы, центральная Швеция.

Синонимы: *discolor* Kuhl, 1819; *krascheninnikovi* Eversmann, 1853; *albugularis* Peters, 1872; *siculus* Daday, 1885 non Mina-Palumbo, 1868; *luteus* Kastschenko, 1905; *ichnoi* Kastschenko, 1913.

Характеристика. Летучая мышь средних размеров. Масса — 7,0–16,1 (10,4) г, длина тела — 52,7–63,7 (56,8) мм, длина предплечья — 41,0–48,5 (43,7) мм. Окраска меха сверху — коричнево-черная с серебристым оттенком; снизу — желтовато-серая. Основные морфологические признаки те же, что и всего рода. У самок обычно 2 пары сосков.

Размеры черепа (рис. 42): наибольшая длина черепа — 14,8–16,2 (15,3) мм, кондилобазальная длина черепа — 14,4–16,0 (15,0) мм. Длина верхнего ряда зубов — 4,9–5,5 (5,2) мм, длина нижнего ряда зубов — 5,2–6,0 (5,6) мм, длина нижней челюсти — 9,9–12,2 (11,1) мм.

Хромосомный набор: $2n = 38$. $NF = 50$.

Распространение. Умеренный и субтропический пояса Евразии от Европы через Переднюю и Центральную Азию, Южную Сибирь и Монголию до Дальнего Востока и северо-востока Китая (рис. 43).

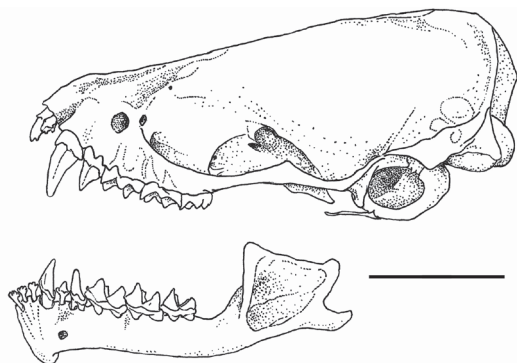


Рис. 42. Череп и нижняя челюсть двухцветного кожана. Шкала 5 мм

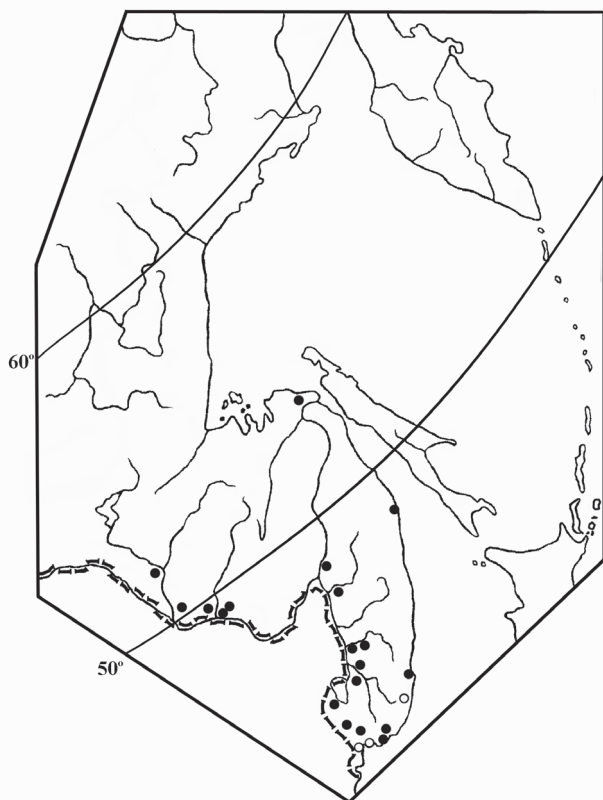


Рис. 43. Места находок *Vespertilio murinus*.
Светлые кружки — зимние места находок, темные — летние

Биология. Основные местообитания двухцветного кожан связаны с открытыми ландшафтами. В лесу встречается по долинам рек и вблизи морского побережья. В летний период большинство находок связано в основном с постройками человека. Вылетает на охоту сразу после захода солнца, охотится на летающих насекомых на большой высоте, обычно над открытыми пространствами, реже — над лесом или водоемами. В выводке 2 детеныша. Для этого вида характерны дальние сезонные миграции. В зимний период вид регистрировался только на юге Приморья, где часть особей остается зимовать в населенных пунктах.

Изменчивость и подвиды. Изменчивость проявляется в окраске меха, варьировании формы козелка и в деталях строения псевдобакулюма. Выделяют 2 подвида, не имеющие, впрочем, серьезной поддержки со стороны генетики. На Дальнем Востоке обитает один из них.

V. m. ussuriensis Wallin, 1969. Распространен на восточном участке ареала вида к западу до низовья реки Зея, к северу до устья Амура.

Основная литература. Тиунов, 1984, 1997; Кожурина, 2009; Кадетова, Мельникова, 2018.

Vespertilio sinensis (Peters, 1880) – Кожан восточный (Asian particolored bat)

Тип. *Vesperus sinensis* Peters, 1880; Monatsberichte der Königlich Preuss. Academie der Wissenschaften zu Berlin, 1880: 259. Типовое местонахождение: Пекин, Китай.

Синонимы: *superans* Thomas, 1898; *namiyei* Kuroda, 1920; *aurijunctus* Mori, 1928; *anderssoni* Wallin, 1962; *orientalis* Wallin, 1969.

Характеристика. Летучая мышь средних размеров. Масса — 14,1–19,4 (16,6) г, длина тела — 63,2–74,3 (69,2) мм,

длина предплечья — 47,3–53,8 (49,9) мм. Окраска меха сверху — коричнево-рыжая с серебристым оттенком из-за светло окрашенных кончиков волос; снизу — желтовато-серая. Основные морфологические признаки те же, что и всего рода. У самок 1 пара сосков.

Размеры черепа (рис. 44): наибольшая длина черепа — 16,8–18,2 (17,6) мм, кондилобазальная длина черепа — 16,2–18,0 (17,2) мм. Длина верхнего ряда зубов — 6,1–7,0 (6,5) мм, длина нижнего ряда зубов — 6,5–7,1 (6,8) мм, длина нижней челюсти — 12,9–13,9 (13,3) мм.

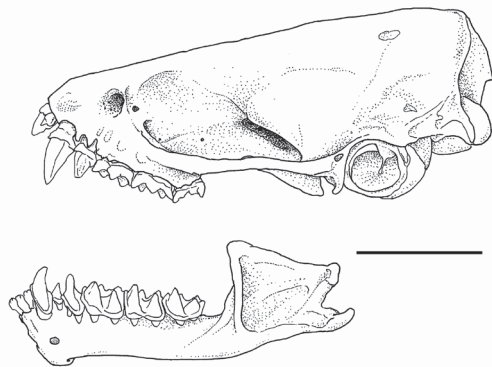


Рис. 44. Череп и нижняя челюсть восточного кожана. Шкала 5 мм

Хромосомный набор: $2n = 38$. $NF = 50-54$.

Распространение. Вид распространен в Восточной Азии примерно от 103-го меридиана к востоку до тихоокеанского побережья. Северная граница проходит через южное Забайкалье и Дальний Восток по 50–51-й параллели. К югу до центрального и юго-восточного Китая, Кореи. Острова: Хоккайдо, Хонсю, Кюсю, Тайвань (рис. 45).

Биология. На территории Дальнего Востока России восточные кожаны обнаружены только в теплое время года. Весенний прилет отмечен во второй половине мая, отлет —

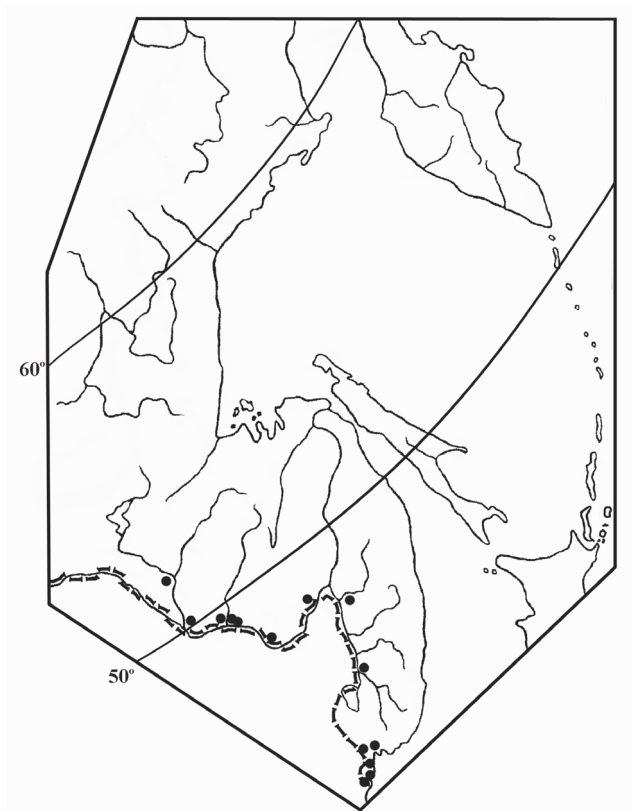


Рис. 45. Места находок *Vespertilio sinensis*

в конце сентября. Места летних убежищ связаны с постройками человека, отчего колонии этого вида очень уязвимы. Все обнаруженные до сих пор колонии состояли только из размножающихся самок. Известно лишь несколько находок одиночных самцов, располагавшихся отдельно от самок. Для этого вида характерно образование очень крупных выводковых колоний (от нескольких сот до 2–3 тысяч особей). Подобные колонии легко обнаружить по характерному «цирканю» восточных кожанов, похожему на писк птенцов.

В начале июля самки приносят 2 детенышей. В больших колониях период родов растянут почти на месяц. После

рождения детенышей самки даже во время беспокойства человеком не покидают убежищ. В первый же день после родов они вылетают на кормежку, оставляя детенышей одних. При родах самка обычно находится в некотором отдалении от основной группы. Потом она переносит детенышей в общую группу, и при вылете взрослых особей на охоту детеныши группируются в одно общее скопление. В этот период новорожденные не могут самостоятельно поднимать температуру тела выше температуры окружающей среды. Однако, за счет скученности разновозрастных детенышей, а зачастую и за счет присутствующих здесь беременных самок, вылетающих на охоту позднее, температура в скоплениях намного выше окружающей. Кроме того, в зависимости от времени суток и погодных условий восточные кожаны сбиваются в плотные скопления или рассредоточиваются, тем самым обеспечивая оптимальную температуру, необходимую для роста и развития детенышей. В возрасте около 30 суток молодые начинают активно летать и постепенно переходят к самостоятельному питанию. В первое время молодые охотятся недалеко от места дневки, совершая несколько вылетов за ночь. У кормящих самок два пика активности. В первый раз они вылетают за несколько минут до захода солнца и охотятся в течение 2–2,5 часов на открытых пространствах на высоте 10–15 метров. Второй вылет короче и начинается за час до рассвета. С рассветом все восточные кожаны возвращаются в места укрытия. Беременные самки охотятся дольше, совершая один вылет за ночь. Наиболее крупные выводковые колонии обнаружены на юге региона в Хасанском и Надеждинском районах Приморского края.

Восточный кожан занесен в Красные книги Приморского, Хабаровского краев и Еврейской автономной области как редкий вид, находящийся на северном пределе ареала.

Изменчивость и подвиды. Изменчивость проявляется характере звуковых сигналов. У самцов с возрастом меняется форма бакулюма и развивается псевдобакулюм.

Основная литература. Охотина, Федоров, 1978; Тиунов, 1984, 1989, 1997; Кожурина, 2009.

Подсемейство **Murinae** Miller, 1907 —
Трубноносые (Tube-nosed bats)

Подсемейство объединяет 3 специализированных рода и около 45 видов с характерными трубчатыми ноздрями и своеобразным строением меха. На Дальнем Востоке России обитают 2 вида из 1 рода.

Род **Murina** Gray, 1842 —
Трубноносы (Tube-nosed bats)

Типовой вид. *Vespertilio suillus* Temminck, 1840.

Синонимы. *Ocyptetes* Lesson, 1842 non Risso, 1826 non Wagler, 1829 part.

Размеры мелкие и средние. Крылья очень широкие и короткие. Крыловая перепонка прикрепляется к задней конечности у основания внешнего пальца. Хвост короче тела. Эпиблемы нет. Уши тонкокожие, козелок длинный, суженный и заостренный к вершине. Ноздри вытянуты в небольшие трубочки. В отличие от других видов фауны Дальнего Востока России, у трубноносов мех покрывает всю верхнюю сторону межбедренной перепонки, захватывая тыльную сторону ступней.

Череп узкий и удлинённый. Лобно-носовой изгиб профиля черепа пологий. Носовая вырезка неглубокая, задний край переднезубной вырезки не доходит до линии, соединяющей

задние грани клыков. Зубная формула: $I2/3 C1/1 P2/2 M3/3 = 34$. В верхней челюсти имеется по одному хорошо развитому малому переднекоренному зубу (P^2). Последний верхний заднекоренной (M^3) редуцирован, сжат в переднезаднем направлении и сохраняет только одну полностью развитую комиссуру (паракрысту; рис. 46).

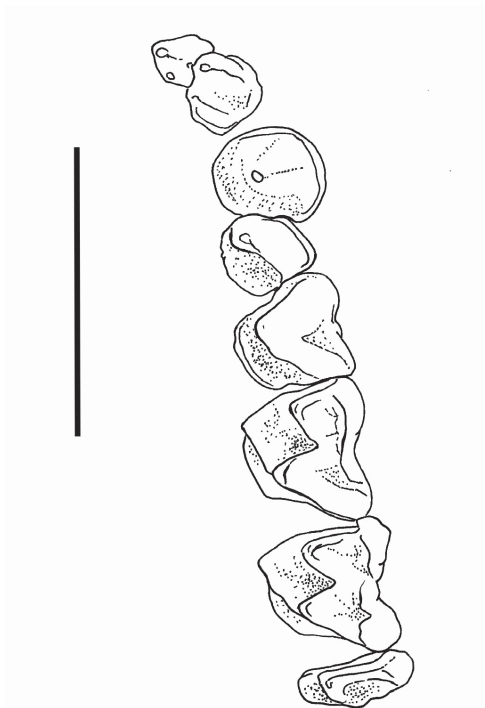


Рис. 46. Верхний зубной ряд большого трубконоса. Шкала 3 мм

Распространены от Южной Сибири и Дальнего Востока до Индии, Филиппинских и Зондских островов, Новой Гвинеи и С.-В. Австралии. В роде около 40 видов, в фауне России и на Дальнем Востоке — 2.

Таблица для определения видов рода *Murina*

1 (2). Длина предплечья — не более 33 мм. Кондилобазальная длина черепа — не более 15 мм

M. ussuriensis — Трубнонос уссурийский

2 (1). Длина предплечья — не менее 35 мм. Кондилобазальная длина черепа — не менее 16 мм

M. hilgendorfi — Трубнонос большой

Murina ussuriensis Ognev, 1913 –

Трубнонос уссурийский (Ussurian tube-nosed bat)

Тип. *Murina ussuriensis* Ognev, 1914. Ежегодник Зоологического музея Императорской Академии наук, 18, вып. 1 (за 1913): 402. Синтипы № 10849 в ЗИН РАН (Петербург) и S-96386 в ЗММУ (Москва). Типовое местонахождение: Евсеевка, Дальнереченский («Иманский») район и долина реки Одарки (бассейн озера Ханка), Приморский край.

Синонимы: *silvatica* Yoshiyuki, 1983; *katerinae* Kruskop, 2005

Другие названия. Трубнонос малый.

Характеристика. Масса тела — около 4,5 г, длина тела — 36,8–44,8 мм, длина предплечья — 28,1–34,0 (31,4) мм. Окраска меха спины — серо-палевая с рыжеватым оттенком, низ — серый.

Размеры черепа (рис. 47): наибольшая длина черепа — 15,1–15,7 (15,4) мм, кондилобазальная длина черепа — 13,6–14,5 (14,2) мм. Сагиттальный гребень не развит. Длина верхнего ряда зубов — 4,8–5,2 (5,0) мм, длина нижнего ряда зубов — 5,2–5,5 (5,4) мм, длина нижней челюсти — 10,3–10,6 (10,3) мм.

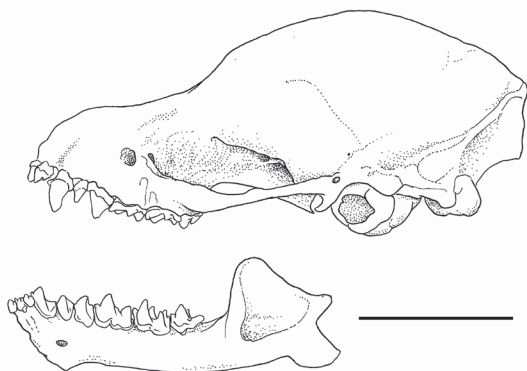


Рис. 47. Череп и нижняя челюсть уссурийского трубконоса. Шкала 5 мм

Хромосомный набор: $2n = 44$. Число хромосомных плеч варьирует от 56–60 (Япония).

От большого трубконоса этот вид отличается окраской и меньшими размерами тела и черепа.

Распространение. Корея, северо-восточный Китай, Япония (о-ва Хоккайдо, Хонсю, Кюсю), Приморский край к северу до широты Комсомольска-на-Амуре, о-ва Сахалин и Кунашир (рис. 48).

Биология. Живет в горных смешанных хвойно-широколиственных лесах. На дневке держится, вероятно, среди листвы деревьев и под листьями крупных травянистых растений. Охотится низко над землей в густых зарослях. В зимний период известны редкие находки одиночных особей в пещерах, дуплах деревьев. На Хоккайдо известны находки одиночных зверьков, спящих на земле под снегом на глубине 10–25 см.

Вид внесен в Красные книги Приморского края и Сахалинской области.

Изменчивость и подвиды. Изменчивость проявляется в общих размерах, размерах черепа и форме уха. Выде-

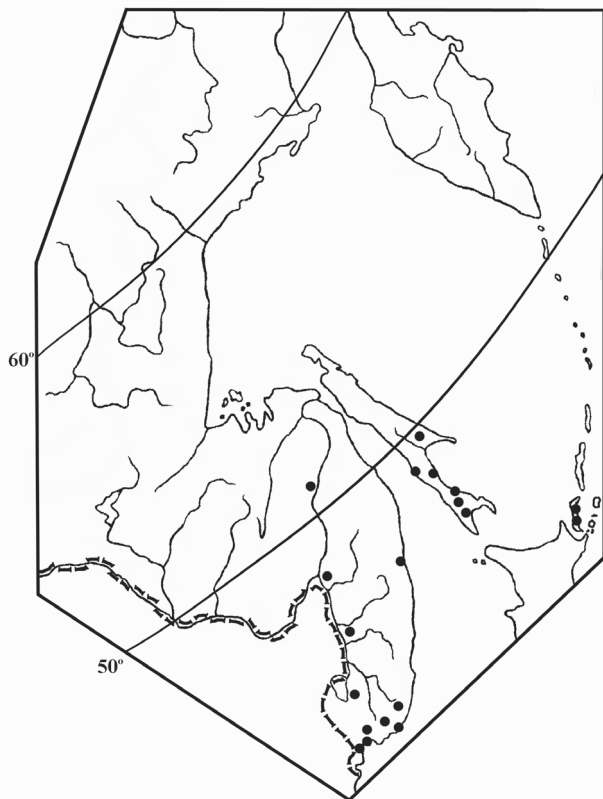


Рис. 48. Места находок *Murina ussuriensis*

ляют 3 подвида, различающиеся небольшими вариациями в окраске, размерами и формой козелка. На Дальнем Востоке обитают два из них.

M. u. ussuriensis Ognev, 1914. Распространение — материковая часть ареала вида.

M. u. katerinae Kruskop, 2005. Обитает на южном Сахалине и, вероятно, на Кунашире и Хоккайдо.

Основная литература. Кузякин, 1950; Тиунов, 1984, 1997; Kruskop, 2005; Кожурина, 2009; Казаков, Горобейко, 2018.

***Murina hilgendorfi* (Peters, 1880) —
Трубнонос большой (Hilgendorf's Tube-nosed Bat)**

Тип. *Harpycephalus hilgendorfi* Peters, 1880. Monatsber, Acad. Wiss. Berlin, 24. Типовой экземпляр ZMB5580, взрослый самец, в коллекции Музея естественной истории в Берлине. Типовое местонахождение: Yedo, Япония.

Синонимы: *sibirica* Kastschenko, 1905; *ognevi* Bianchi, 1916; *intermedia* Mori, 1933.

Другие названия. Сибирский.

Характеристика. Летучая мышь средних размеров с широкими крыльями и длинным взлохмаченным мехом. Масса — 7,2–13,0 (10,6) г, длина тела — 49,7–60,2 (54,0) мм, длина предплечья — 37,8–44,0 (40,7) мм. Окраска меха спины серо-бурая с рыжеватым оттенком, кончики волос светлые. Нижняя часть тела светло-серая. Поверхность ушной раковины в мелких пигментированных пупырышках. Козелок длинный с заостренной вершиной (рис. 49).

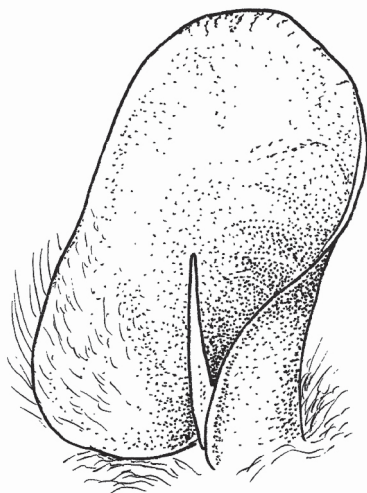


Рис. 49. Ухо большого трубконоса

Размеры черепа (рис. 50): наибольшая длина черепа — 17,4–19,4 (18,7) мм, кондилобазальная длина черепа — 16,6–18,1 (17,5) мм. Сагиттальный гребень хорошо выражен. Длина верхнего ряда зубов — 5,6–6,2 (6,0) мм, длина нижнего ряда зубов — 6,2–6,8 (6,6) мм, длина нижней челюсти — 12,7–13,6 (13,1) мм.

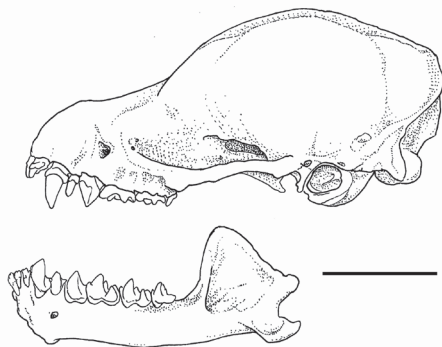


Рис. 50. Череп и нижняя челюсть большого трубноноса. Шкала 5 мм

Хромосомный набор: $2n = 44$. Число хромосомных плеч варьирует от 50 (Приморье) до 54–58 (Япония).

В целом внешний вид очень характерен и позволяет легко отличить большого трубноноса от других видов летучих мышей Дальнего Востока России. От уссурийского трубноноса этот вид отличается окраской и большими размерами тела и черепа.

Распространение. Алтай, Южная и Юго-восточная Сибирь, северный Китай, Приамурье, Приморье, Сахалин и Япония, Корея (рис. 51).

Биология. Обитание большого трубноноса связано с лесами, расположенными в горной или холмистой местности. Один из наиболее многочисленных видов, зимующих в пещерах Приморья. Одиночные особи большого трубноноса появляются в пещерах еще в сентябре, однако наибольшее

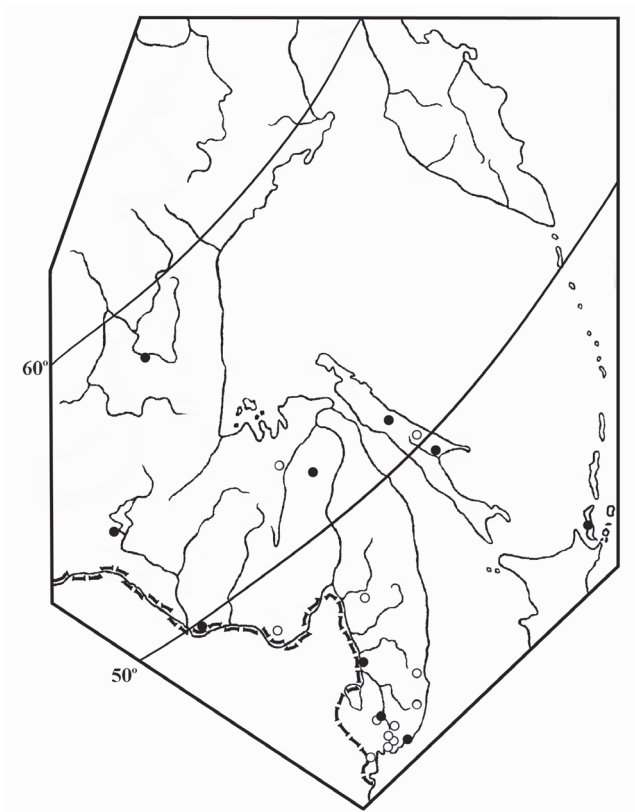


Рис. 51. Места находок *Murina hilgendorfi*.
Светлые кружки — зимние места находок, темные — летние

количество летучих мышей этого вида на зимовке в пещерах Приморского края отмечается в феврале-марте. В первое время после прилета в пещеры они располагаются в близкой ко входу части полости, предпочитая труднодоступные трещины. Постепенно они переселяются вглубь пещеры, образуя скопления до 100 особей на открытых участках стены. В весенний период наблюдается обратное передвижение из глубины пещеры к выходу. Первыми покидают пещеру и переселяются в летние убежища самки. Сведения о местобитании, биологии и экологии большого трубконоса в лет-

них период весьма незначительны. Известно, что этот вид хорошо приспособлен к добыванию корма с субстрата. По эколого-морфологическим особенностям его относят к «бегающим» собирателям. Большого трубконоса отлавливали в ловушки Геро на Алтае и почвенные ловушки в Иркутской области и Тыве. По наблюдениям в естественных условиях и вольерах, трубконосы охотно бегают по земле и отличаются медленным полетом на небольшой высоте.

Самки приносят по два детеныша. Основу питания, по-видимому, составляют лесные виды чешуекрылых.

Изменчивость и подвиды. Изменчивость проявляется в окраске меха, общих размерах тела и черепа. Выделяют до 4 подвидов, различающихся небольшими вариациями в окраске и размерами. На Дальнем Востоке обитает один из них.

M. h. ognevi Bianchi, 1916. Распространение на Дальнем Востоке России то же, что и у вида.

Основная литература. Кузякин, 1950; Тиунов, 1984, 1997; Демидович, 1997; Ботвинкин, 2002; Kruskor, 2005; Кожурина, 2009; Казаков и др., 2017; Кадетова, Мельникова, 2018.

Семейство *Miniopteridae* Dobson, 1835 —

Длиннокрылые (*Bent-winged, or long-fingered bats*)

Размеры средние. Крылья длинные, широкие в основании, но резко суженные и заостренные в концевой части. Вторая фаланга третьего пальца в три раза превышает по длине первую фалангу этого пальца. На сложенном крыле его концевая часть подгибается к внутренней стороне крыла. Эпиблемы нет. Гетеротермия развита слабо.

Распространены в тропиках и субтропиках Старого Света от Средиземноморья, юга Восточной Европы, Средней Азии и Дальнего Востока до Южной Африки и Австралии.

В семействе 1 род с примерно 30 видами. На Дальнем Востоке России обитает 1 вид.

**Род *Miniopterus* Bonaparte, 1837 —
Длиннокрылы (Bent-winged bats)**

Типовой вид. *Vespertilio ursinii* Bonaparte, 1837 (= *Vespertilio schreibersii* Kuhl, 1817).

Крылья типичной для всего семейства формы. Крыловая перепонка прикрепляется к задней конечности у голеностопного сочленения или чуть выше его. Хвост полностью заключен в межбедренную перепонку и равен примерно длине тела. Эпиблемы нет. Уши короткие, наружная сторона их в основной половине покрыты мехом. Козелок с тупой вершиной, слегка расширен в верхней части.

Лицевой отдел черепа сильно укорочен, мозговая капсула вздута. Лобно-носовой изгиб верхней линии профиля черепа крутой. Носовая вырезка неглубокая, задний край передне-небной вырезки не достигает линии, соединяющей задние грани клыков. Зубная формула: $I2/3 C1/1 P2/3 M3/3 = 36$.

В верхней челюсти имеется по одному хорошо развитому малому переднекоренному зубу (P^2). С каждой стороны нижней челюсти — по два малых переднекоренных зуба (P_2 и P_3).

Все длиннокрылы весьма сходны морфологически, что долгое время приводило к неверной оценке видовой разнообразия рода и таксономических границ в нем. Так, все среднеразмерные формы (включая *M. fuliginosus*) объединяли в политипический вид *M. schreibersii* s.l., ареал которого, таким образом, практически совпадал с ареалом рода. На Дальнем Востоке 1 вид.

***Miniopterus fuliginosus* (Hodson, 1835) —
Длиннокрыл восточный (Eastern bent-winged bat)**

Тип. *Vespertilio fuliginosus* Hodson, 1935. J. Asiat. Soc. Bengal, 4, 700. Типовой экземпляр неизвестен. Типовое местонахождение: Центральный Непал.

Характеристика. Летучая мышь средних размеров. Масса — 11,4–18,1 (15,1) г, длина тела — 52,0–64,7 (57,8) мм, длина предплечья — 45,3–52,1 (47,9) мм. Верхняя сторона тела темно-коричневая, нижняя несколько светлее.

Размеры черепа (рис. 52): наибольшая длина черепа — 15,5–16,5 (16,1) мм, кондилобазальная длина черепа — 14,9–16,0 (15,5) мм. Сагиттальный гребень хорошо развит в передней (лобной) части. Длина верхнего ряда зубов — 6,0–6,4 (6,1) мм, длина нижнего ряда зубов — 6,3–7,0 (6,6) мм, длина нижней челюсти — 11,0–12,0 (11,5) мм.

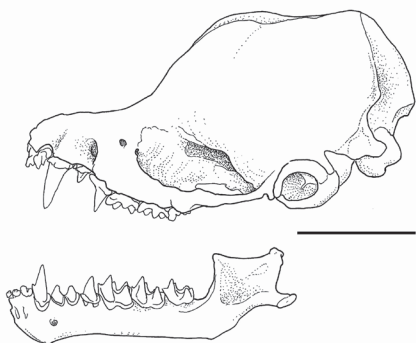


Рис. 52. Череп и нижняя челюсть восточного длиннокрыла.
Шкала 5 мм

Хромосомный набор: $2n = 46$. Число хромосомных плеч 52 (Япония).

Распространение. Вид распространен от Афганистана и Индии до северного Вьетнама, Тайваня, северо-восточного

Китая и Японии. На Дальнем Востоке России отмечен только на самом юге Приморского края в Хасанском районе.

Биология. Места обитания восточного длиннокрыла связаны с горными и предгорными ландшафтами. В Приморье единственная колония этого вида в летний период располагается в искусственных подземных сооружениях сопки Заозерная на границе с Китаем. На зимовку здесь остаются лишь одиночные особи. Обычно длиннокрылы зимуют на расстоянии до нескольких сот километров от летних мест обитания, максимальная известная дальность перелета — 285 км. Основная масса восточных длиннокрылов появляется в подземелье в начале мая и покидает его в первых числах октября. В отличие от других видов рукокрылых, у длиннокрылов слабо развита гетеротермия. В летний период значительного понижения температуры тела у зверьков не наблюдается. При посещении полости они сразу же начинают летать. В конце июня самки обычно приносят по 1 детенышу, но при осмотре колонии в 1970 г. у одной из 8 отловленных самок было отмечено 2 эмбриона. Соотношение самцов и самок в 1970 г. было примерно 1:1,5. Места охоты связаны с открытыми пространствами.

Данные по численности этого вида впервые были получены в 1970 г. В то время в искусственной пещере сопки Заозерная обитало около 1000–1500 особей этого вида. После этого сведений о численности колонии не поступало. При обследовании этой пещеры 17 мая 1990 г. в ней находилось около 80 особей длиннокрыла. По сравнению с 1970 г. изменился и вид подземелья. Ход, ведущий из нижней части укрытия в верхнюю, был завален, и в результате образовалось две полости. Длиннокрылы обитали в верхней части подземелья. 19 июля и 3 августа 1990 г. там находилось около 300 особей этого вида. Детенышей и молодых особей в пещере не обнаружено. Вероятно, в связи с изменившимися

условиями обитания размножающаяся часть популяции покинула это убежище. В июле 2003 г. в подземелье находилось не более 100 особей длиннокрыла.

Восточный длиннокрыл занесен в Красную книгу России (категория 1) и Красную книгу Приморского края.

Основная литература. Охотина, Федоров, 1978; Тиунов, 1984, 1997.

ЭКТОПАРАЗИТЫ РУКОКРЫЛЫХ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

*Глава посвящается памяти
Генелины Викторовны Фарафоновой*

Наблюдающаяся в настоящее время трансформация экосистем под влиянием как деятельности человека, так и повышения средней температуры окружающей среды, в немалой степени находит отражение в изменениях систем «паразит — хозяин». В частности, происходит включение в них новых, несвойственных данному паразиту, хозяев. Это касается как макро-, так и микропаразитов (бактерий и вирусов), примером чему становятся вспышки заболеваний, вызванных патогенами, ранее не ассоциированными с человеком, таких как лихорадка Эбола, тяжелый острый респираторный синдром (SARS), ближневосточный респираторный синдром (MERS), а также синдром, обусловленный коронавирусом COVID-2019, природным резервуаром которых часто выступают рукокрылые. Изучение экологии данной группы животных, и прежде всего паразито-хозяинных отношений с членистоногими, способными выступать векторами патогенов, имеет на сегодняшний день приоритетную значимость для обеспечения биологической безопасности населения.

В данном разделе приведены собственные и литературные данные по находкам эктопаразитов летучих мышей на территории Дальнего Востока Азии (в широком понимании, включая дальневосточный регион Российской Федерации,

Японию, Южную Корею и Северо-Восточный Китай (Манчжурию). В российский сектор региона нами включены Амурская область, Хабаровский, Камчатский и Приморский края, Сахалинская область и Еврейская автономная область.

Упомянутые в литературе (Медведев и др., 1991; Фарафонова, 1999; Uchikawa, 1979; Takahashi et al., 2016) находки паразитов на усатой ночнице *Myotis mystacinus*, ночнице Брандта *M. brandtii* и хонсийской ночнице *M. hosonoi* отнесены нами к сибирской ночнице *M. sibiricus* (в соответствии с Kruskop et al., 2007), находки на водяной ночнице *M. daubentonii* — к восточной *M. petax* (в соответствии с Matveev et al., 2005; Kruskop et al., 2012). Находки эктопаразитов на ночнице Наттерера *M. nattereri* рассматриваются нами как сделанные на амурской ночнице *M. bombinus* (в соответствии с Horaček, Hanak, 1984; Kruskop et al., 2007), на средиземной ночнице *M. capaccinii* — как собранные с длиннопалой ночницы *M. macrodactylus* (в соответствии с Yoshiyuki, 1989; Ruedi et al., 2013). Сборы с кожановидного нетопыря *Hypsugo savii* отнесены к алашанскому нетопырю *H. alashanicus* (Horacek et al., 2000; Datzmann et al., 2012), с азиатской широкоушки *Barbastella darjelingensis* — к японской широкоушке *B. pacifica* (Kruskop et al., 2019). Сборы с большого трубконоса *Murina leucogaster* отнесены к сибирскому трубконосу *Murina hilgendorfi* (в соответствии с Simmons, 2005; Kruskop et al., 2012), с *Eptesicus parvus* — к северному кожанку *E. nilssonii* (в соответствии с Simmons, 2005), с бурого ушана *Plecotus auritus* — к ушану Огнева *P. ognevi* (в соответствии с Spitzenberger et al., 2006), с обыкновенного длиннокрыла *Miniopterus schreibersi* — к восточному длиннокрылу *M. fuliginosus* (в соответствии с Appleton et al., 2004; Tian et al., 2004).

Собственные данные представлены сборами из Амурской области (Зейский государственный природный заповедник),

Приморского края (пещера Приморский великан — материал любезно предоставлен Д. В. Казаковым) и Еврейской автономной области (Биробиджан — материал любезно предоставлен У. В. Горобейко).

Фотографии эктопаразитов № 1–3, 5–7, 9–12, 16 сделаны цифровой камерой AxioCam ICc5 (Zeiss, Германия) микроскопа AxioImager A2 (Zeiss, Germany), оснащенного фазово-контрастным и DIC объективами. Изображения № 4, 8, 13–15 получены на сканирующем электронном микроскопе Tescan MIRA3 LMU (Чехия).

Методика сбора эктопаразитов рукокрылых

Летучие мыши имеют целый ряд морфологических отличий от представителей других отрядов млекопитающих, поэтому сбор с них паразитических членистоногих производится по особой методике. Кроме того, поскольку данная группа животных является охраняемой, летучих мышей необходимо обследовать прижизненно, что также вносит коррективы в стандартную процедуру сбора паразитологического материала.

Пойманную летучую мышь удерживают рукой, как это описано в разделе по полевым исследованиям данной книги. Зверьков внимательно осматривают, начиная с крыльев, и, растянув их, фиксируют за запястья на светлой поверхности (лист бумаги, однотонная клеенка и пр.). Большинство гамазовых клещей концентрируется на крыловой перепонке и уропатагиуме. Крупных клещей следует снимать пинцетом, мелких — препарировальной иглой, а затем переносить в 70%-ный раствор этанола. Шерсть на теле зверьков осматривают, продувая струей воздуха над тазиком, кровососок ловят пинцетом, блох также ловят пинцетом в шерсти и собирают из тазика экзemplяры, опавшие с хозяина. После сбора следует внимательно осмотреть как поверхность, на которой

очесывали летучую мышь, так и мешочек, в котором она со- держалась непосредственно после отлова.

В лабораторных условиях гамазовых клещей заключают в жидкость Фора-Берлезе по стандартной методике (Брегетова, 1956; Whitaker, 1988). Блох выдерживают 5–6 часов в 10%-ном растворе щелочи КОН, а затем также помещают в жидкость Фора-Берлезе. Кровососущих мух оставляют на хранение в растворе этанола.

История изучения эктопаразитов рукокрылых Дальнего Востока России

Несмотря на значительное количество работ, посвященных эктопаразитам рукокрылых Японии (Kumada, Saito, 1953; Yamashita, Haga, 1954; Sakaguti, 1957; Maa, 1967; Uchikawa, Kumada, 1977; Uchikawa, Dusbábek, 1978; Uchikawa, 1979, и др.), исследования на территории российского Дальнего Востока долгое время носили случайный характер. К последнему десятилетию XX века для региона было отмечено четыре вида блох (Иофф, Скалон, 1954), в том числе описан один новый для науки (Медведев, 1985); появились первые данные по кровососущим мухам (Фарафонова, 1984, 1987); сведения по гамазовым клещам отсутствовали. Первый относительно полный перечень эктопаразитов рукокрылых Дальнего Востока, в основу которого легли сборы различных исследователей за почти 50-летний период, был опубликован С. Г. Медведевым с соавторами в 1991 году. Позже из Приморского края М. К. Станюкович (Stanyukovich, 1995) описала новый вид гамазового клеща.

После 2010 года изучение фауны членистоногих, ассоциированных с летучими мышами данной территории, продолжилось: были опубликованы новые находки на о. Кунашир (Орлова, Жигалин, 2015), отсюда же описан еще один новый вид гамазового клеща (Orlova et al., 2015). Изменение так-

сономического статуса многих видов-хозяев потребовало ревизии опубликованных ранее данных по наиболее массовым видам летучих мышей Восточной Палеарктики — восточной и сибирской ночницам (Орлова и др., 2014, 2017).

На сегодняшний день для территории Дальнего Востока отмечено 54 вида эктопаразитов летучих мышей (27 видов гамазовых клещей из двух семейств, 13 видов кровососущих мух-никтебиид, 3 вида мух-стреблид, 11 видов блох), из которых в российском секторе представлены 32 вида. В данной публикации два вида гамазовых клещей (*Macronyssus ellipticus* и *Cryptonyssus flexus*) впервые отмечены нами для изучаемой территории, а длиннопалая ночница впервые зарегистрирована как хозяин *M. ellipticus*. Ниже представлен аннотированный список находок эктопаразитов рукокрылых на Дальнем Востоке.

Класс Arachnida (паукообразные)

Подкласс Acarina (клещи)

Отряд Parasitiformes (паразитиформные)

Когорта Gamasina (гамазовые)

Семейство Spinturnicidae (Oudemans, 1902)

Клещи семейства Spinturnicidae включают только специфических эктопаразитов летучих мышей; обитают преимущественно на крыловой перепонке. На территории России и сопредельных государств установлено обитание 3 родов (*Spinturnix*, *Eyndhovenia*, *Paraperiglischrus*) (Orlova et al., 2015), которые на территории Дальнего Востока представлены 13 видами (в российском секторе — 9 видов одного рода).

Род *Paraperiglischrus* Rudnick, 1960

***Paraperiglischrus rhinolophinus* (Koch, 1841)**

Распространение на Дальнем Востоке: Япония (Uchikawa, 1980). Корея (Kim et al., 1992).

Хозяева на Дальнем Востоке: большой японский подковонос *Rhinolophus nippon* (Uchikawa, 1980; Kim et al., 1992), малый японский подковонос *R. cornutus* (Uchikawa, 1980).

Распространение вне Дальнего Востока: транспалеарктический суббореальный вид.

Хозяева вне Дальнего Востока: подковоносы (основные хозяева).

***Paraperiglischrus sternalis* Petrova et Taskaeva, 1975**

Распространение на Дальнем Востоке: Япония (Uchikawa, 1980).

Хозяева на Дальнем Востоке: большой японский подковонос (Uchikawa, 1980).

Распространение вне Дальнего Востока: Китай (Петрова, Таскаева, 1975).

Хозяева вне Дальнего Востока: подковоносы (основные хозяева).

***Paraperiglischrus hipposideros* Baker, Delfinado, 1974**

Распространение на Дальнем Востоке: Япония (Uchikawa, 1980).

Хозяева на Дальнем Востоке: японский листонос *Hipposideros turpis* (Uchikawa, 1980).

Распространение вне Дальнего Востока: Юго-Восточная Азия (Uchikawa, 1980).

Хозяева вне Дальнего Востока: листоносы рода *Hipposideros* (основные хозяева).

Род *Eyndhovenia* Rudnick, 1960

***Eyndhovenia euryalis euryalis* (Canestrini, 1884)**

Распространение на Дальнем Востоке: Япония (Uchikawa, Dusbábek, 1978).

Хозяева на Дальнем Востоке: подковоносы (Uchikawa, Dusbábek, 1978).

Распространение вне Дальнего Востока: транспалеарктический суббореальный вид.

Хозяева вне Дальнего Востока: подковоносы (основные хозяева).

Род *Spinturnix* von Heyden, 1826

Spinturnix acuminatus (С.Л. Koch, 1836) (рис. 53)

Распространение на Дальнем Востоке: Приморский край (Медведев и др., 1991).

Хозяева на Дальнем Востоке: алашанский нетопырь (Медведев и др., 1991).

Распространение вне Дальнего Востока: транспалеарктический суббореальный вид.

Хозяева вне Дальнего Востока: вечерницы (основные хозяева); многие виды семейства гладконосые.



Рис. 53. *Spinturnix acuminatus*, ♀, дорсально

Spinturnix bregetovae Stanyukovich, 1995

Материал: ♀, 4 ♂♂, N2 с ночницы Иконникова, 20–29 VII 2016, Зейский государственный природный заповедник.

Распространение на Дальнем Востоке: Амурская область (первая находка в регионе), Приморский край (Stanyukovich, 1995).

Хозяева на Дальнем Востоке: ночница Иконникова *Myotis ikonnikovi*.

Распространение вне Дальнего Востока: центрально-восточнопалеарктический преимущественно бореальный вид (Орлова и др., 2015).

Хозяева вне Дальнего Востока: специфичный паразит мелких ночниц (*M. petax*, *M. sibiricus*, *M. ikonnikovi*) (собственные данные).

***Spinturnix kolenatii* Oudemans, 1910** (рис. 54)

Распространение на Дальнем Востоке: Приморский край, Сахалинская область (Медведев, 1991).

Хозяева на Дальнем Востоке: северный кожанок *Eptesicus nilssonii*, сибирская ночница (Медведев, 1991).

Распространение вне Дальнего Востока: предположительно, вид имеет Евразиатско-Африканский ареал (Rudnick, 1960; Prasad, 1969; Orlova et al., 2020).

Хозяева вне Дальнего Востока: специфичный паразит видов рода *Eptesicus* (Rudnick, 1960; Orlova et al., 2015).

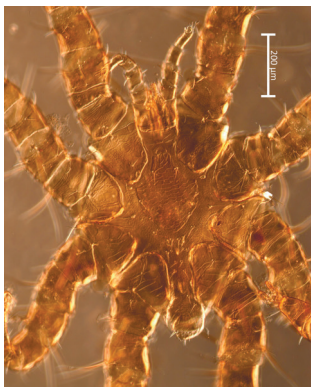


Рис. 54. *Spinturnix kolenatii*, ♂, вентрально

***Spinturnix maedai* Uchikawa, Wada, 1979**

Распространение на Дальнем Востоке: Stanyukovich, 1997 (без указания субъекта федерации).

Хозяева на Дальнем Востоке: сибирский трубконос, уссурийский трубконос *Murina ussuriensis* (Uchikawa, Wada, 1979; Uchikawa et al., 1994; Stanyukovich, 1997; Orlova et al., 2015).

Распространение вне Дальнего Востока: центрально-восточнопалеарктический бореальный вид; описан в Японии (Uchikawa, Wada, 1979; Uchikawa et al., 1994; Stanyukovich, 1997; Orlova et al., 2015).

Хозяева вне Дальнего Востока: сибирский трубконос (Орлова и др., 2017), длиннохвостая ночница *Myotis longicaudatus*; по всей видимости, специфичный паразит видов рода *Murina*.

***Spinturnix myoti* (Kolenati, 1856) (рис. 55)**

Распространение на Дальнем Востоке: Хабаровский (Медведев и др., 1991), Камчатский (Медведев и др., 1991), Приморский (Медведев и др., 1991) края, Сахалинская область (о. Кунашир) (Медведев и др., 1991; Орлова и др., 2015).

Хозяева на Дальнем Востоке: восточная (Медведев и др., 1991; Орлова и др., 2015), сибирская (Медведев и др., 1991), длиннопалая ночницы (Медведев и др., 1991), ночница Иконникова (Медведев и др., 1991).

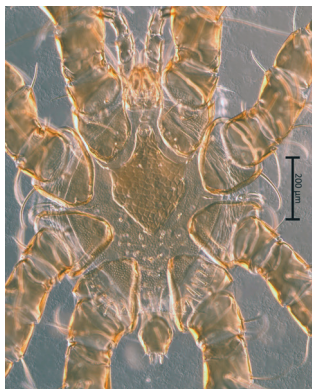


Рис. 55. *Spinturnix myoti*, ♂, вентрально

Распространение вне Дальнего Востока: транспалеарктический вид с неподтвержденной находкой в Новом Свете (Rudnick, 1960).

Хозяева вне Дальнего Востока: специфичный паразит видов р. *Myotis*.

***Spinturnix plecotinus* (Koch, 1839)**

Материал: 3 ♀♀, 4 ♂♂, 3 N1 с ушана Огнева, 17–28 VII 2016, Зейский государственный природный заповедник.

Распространение на Дальнем Востоке: Хабаровский край (Медведев и др., 1991), Амурская область (первая находка в регионе), Сахалинская область (Медведев и др., 1991).

Хозяева на Дальнем Востоке: сибирская ночница (Медведев и др., 1991), ушан Огнева (Медведев и др., 1991; данная публикация).

Распространение вне Дальнего Востока: транспалеарктический, преимущественно бореальный вид (Орлова и др., 2017).

Хозяева вне Дальнего Востока: виды рода *Plecotus* (основные хозяева).

***Spinturnix psi* (Kolenati, 1856)**

Распространение на Дальнем Востоке: Приморский край (Медведев и др., 1991).

Хозяева на Дальнем Востоке: восточный длиннокрыл (Медведев и др., 1991).

Распространение вне Дальнего Востока: Евразийско-Африканский суббореальный вид (Орлова и др., 2017а).

Хозяева вне Дальнего Востока: специфичный паразит летучих мышей семейства *Miniopteridae* (Орлова и др., 2017а).

***Spinturnix punctata* (Sundevall, 1833)**

(=*Spinturnix barbastelli* (Kolenatii, 1856))

Распространение на Дальнем Востоке: Приморский край (Медведев и др., 1991).

Хозяева на Дальнем Востоке: алашанский нетопырь.

Распространение вне Дальнего Востока: транспалеарктический суббореальный вид.

Хозяева вне Дальнего Востока: специфичный паразит видов р. *Barbastella*.

***Spinturnix uchikawai* Orlova, Zhigalin, Zhigalina, 2015**
(рис. 56)

Материал: 2 ♀♀, ♂ с длиннопалой ночницы, 3 IV 2018, пещера Приморский великан.

Распространение на Дальнем Востоке: Сахалинская область (о. Кунашир) (Orlova, et al., 2015), Приморский край (данная публикация).

Хозяева на Дальнем Востоке: длиннопалая ночница (вероятно, специфичен данному хозяину).

Распространение вне Дальнего Востока: неизвестно; предположительно данный паразит, как и его хозяин, является эндемиком Дальнего Востока.

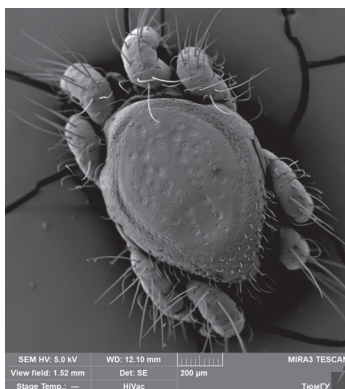


Рис. 56. *Spinturnix uchikawai*, ♀, дорсально

Семейство Macronyssidae Oudemans, 1936

Слабосклеротизированные клещи светло-желтого либо красно-бурого цвета. Длина тела взрослых клещей — от 300

до 900 μm , в зависимости от пола (самки, как правило, крупнее самцов) и степени насыщения кровью (напитавшиеся клещи крупнее голодных) (Станюкович, 1993).

Семейство *Macronyssidae* содержит паразитов рептилий, птиц и млекопитающих, однако большая часть видов — специфические паразиты рукокрылых. На гладконосых летучих мышах Палеарктики паразитируют 34 вида четырех родов (*Ichoronyssus*, *Macronyssus*, *Steatonyssus* и *Cryptonyssus*) семейства *Macronyssidae*, из которых на Дальнем Востоке описано 14 видов всех перечисленных родов.

Род *Ichoronyssus* Kolenatii, 1858

***Ichoronyssus scutatus* (Kolenatii, 1856)**

Распространение на Дальнем Востоке: Приморский край (Медведев и др., 1991).

Хозяева на Дальнем Востоке: восточный длиннокрыл (Медведев и др., 1991).

Распространение вне Дальнего Востока: палеарктический суббореальный вид (Stanyukovich, 1997).

Хозяева вне Дальнего Востока: виды рода *Miniopterus* (Орлова и др., 2017а).

Род *Macronyssus* Kolenati, 1858

***Macronyssus charusnurensis* Dusbábek, 1966 (рис. 57–59)**

Материал: 41 ♀♀, 11 ♂♂, 61 N1 с восточной ночницы из Зейского государственного природного заповедника, 17–28 VII 2016.

Распространение на Дальнем Востоке: Амурская область (данная публикация), Приморский край (Медведев и др., 1991), Сахалинская область (Медведев и др., 1991). Япония (Uchikawa, 1979).

Хозяева на Дальнем Востоке: восточная ночница (Медведев и др., 1991; Uchikawa, 1979).

Распространение вне Дальнего Востока: центрально-восточнопалеарктический бореальный вид (Орлова и др., 2017а).

Хозяева вне Дальнего Востока: восточная ночница (основной хозяин), сибирская ночница, длиннохвостая ночница, сибирский трубконос, ушан Огнева, северный кожанок (Орлова и др., 2014).



Рис. 57. *Macronyssus charusnurensis*, ♀, вентрально



Рис. 58. *Macronyssus charusnurensis*, ♂, дорсально

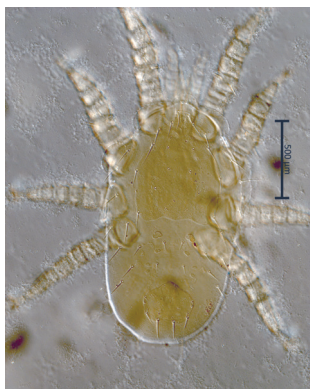


Рис. 59. *Macronyssus charusnurensis*, протонимфа, дорсально

***Macronyssus crosbyi* (Ewing et Stover, 1915)**

= ***Macronyssus yesoensis* Uchikawa, 1979 (?)**

Распространение на Дальнем Востоке: Магаданская область (Медведев и др., 1991), Хабаровский край (Медведев и др., 1991). Япония (?) (Uchikawa, 1979).

Хозяева на Дальнем Востоке: ушан Огнева.

Распространение вне Дальнего Востока: голарктический бореальный вид (комплекс видов?).

Хозяева вне Дальнего Востока: гладконосые летучие мыши.

Примечание. Вид характеризуется рядом черт, несвойственных роду *Macronyssus* (высокая степень полиморфизма, голарктический ареал, широкий круг хозяев), поэтому, по нашему мнению, может являться комплексом видов, и описанный К. Ушикавой в 1979 году *Macronyssus yesoensis* предположительно может являться как младшим синонимом *Macronyssus crosbyi*, так и видом в составе *crosbyi*-комплекса. Уточнение таксономического статуса *M. crosbyi* является предметом дальнейших исследований.

***Macronyssus ellipticus* (Kolenati, 1856)** (рис. 60)

Материал: ♂, ♀ с длиннопалой ночницы, 3 IV 2018, пещера Приморский великан.



Рис. 60. *Macronyssus ellipticus*, ♀, дорсально

Распространение на Дальнем Востоке (впервые отмечен в регионе): Приморский край.

Хозяева на Дальнем Востоке: длиннопалая ночница (данный вид впервые отмечен в качестве хозяина *M. ellipticus*).

Распространение вне Дальнего Востока: палеарктический бореальный вид.

Хозяева вне Дальнего Востока: различные виды ночниц (основные хозяева).

***Macronyssus granulosis* (Kolenati, 1856)**

Материал: ♂, 20 N1 с длиннопалой ночницы, 3–4 IV 2018, пещера Приморский великан.

Распространение на Дальнем Востоке: Приморский край (Медведев и др., 1991; данная публикация), Сахалинская область (Медведев и др., 1991).

Хозяева на Дальнем Востоке: длиннопалая ночница (основной хозяин), сибирская ночница, восточная ночница, восточный длиннокрыл.

Распространение вне Дальнего Востока: суббореальный вид, встречается на всех континентах, кроме Австралии и Южной Америки.

Хозяева вне Дальнего Востока: остроухая ночница *Myotis blythii*, большая ночница *M. myotis* (основные хозяева).

***Macronyssus heteromorphus* Dusbábek et Radovsky, 1972** (рис. 61)

Распространение на Дальнем Востоке: Камчатский край, Приморский край, Сахалинская область.

Хозяева на Дальнем Востоке: [серая крыса], северный кожанок, восточный длиннокрыл, длиннопалая ночница.

Распространение вне Дальнего Востока: центрально-восточнопалеарктический бореальный вид.

Хозяева вне Дальнего Востока: сибирская ночница, восточная ночница, ночница Брандта.



Рис. 61. *Macronyssus heteromorphus*, ♂, дорсально

***Macronyssus hosonoi* Uchikawa, 1979**

Распространение на Дальнем Востоке: Сахалинская область (Orlova et al., 2015), Камчатский край (Станюкович, 1990). Япония (Uchikawa, 1979).

Хозяева на Дальнем Востоке: сибирская ночница, ночница Иконникова, японская широкоушка.

Распространение вне Дальнего Востока: центрально-восточнопалеарктический бореальный вид (Орлова и др., 2017).

Хозяева вне Дальнего Востока: сибирская ночница (Орлова и др., 2017).

***Macronyssus murini* Uchikawa, 1979**

Распространение на Дальнем Востоке: Япония (Uchikawa, 1979).

Хозяева на Дальнем Востоке: уссурийский трубконос (Uchikawa, 1979).

Распространение вне Дальнего Востока: неизвестно.

Хозяева вне Дальнего Востока: неизвестны.

***Macronyssus stanyukovichii* Orlova, Zhigalin, 2015**

Материал: 34 ♀♀ (в том числе 3 — с внутриутробным яйцом), 5 ♂♂, 49 N1 с амурской ночницы, 3–4 IV 2018, пещера Приморский великан (первая находка в регионе).

Распространение на Дальнем Востоке: Приморский край.

Хозяева на Дальнем Востоке: амурская ночница.

Распространение вне Дальнего Востока: центрально-восточнопалеарктический бореальный вид (Orlova, Zhigalin, 2015).

Хозяева вне Дальнего Востока: сибирский трубконос (Orlova, Zhigalin, 2015).

Род *Steatonyssus* Kolenati, 1858

Steatonyssus spinosus Willmann, 1936

Распространение на Дальнем Востоке: Приморский край (Медведев и др., 1991).

Хозяева на Дальнем Востоке: алашанский нетопырь (Медведев и др., 1991).

Распространение вне Дальнего Востока: транспалеарктический вид (Micherdzinski, 1980).

Хозяева вне Дальнего Востока: двухцветный кожан (основной хозяин), лесной нетопырь, прудовая ночница, восточная ночница, сибирская ночница (Micherdzinski, 1980; Орлова и др., 2017).

***Steatonyssus superans* Zemskaya, 1951** (рис. 62–63)

Распространение на Дальнем Востоке: Приморский край (Медведев и др., 1991).

Хозяева на Дальнем Востоке: северный кожанок (Медведев и др., 1991), восточный кожан *Vespertilio superans* (Медведев и др., 1991).

Распространение вне Дальнего Востока: центрально-восточнопалеарктический вид, демонстрирующий экспансию в западную Палеарктику (Орлова, 2013).

Хозяева вне Дальнего Востока: двухцветный кожан (Орлова, 2013), восточный кожан (собственные данные).



Рис. 62. *Steatonyssus superans*, ♀, вентрально



Рис. 63. *Steatonyssus superans*, протонимфа, пигидиальный щиток

***Steatonyssus heteroventralis* Ah, Radovsky, 1967**

Распространение на Дальнем Востоке: Южная Корея (Ah, Radovsky, 1967).

Хозяева на Дальнем Востоке: восточный нетопырь *Pipistrellus abramus* (Ah, Radovsky, 1967).

Распространение вне Дальнего Востока: Россия (Тува — собственные данные).

Хозяева вне Дальнего Востока: гобийский кожанок *Eptesicus gobiensis* Bobrinskoy, 1926 (собственные данные).

***Steatonyssus longispinosus* Wang, 1963**

Распространение на Дальнем Востоке: Япония (Uchikawa, Kumada, 1977).

Хозяева на Дальнем Востоке: восточный нетопырь (Uchikawa, Kumada, 1977).

Распространение вне Дальнего Востока: Китай (Wang, 1963).

Хозяева вне Дальнего Востока: восточный нетопырь (основной хозяин).

Род *CryptoNyssus* Radovsky, 1967

CryptoNyssus flexus Radovsky, 1967 (Рис. 64)

Материал: 6 N1 с ночницы Иконникова, 20 VII 2016; 3 N1 с ночницы Иконникова, 29 VII 2016; N1 с восточной ночницы, 17 VII 2016; 3 N1 с ушана Огнева, 24 VII 2016; N1 с северного кожанка, 24 VII 2016; Зейский государственный природный заповедник.

Распространение на Дальнем Востоке (впервые отмечен в регионе): Амурская область.

Хозяева на Дальнем Востоке: ночница Иконникова, восточная ночница, ушан Огнева, северный кожанок.

Распространение вне Дальнего Востока: голарктический, преимущественно суббореальный вид (Stanyukovich, 1997).

Хозяева вне Дальнего Востока: многие виды гладконосых летучих мышей.

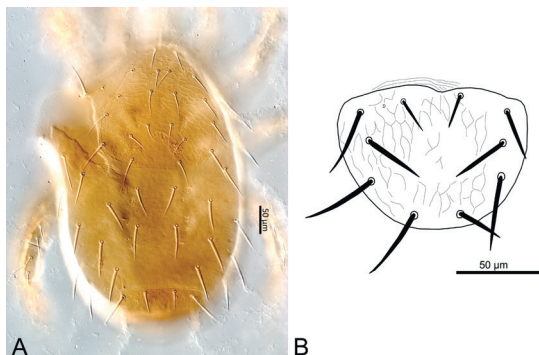


Рис. 64. А. *CryptoNyssus flexus*, протонимфа, дорсально. В. *CryptoNyssus flexus*, протонимфа, пигидиальный щиток

Класс насекомые (Hexapoda)
Отряд Двукрылые (Diptera)
Семейство кровососущие мухи-никтерибииды (Nycteribiidae)

Специфичные кровососки рукокрылых. Крылья редуцированы, ноги крупные, места прикрепления конечностей смещены на дорсальную сторону тела, голова также смещена на дорсальную сторону, придавая этим насекомым сходство с пауками.

На территории Дальнего Востока никтерибииды представлены 13 видами четырех родов (*Basilina*, *Nycteribia*, *Penicillidia*, *Phthiridium*), из которых в российском секторе известны находки 7 видов трех родов.

Род *Basilina* Miranda-Ribeiro, 1903

***Basilina rybini* (Hůrka, 1969)**

Материал: 9 ♀♀, 10 ♂♂ с амурской ночницы, 3–4 IV 2018, пещера Приморский великан; ♀ и ♂ с амурской ночницы, Биробиджан, IX 2012.

Распространение на Дальнем Востоке: Хабаровский край (Медведев и др., 1991), Приморский край (Медведев и др., 1991), Еврейская автономная область (первая находка в регионе).

Хозяева на Дальнем Востоке: восточная ночница (Медведев и др., 1991), амурская ночница (Медведев и др., 1991).

Распространение вне Дальнего Востока: центрально-восточнопалеарктический бореальный вид (Фарафонова, 1999).

Хозяева вне Дальнего Востока: восточная ночница (основной хозяин).

***Basilina truncata* Theodor, 1966**

Распространение на Дальнем Востоке: Хабаровский край (Медведев и др., 1991), Приморский край (Медведев и др., 1991).

Хозяева на Дальнем Востоке: сибирская ночница (основной хозяин) (Медведев и др., 1991), восточная ночница (Медведев и др., 1991), амурская ночница (Медведев и др., 1991), сибирский трубконос (Медведев и др., 1991), восточный длиннокрыл (Медведев и др., 1991).

Распространение вне Дальнего Востока: центрально-восточнопалеарктический бореальный вид (Фарафонова, 1999; Орлова и др., 2017).

Хозяева вне Дальнего Востока: сибирская ночница (Фарафонова, 1999; Орлова и др., 2017).

Род *Nycteribia* Latreille, 1796

Nycteribia allotopa Speiser 1901

Распространение на Дальнем Востоке: Приморский край (Медведев и др., 1991). Япония (Маа, 1967).

Хозяева на Дальнем Востоке: восточный длиннокрыл (Медведев и др., 1991).

Распространение вне Дальнего Востока: Центральная и Юго-Восточная Азия (Маа, 1967).

Хозяева вне Дальнего Востока: виды рода длиннокрылы, *Miniopterus* (Маа, 1967).

***Nycteribia formosana* (Karaman, 1939) (рис. 65)**

Материал: 11 ♀♀, 10 ♂♂ с длиннопалой ночницы, О 3 IV 2018, пещера Приморский великан.

Распространение на Дальнем Востоке: ПримОорскОий край (Медведев и др., 1991; данная публикаций), Сахалинская область (Медведев и др., 1991). Япония (Маа, 1967). Китай (Karaman, 1939). Южная Корея (Kim et al., 2012).

Хозяева на Дальнем Востоке: длиннопалая ночница (основной хозяин) (Медведев и др., 1991; Orlova et al., 2015; собственные данные), восточная ночница (Медведев и др., 1991), сибирская ночница (Kim et al., 2012), ушан Огнева (Медведев и др., 1991), восточный длиннокрыл (Медведев и др., 1991).

Распространение вне Дальнего Востока: Юго-Восточная Азия (Karaman, 1939).

Хозяева вне Дальнего Востока: виды родов *Myotis* и *Miniopterus* (Маа, 1967).

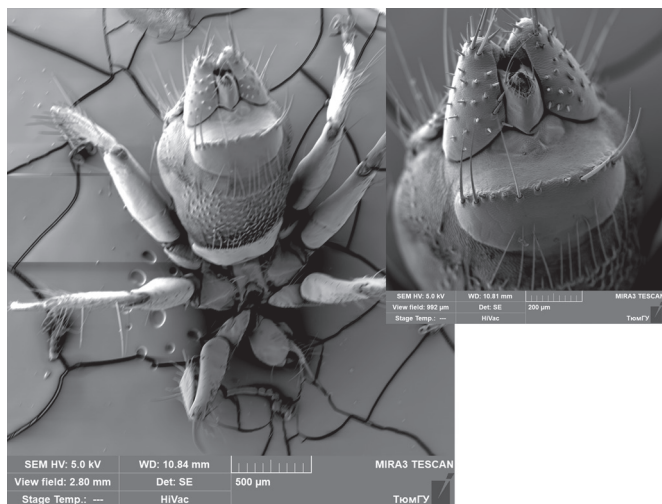


Рис. 65. *Nycteribia formosana*, ♀, общий вид. Вставка: *Nycteribia formosana*, ♀, конец брюшка

Nycteribia quasiocellata Theodor, 1966

Материал: 8 ♀♀, 5 ♂♂ с восточной ночницы 3 IV 2018, пещера Приморский великан.

Распространение на Дальнем Востоке: Магаданская область (Медведев и др., 1991), Амурская область (Медведев и др., 1991), Хабаровский край (Медведев и др., 1991), Приморский край (Медведев и др., 1991; данная публикация), Сахалинская область (Медведев и др., 1991; Orlova et al., 2015).

Хозяева на Дальнем Востоке: восточная ночница (основной хозяин) (Медведев и др., 1991; Orlova et al., 2015), длиннопалая ночница (Медведев и др., 1991), амурская ночница (Медведев и др., 1991), сибирская ночница (Медведев и др., 1991), восточный длиннокрыл (Медведев и др., 1991).

Распространение вне Дальнего Востока: центрально-восточнопалеарктический бореальный вид (Орлова и др., 2013, 2014).

Хозяева вне Дальнего Востока: восточная ночница, сибирская ночница, ночница Иконникова, прудовая ночница, длиннохвостая ночница, остроухая ночница, сибирский трубконос, двухцветный кожан (Фарафонова, 1999; Farafonova, Gornostaev, 2018; собственные данные).

***Nycteribia parvula* Speiser, 1901**

Распространение на Дальнем Востоке: Япония (Маа, 1967). Южная Корея (Kim et al., 2012).

Хозяева на Дальнем Востоке: восточный длиннокрыл (Маа, 1967; Kim et al., 2012).

Распространение вне Дальнего Востока: Юго-Восточная Азия (Маа, 1967; Фарафонова, 1999).

Хозяева вне Дальнего Востока: виды рода *Miniopterus* (Маа, 1967).

***Nycteribia pleuralis* Маа, 1968**

Распространение на Дальнем Востоке: Япония (Satô, Mogi, 2008; Yamauchi et al., 2010). Южная Корея (Маа, 1968; Kim et al., 2012).

Хозяева на Дальнем Востоке: восточная ночница (Satô, Mogi, 2008), амурская ночница (Kim et al., 2012), длиннохвостая ночница (Yamauchi et al., 2010), ночница Иконникова (Yamauchi et al., 2010), уссурийский трубконос (Satô, Mogi, 2008), японский ушан *Plecotus sacrimontis* (Satô, Mogi, 2008).

Распространение вне Дальнего Востока: неизвестно.

Хозяева вне Дальнего Востока: неизвестны.

***Nycteribia uenoi* Маа, 1968**

Распространение на Дальнем Востоке: Южная Корея (Маа, 1968).

Хозяева на Дальнем Востоке: неизвестны.

Распространение вне Дальнего Востока: неизвестно.

Хозяева вне Дальнего Востока: неизвестны.

Род *Penicillidia* Kolenati, 1863

Penicillidia monoceros Speiser, 1900

Материал: 7 ♀♀, 6 ♂♂ с восточной ночницы 3 IV 2018, пещера Приморский великан.

Распространение на Дальнем Востоке: Хабаровский край (Медведев и др., 1991), Приморский край (Медведев и др., 1991; данная публикация), Сахалинская область (Orlova et al., 2015).

Хозяева на Дальнем Востоке: восточная ночница (основной хозяин в Сибири и на Дальнем Востоке) (Медведев и др., 1991), амурская ночница (Медведев и др., 1991; данная публикация),

Распространение вне Дальнего Востока: транспалеарктический преимущественно бореальный вид.

Хозяева вне Дальнего Востока: прудовая ночница (основной хозяин на территории Европы, Урала и Зауралья) (Орлова и др., 2013), водяная ночница, восточная ночница, ночница Иконникова, сибирская ночница (Орлова и др., 2017),

Penicillidia jenynsii (Westwood, 1935)

Распространение на Дальнем Востоке: Приморский край (Медведев и др., 1991). Южная Корея (Маа, 1967; Kim et al., 2012). Китай (Маа, 1967).

Хозяева на Дальнем Востоке: восточный длиннокрыл (Медведев и др., 1991; Маа, 1967; Kim et al., 2012).

Распространение вне Дальнего Востока: Юго-Восточная Азия (Маа, 1967)

Хозяева вне Дальнего Востока: различные виды длиннокрылов (Маа, 1967).

***Penicillidia dufourii tainani* Karaman, 1939**

Распространение на Дальнем Востоке: Япония (единичная находка — Theodor, 1954).

Хозяева на Дальнем Востоке: неизвестны.

Распространение вне Дальнего Востока: Юго-Восточная Азия (Маа, 1967).

Хозяева вне Дальнего Востока: различные виды ночниц, длиннокрылов, подковоносов (Маа, 1967).

Род *Phthiridium* Hermann, 1804

Phthiridium hindlei (Scott, 1936)

Распространение на Дальнем Востоке: Япония (Маа, 1967), Китай (Маа, 1967).

Хозяева на Дальнем Востоке: большой японский подковонос (Маа, 1967).

Распространение вне Дальнего Востока: Юго-Восточная Азия (Маа, 1967).

Хозяева вне Дальнего Востока: различные виды подковоносов (Маа, 1967).

***Phthiridium sawadai* Satō, Mogi, 2008**

Распространение на Дальнем Востоке: Япония (Satō, Mogi, 2008).

Хозяева на Дальнем Востоке: яейямский подковонос *Rhinolophus perditus* (Satō, Mogi, 2008).

Распространение вне Дальнего Востока: неизвестно.

Хозяева вне Дальнего Востока: неизвестны.

Семейство кровососущие мухи-стреблиды (Diptera: Streblidae)

Специализированные эктопаразиты рукокрылых, обитающие преимущественно в тропическом поясе; встречаются как крылатые, так и бескрылые формы. На российской

территории Дальнего Востока представители семейства не отмечены, однако в Японии и Южной Корее известны находки 3 видов двух родов.

Род *Brachytarsina* Macquart, 1851

***Brachytarsina kanoi* Маа, 1967**

Распространение на Дальнем Востоке: Япония (Маа, 1967), Южная Корея (Kim et al., 2012).

Хозяева на Дальнем Востоке: длиннопалая ночница (Маа, 1967), большой японский подковонос (Kim et al., 2012).

Распространение вне Дальнего Востока: неизвестны.

Хозяева вне Дальнего Востока: неизвестно.

***Brachytarsina flavipennis* Masquart, 1851**

Распространение на Дальнем Востоке: Япония (Маа, 1967).

Хозяева на Дальнем Востоке: различные виды подковоносов, длиннокрылов, складчатогубов (Маа, 1967).

Распространение вне Дальнего Востока: широко распространенный в тропиках и субтропиках Старого света вид (Hastriter, 2007).

Хозяева вне Дальнего Востока: преимущественно подковоносы (Hastriter, 2007).

Род *Ascodipteron* Adensamer, 1896

***Ascodipteron speiserianum* Muir, 1912**

Распространение на Дальнем Востоке: Япония (Маа, 1967).

Хозяева на Дальнем Востоке: восточный длиннокрыл (Маа, 1967).

Распространение вне Дальнего Востока: Восточная Азия (Hastriter, 2007).

Хозяева вне Дальнего Востока: различные виды подковоносов и длиннокрылов (Hastriter, 2007).

Отряд блохи (Siphonaptera)

Семейство блохи рукокрылых (Ischnopsyllidae)

Специфичные эктопаразиты рукокрылых, обитают в шерсти животных. На территории Дальнего Востока отмечено 11 видов трех родов, из них в российском секторе — 6 видов двух родов.

Род *Ischnopsyllus* Westwood, 1833

***Ischnopsyllus (Hexactenopsylla) hexactenus* (Kolenati, 1856)**

Распространение на Дальнем Востоке: Камчатский край (Медведев и др., 1991), Хабаровский край (Медведев и др., 1991), Приморский край (Медведев и др., 1991).

Хозяева на Дальнем Востоке: ушан Огнева (основной хозяин) (Медведев и др., 1991), сибирская ночница (Медведев и др., 1991), восточная ночница (Медведев и др., 1991), ночница Иконникова (Медведев и др., 1991), северный кожанок (Медведев и др., 1991), восточный длиннокрыл (Медведев и др., 1991).

Распространение вне Дальнего Востока: транспалеарктический вид.

Хозяева вне Дальнего Востока: различные виды ушанов (основные хозяева) (Медведев, Мазинг, 1987); многие виды гладконосых летучих мышей.

***Ischnopsyllus (H.) comans* Jordan et Rothschild, 1921**

Распространение на Дальнем Востоке: Приморский край (Медведев и др., 1991).

Хозяева на Дальнем Востоке: восточная ночница (Медведев и др., 1991), ночница Иконникова (Медведев и др., 1991), сибирская ночница (Медведев и др., 1991), ушан Огнева (Медведев и др., 1991).

Распространение вне Дальнего Востока: центральноазиатско-дальневосточный суббореальный вид.

Хозяева вне Дальнего Востока: многие виды гладконосых летучих мышей.

***Ischnopsyllus (H.) indicus* Jordan, 1931**

Распространение на Дальнем Востоке: Япония (Kumada, Saito, 1953; Satô, Takahashi, 2014).

Хозяева на Дальнем Востоке: восточный нетопырь (Kumada, Saito, 1953), ночница Иконникова (Satô, Takahashi, 2014)

Распространение вне Дальнего Востока: транспалеарктический суббореальный вид.

Хозяева вне Дальнего Востока: двухцветный кожан *Vespertilio murinus* (основной хозяин).

***Ischnopsyllus (H.) ussuriensis* Medvedev, 1985**

Распространение на Дальнем Востоке: Камчатский край (Медведев и др., 1991), Сахалинская область (Медведев и др., 1991), Приморский край (Медведев и др., 1991).

Хозяева на Дальнем Востоке: сибирская ночница (Медведев и др., 1991), ночница Иконникова (Медведев и др., 1991).

Распространение вне Дальнего Востока: неизвестно.

Хозяева вне Дальнего Востока: неизвестны.

***Ischnopsyllus (Ischnopsyllus) needhami* Hsü, 1935**

Распространение на Дальнем Востоке: Камчатский край (Медведев и др., 1991), Приморский край (Медведев и др., 1991), Сахалинская область (Медведев и др., 1991). Япония (Kumada, Saito, 1953; Satô, Takahashi, 2014).

Хозяева на Дальнем Востоке: восточный нетопырь (Kumada, Saito, 1953), сибирская ночница (Медведев и др., 1991), ночница Иконникова (Медведев и др., 1991), восточный кожан (Satô, Takahashi, 2014), двухцветный кожан (Satô, Takahashi, 2014).

Распространение вне Дальнего Востока: восточнопалеарктический суббореальный вид (степная зона Забайкалья, Китай, Тайвань, Монголия) (Hsü, 1935; Kumada, Saito, 1953; Жовтый и др., 1962; собственные данные).

Хозяева вне Дальнего Востока: восточный кожан (основной хозяин) (Жовтый и др., 1962; собственные данные).

***Ischnopsyllus (I.) elongatus* (Curtis 1832)**

Распространение на Дальнем Востоке: Япония (Yamashita, Naga, 1954).

Хозяева на Дальнем Востоке: восточная вечерница *Nyctalus aviator* (Yamashita, Naga, 1954).

Распространение вне Дальнего Востока: транспалеарктический суббореальный вид.

Хозяева вне Дальнего Востока: различные виды вечерниц.

***Ischnopsyllus (I.) obscurus* (Wagner, 1898)**

Распространение на Дальнем Востоке: Приморский край (Медведев и др., 1991), Япония (Takahashi et al., 2016).

Хозяева на Дальнем Востоке: восточный кожан (Медведев и др., 1991).

Распространение вне Дальнего Востока: транспалеарктический, преимущественно бореальный вид.

Хозяева вне Дальнего Востока: различные виды кожанов и кожанков.

Род *Myodopsylla* Jordan, Rothschild, 1911

***Myodopsylla trisellis* Jordan, 1929 (Рис. 66)**

Распространение на Дальнем Востоке: Камчатский край (Медведев и др., 1991), Хабаровский край (Медведев и др., 1991), Япония (Takahashi et al., 2016).

Хозяева на Дальнем Востоке: сибирская ночница (Медведев и др., 1991; Takahashi et al., 2016), восточная ночница

(Медведев и др., 1991), ночница Иконникова (Медведев и др., 1991), ушан Огнева (Медведев и др., 1991).

Распространение вне Дальнего Востока: палеарктический бореальный вид.

Хозяева вне Дальнего Востока: различные виды ночниц.

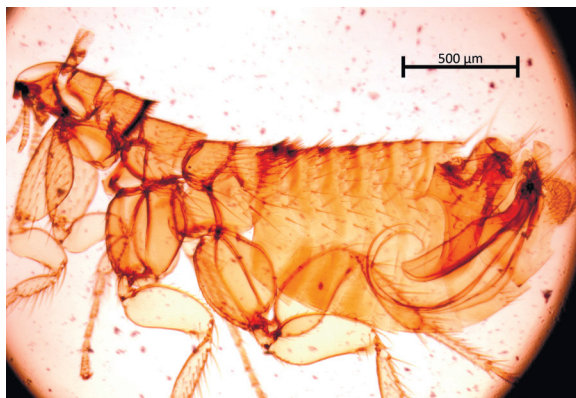


Рис. 65. *Nycteribia formosana*, ♀, общий вид. Вставка: *Nycteribia formosana*, ♀, конец брюшка

Род *Nycteridopsylla* Oudemans, 1906

***Nycteridopsylla dictena* (Kolenati, 1856)**

Распространение на Дальнем Востоке: Япония (Ohno et al., 2008).

Хозяева на Дальнем Востоке: неизвестны.

Распространение вне Дальнего Востока: транспалеарктический суббореальный вид.

Хозяева вне Дальнего Востока: двухцветный кожан (основной хозяин).

***Nycteridopsylla galba* Dampf, 1910**

Распространение на Дальнем Востоке: Япония (Sakaguti, 1957).

Хозяева на Дальнем Востоке: восточная вечерница (Sakaguti, 1957).

Распространение вне Дальнего Востока: Китай (Dampf, 1910; Hsü, 1936).

Хозяева вне Дальнего Востока: восточная вечерница (предположительно основной хозяин).

***Nycteridopsylla sakagutii* Jameson, Suyemoto, 1955**

Распространение на Дальнем Востоке: Япония (Katsuta et al., 2017), Южная Корея (Jameson, Suyemoto, 1955).

Хозяева на Дальнем Востоке: японская широкоушка (Katsuta et al., 2017), алашанский нетопырь (Jameson, Suyemoto, 1955).

Распространение вне Дальнего Востока: Китай (Liu, 2007).

Хозяева вне Дальнего Востока: неизвестны.

ЛИТЕРАТУРА

1. Андреев А. В., Докучаев Н. Е., Кречмар А. В., Чернявский Ф. Б. 2005. Наземные позвоночные Северо-Востока России: каталог-справочник. — Магадан: СВНЦ ДВО РАН. — 315 с.
2. Борисенко А. В. 1999. Мобильная ловушка для отлова рукокрылых. — *Plecotus et al.*, 2: 10–19.
3. Борисенко А. В. 2000. Сравнительная морфология и эволюция женской репродуктивной системы и биология размножения гладконосых рукокрылых (*Vespertilionidae*, *Chiroptera*). — Зоологические Исследования. — № 6. — МГУ, Москва. — 152 с.
4. Борисенко А. В., Панютина А. А. 2001. Разработка метода пространственного картирования рукокрылых. — в: Роль биостанций в сохранении биоразнообразия России (Материалы конференции). — Москва: Ойкос, 16–22.
5. Борисенко А. В., Федяков А. В., Глухов И. А., Панютина А. А. 2001. К изучению пространственно-временной динамики рукокрылых (*Chiroptera*, *Vespertilionidae*) в Подмоскowie. — в: Роль биостанций в сохранении биоразнообразия России (Материалы конференции). — Москва: Ойкос, 22–24.
6. Ботвинкин А. Д. 2002. Летучие мыши в Прибайкалье (биология, методы наблюдения, охрана). — Иркутск: Время странствий. — 208 с.
7. Ботвинкин А. Д. 2011. Смертельные случаи заболевания людей бешенством в Евразии после контактов с рукокрылыми (обзор литературы). — *Plecotus et al.*, 14: 75–86.

8. Брегетова Н. Г. 1956. Гамазовые клещи (Gamasoidea): краткий определитель. — М.; Л.: Изд-во АН СССР. — 243 с.
9. Булатова Н. Ш., Павлова С. В., Банникова А. А., Наджафова Р. С., Быстракова Н. В. 2009. Практика полевой геномики: памятка по сбору проб. Методическое пособие. — Москва: КМК. — 24 с.
10. Булкина Т. М., Крускоп С. В. 2009. Поиск морфологических различий между генетически разнородными бурыми ушанами (*Plecotus auritus* s. lato, Vespertilionidae). — *Plecotus et al.*, 11–12: 3–13.
11. Влащенко А. С., Гукасова А. С. 2009. Разработка метода инвентаризации видового состава и структуры населения рукокрылых. — *Заповідна справа в Україні*, 15 (1): 49–57.
12. Газарян С. В. 2016. О новых находках *Rhinolophus euryale* и недостоверности находок *R. mehelyi* в российской части Западного Кавказа. — *Plecotus et al.*, 19: 41–50.
13. Дарман Ю. А. 1990. Млекопитающие Хинганского заповедника. Благовещенск: АмурКНИИ ДВО АН СССР. — 164 с.
14. Демидович А. П. 1997. Новая находка большого трубконоса (*Murina leucogaster* Milne-Edwards, 1872) в Южном Предбайкалье // *Вестник Иркутской государственной сельскохозяйственной академии*. — Иркутск: 4: 21.
15. Дудорова А. В., Тамбовцева В. Г., Карпунина П. В., Миляева П. А., Лабудина А. А., Староверова В. И., Садков А. С., Глущенко Е. К., Еникеев Р. Р., Белова В. А., Егоршина А. Ю., Климонтов М. В. 2014. Эффективность паутинных сетей как метода изучения локальной фауны рукокрылых. — *Plecotus et al.*, 17: 52–58.
16. Жовтый И. Ф., Зарубина В. Н., Прокопьев В. Н., Шведко Л. П. 1962. Об эктопаразитах рукокрылых Юго-Восточного Забайкалья и прилежащих районов Монгольской

- Народной Республики. — Известия Иркутского государственного противочумного института Сибири и Дальнего Востока, 24(9): 338–343.
17. Иофф И. Г. Скалон О. И. 1954. Определитель блох Восточной Сибири, Дальнего Востока и прилежащих районов. — М.: Медгиз. — 275 с.
 18. Кадетова А. А., Мельникова Ю. А. 2018. Хинганский заповедник (Амурская область) как опорная территория для изучения летучих мышей Среднего Приамурья. — *Plecotus et al.* 21: 35–56.
 19. Казаков Д. В., Горобейко У. В. 2018. Новая находка уссурийского трубконоса (*Murina ussuriensis*) в Приамурье и обзор известных аспектов экологии вида. — *Plecotus et al.*, 21: 79–83.
 20. Казаков Д. В., Суворова А., Павлова К. П. 2017. Рукокрылые Зейского заповедника. — *Амурский зоологический журнал.* — 9 (2): 112–118.
 21. Ковтун М. Ф. 1978. Аппарат локомоции рукокрылых. Киев: Наукова думка. — 230 с.
 22. Кожурина Е. И. 2009. Конспект фауны рукокрылых России: систематика и распространение. — *Plecotus et al.*, 11–12: 71–105.
 23. Кузякин А. П. 1950. Летучие мыши. Москва: Советская наука. — 443 с.
 24. Кузякин А. П. 1980. Обработка рукокрылых для научных коллекций. — в: Кузякин А. П., Панютин К. К. (ред.) Рукокрылые. — Москва: Наука, 289–298.
 25. Кулик И. Л., Кучерук В. В. 1996. Отряд Chiroptera — рукокрылые. — в: Соколов В. Е (ред.) Медицинская териология. Грызуны, хищные, рукокрылые. — Москва: Наука, 168–220.
 26. Медведев С. Г. 1985. Новый вид блох рода *Ischnopsyllus* Westwood (Siphonaptera, Ischnopsyllidae). — *Энтомологическое обозрение*, 6 (2): 436–440.

27. Медведев С. Г., Мазинг М. В. 1987. Блохи семейства *Ischnopsyllidae* (Siphonaptera) Прибалтики. — *Паразитология*, 21 (3): 459–466.
28. Медведев С. Г., Станюкович М. К., Тиунов М. П., Фарфонова Г. В. 1991. Эктопаразиты летучих мышей Дальнего Востока. — *Паразитология*, 25 (1): 27–37.
29. Орлова М. В. 2013. Инвазия специфических эктопаразитов сибирско-дальневосточных видов летучих мышей на Урал. — *Журнал биологических инвазий*, 6 (4): 44–48.
30. Орлова М. В., Орлов О. Л., Крускоп С. В., Берников К. А. 2013. Возможность диагностики криптических видов рукокрылых по специфическим паразитам. — *Известия РАН. Серия биологическая*, 1: 108–110.
31. Орлова М. В., Орлов О. Л., Жигалин А. В. 2014. Новые находки эктопаразитов восточной ночницы *Myotis petax* Hollister, 1912 (Vespertilionidae, Chiroptera) и ревизия ранее сделанных сборов эктопаразитов с *Myotis daubentonii* s. lato Восточной Палеарктики. — *Паразитология*, 48 (4): 315–324.
32. Орлова М. В., Жигалин А. В. 2015. Эктопаразиты летучих мышей о. Кунашир. — *Plecotus* et al. 3: 3–8.
33. Орлова М. В., Жигалин А. В., Хританков А. М. 2015. Новые находки эктопаразитов летучих мышей (Chiroptera: Vespertilionidae) Южной Сибири. — *Паразитология*, 49 (2): 119–127.
34. Орлова М. В., Казаков Д. В., Кравченко Л. Б., Жигалин А. В. 2017. Фауна эктопаразитов сибирской ночницы *Myotis sibiricus* (Chiroptera: Vespertilionidae) с ревизией ранее сделанных сборов с *Myotis brandtii* s. l. и *Myotis mystacinus* s. l. Восточной Палеарктики. — *Паразитология*, 51 (4): 354–365.
35. Орлова М. В., Орлов О. Л., Казаков Д. В., Жигалин А. В. 2017. Фаунистические комплексы эктопаразитов рукокрылых (Chiroptera: Vespertilionidae, Miniopteridae,

- Rhinolophidae, Molossidae) Палеарктики. — Зоологический журнал, 96 (7): 580–868.
36. Охотина М. В., Федоров А. Ю. 1978. Колониальные виды летучих мышей (Chiroptera) южной части Приморского края. — в: Бромлей Г. Ф., Юдин В. Г. (ред.) Экология и зоогеография некоторых позвоночных суши Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 126–136.
 37. Панютин К. К. 1980. Рукокрылые. — в: Кучерук В. В. (ред.) Итоги мечения млекопитающих. — Москва: Наука, 23–46.
 38. Панютина А. А., Корзун Л. П., Кузнецов А. Н. 2012. Полет млекопитающих: от наземных конечностей к крыльям. — Москва, КМК. — 314 с.
 39. Петрова А. Д., Таскаева Е. З. Паразитические гемазодные клещи летучих мышей из юго-восточной части Китайской Народной Республики (Mesostigmata: Spinturnicidae, Macronyssidae). — Бюллетень МОИП, 80: 58–64.
 40. Снитько В. П. 2001. Дистанционный захват — приспособление для отлова рукокрылых в их убежищах. — *Plecotus et al.*, 4: 3–7.
 41. Снитько В. П., Снитько Л. В. 2012. Методы установки и использования паутинных сетей для отлова рукокрылых. — Зоологический журнал, 91(12): 1520–1526.
 42. Станюкович М.К. 1990. Новый вид клеща *Macronyssus evansi* (Parasitiformes: Gamasina) с летучих мышей. *Паразитология*, 24(1): 71–73.
 43. Станюкович М. К. 1993. Гемазовые клещи летучих мышей России и сопредельных стран (Gamasina: Spinturnicidae, Macronyssidae): автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Санкт-Петербург. — 16 с.
 44. Стрелков П. П., Шаймарданов Р. Е. 2001. Корнцанг для дистанционного захвата летучих мышей и переносная лесенка конструкции Бутовского. Немного о Бутовском. — *Plecotus et al.*, 4: 8–12.

45. Тиунов М. П. 1984. Отряд Chiroptera Blumenbach, 1779 — Рукокрылые. — в: Кривошеев В. Г. (ред.) Наземные млекопитающие Дальнего Востока. — М.: Наука, 73–102.
46. Тиунов М. П. 1985. Зимующие рукокрылые (Chiroptera) юга Дальнего Востока СССР. — Зоологический журнал, 64 (10): 1595–1599.
47. Тиунов М. П. 1989. Постнатальный рост и развитие восточного кожана *Vespertilio superans* (Chiroptera). — Зоологический журнал, 68 (11): 156–160.
48. Тиунов М. П. 1992а. Рукокрылые заповедника «Кедровая падь». — в: Макаrenchенко Е. А. (ред.) Современное состояние флоры и фауны заповедника «Кедровая падь». — Владивосток: Дальнаука, 142–144.
49. Тиунов М. П. 1992b. Роды, постнатальный рост и развитие детенышей у кожановидного нетопыря *Hypsugo savii* (Chiroptera). — Зоологический журнал, 71 (6): 91–95.
50. Тиунов М. П. 1997. Рукокрылые Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука. — 134 с.
51. Тиунов М. П., Селезнева Т. А. 2005. К фауне рукокрылых острова Сахалин. — *Plecotus et al.*, 8: 74–76.
52. Фарафонова Г. В. 1984. Никтерибииды Советского Союза (Diptera, Nycteribiidae). — в: Двукрылые фауны СССР и их роль в экосистемах. — Л.: Наука, 130–131.
53. Фарафонова Г. В. 1987. Новые данные по никтерибиидам фауны СССР. — в: Двукрылые насекомые и их значение в сельском хозяйстве. — Л.: Наука, 107–108.
54. Фарафонова Г. В. 1999. Семейство Nycteribiidae. — в: Лер П. А. (ред.) Определитель насекомых Дальнего Востока России. 6 (1): Двукрылые и блохи. Владивосток: Дальнаука. — 581–588 с.
55. Щелканов М. Ю., Попова А. Ю., Дедков В. Г., Акимкин В. Г., Малеев В. В. 2020. История изучения и современная классификация коронавирусов (Nidovirales: Coronaviridae). — *Russian Journal of Infection and Immunity*, 10 (2): 221–246.

56. Adams A. M., Jantzen M. K., Hamilton R. M., Fenton B. 2012. Do you hear what I hear? Implications of detector selection for acoustic monitoring of bats. — *Methods in Ecology and Evolution*, 3 (6): 992–998.
57. Ah H. S., Radovsky F. J. 1967. Notes on *Steatonyssus Kolenati* in Korea with description of a new species (Acarina: Macronyssidae). — *Journal of parasitology*. — 53(2): 419–431.
58. Ahlén I. 1990. Identification of bats in flight. Stockholm: Swedish Soc. For Conservation of Nature. — 50 pp.
59. Amador L. I., Arevalo R. L. M., Almeida F. C., Catalano S. A., Giannini N. P. 2018. Bat systematics in the light of unconstrained analyses of a comprehensive molecular supermatrix. — *J. Mammalian Evolution*, 25: 37–70.
60. Ao L., Mao X., Nei W., Gu X., Feng Q., Wang J., Su W., Wang Y., Volleth M., Yang F. 2007. Karyotypic evolution and phylogenetic relationships in the order Chiroptera as revealed by G-banding comparison and chromosome painting. — *Chromosome Research*, 15: 257–267.
61. Appleton B. R., McKenzie J. A., Christidis L. 2004. Molecular systematics and biogeography of the bent-wing bat complex *Miniopterus schreibersii* (Kuhl, 1817) (Chiroptera: Vespertilionidae). — *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31(2): 431–439.
62. Baker R. J., Novacek M. J., Simmons N. B. 1991. On the monophyly of bats. — *Systematic Zoology*, 40 (2): 216–231.
63. Benedict F. A. 1957. Hair structure as a generic character in bats. — *University of California Publications in Zoology*, 59: 285–548.
64. Bogdanowicz W., Csada R. D., Fenton M. B. 1997. Structure of noseleaf, echolocation, and foraging behavior in the Phyllostomidae (Chiroptera). — *J. Mammalogy*, 78 (3): 942–953.

65. Borissenko A. V. 1999. Life-history models and the diversity of reproductive strategies in vespertilionid bats (Chiroptera: Vespertilionidae). — *Folia Theriologica Estonica*, 4: 34–75.
66. Bradley R. D., Baker R. J. 2001. A test of the genetic species concept: cytochrome-b sequences and mammals. — *Journal of Mammalogy*, 82 (4):960–973.
67. Brook C. E., Boots M., Chandran K., Dobson A. P., Drosten C., Graham A. L., Grenfell B. T., Müller M. A., Ng M., Wang L.- F., van Leeuwen A. 2020. Accelerated viral dynamics in bat cell lines, with implications for zoonotic emergence. — *eLife*, 9: e48401.
68. Ciechanowski M. 2002. Community structure and activity of bats (Chiroptera) over different water bodies. — *Mammalian Biology*, 67: 276–285.
69. Constantine D. G. 1990. Health precautions for bat researchers. — in: Kunz T. H. (ed.) *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. Washington — London: Smithsonian Institution Press, 491–528.
70. Csorba G., Chou C. H., Ruedi M., Görföl T., Motokawa M., Wiantoro S., Thong V. D., Son N. T., Jiang, Tinglei, Sun, Keping, Chou, Chenghan, Zhang, Zhenzhen, Feng, Jiang. 2010. First record of *Myotis flavus* (Chiroptera: Vespertilionidae) from mainland China and a reassessment of its taxonomic status. — *Zootaxa*, 2414: 41–51.
71. Csorba G., Chou C. H., Ruedi M., Görföl T., Motokawa M., Wiantoro S., Thong V. D., Son N. T., Lin L. K., Furey N. 2014. The reds and the yellows: a review of Asian *Chrysopteron* Jentink, 1910 (Chiroptera: Vespertilionidae: *Myotis*). — *Journal of Mammalogy*, 95(4): 663–678.
72. Dampf A. 1910. Eine neue *Nycteridopsylla* aus Shanghai. — *Zoologische Anzeiger*, 36: 11–15.
73. Dobson G. E. 1875. Conspectus of the suborders, families and genera of Chiroptera arranged according to their natural affinities. — *Annals and Magazine of Natural History*, XVI (4): 345–357.

74. Eiting T. P., Gunnell G. F. 2009. Global completeness of the bat fossil record. — *J. Mamm. Evol.*, 16: 151–173.
75. Farafonova G. V., Gornostaev N. G. 2018. Review of nycteribiid flies (Diptera: Nycteribiidae) of Russia. — *Russian Entomological Journal*, 27 (4): 435–438.
76. Faure P. A., Re D. E., Clare E. L. 2009. Wound healing in the flight membranes of big brown bats. — *Journal of Mammalogy*, 90 (5): 1148–1156.
77. Feijó A., Wang Y., Sun J., Li F., Wen Z., Ge D., Xia L., Yang Q. 2019. Research trends on bats in China: A twenty-first century review. — *Mammalian Biology*, 98: 163–172.
78. Fenton M. B. 1995. Natural History and Biosonar Signals. — in: Fay R. R., Popper A. N. (eds.) *Hearing by bats*. Springer-Verlag, 37–86.
79. Fenton M. B., Crerar L. M. 1984. Cervical Vertebrae in Relation to Roosting Posture in Bats. — *J. Mammalogy*, 65 (3): 395–403.
80. Fenton M. B., Mubareka S., Tsang S. M., Simmons N. B., Becker D. J. 2020. COVID-19 and threats to bats. — *FACETS Journal*, 5: 349–352.
81. Ferguson J. W. H. 2002. On the use of genetic divergence for identifying species. — *Biological Journal of the Linnean Society*, 75: 509–516.
82. Findley J. S. 1976. The structure of bat communities. — *The American Naturalist*, 110 (971): 129–139.
83. Foley N. M., Vu Dinh Thong, Soisook P., Goodman S. M., Armstrong K. N., Jacobs D. S., Puechmaille S. J., Teeling M. C. 2014. How and why overcome the impediments to resolution: lessons from rhinolophid and hipposiderid bats. — *Mol. Biol. Evol.*, 32 (2): 313–333.
84. Freeman P. W., Lemen C. A. 2009. Puncture-resistance of gloves for handling bats. — *The Journal of Wildlife Management*, 73 (7): 1251–1254.
85. Fukui D. 2009. *Barbastella leucomelas* (Cretzschmar, 1826). — in: Ohdachi S. D., Ishibashi Y., Iwasa M. A., Saitoh T. (eds).

The wild mammals of Japan. Kyoto: Shoukadoh Book Sellers & the Mammalogical Society of Japan. — 84–85.

86. Funakoshi, K., Kawai, K., Harada, M., Arai, S. and Watanabe, H. 2015. First record of the Japanese long-eared bat, *Plecotus sacrimontis*, in the Kyushu district, Japan, with the special reference to variations in their external characters, skulls, echolocation calls and mitochondrial cytochrome b sequences. *Honyurui Kagaku (Mammalian Science)* 55 (2): 125–132.
87. Gaisier J. 1979. Ecology of bats. — in: Stoddard D.M. (ed.) *Ecology of small mammals*. London: Chapman and Hall, 281–342.
88. Gaisler J., Zukal J., Rehak Z., Homolka M. 1998. Habitat preference and flight activity of bats in a city. — *J. Zoology (London)*, 244: 439–445.
89. Ge X., Li J., Yang X., Chmura A. A., Zhu G., Epstein J. H., Mazet J. K., Hu B., Zhang W., Peng C., Zhang Y.- J., Luo C.- M., Tan B., Wang N., Zhu Y., Cramer G., Zhang S.- Y., Wang L.- F., Daszak P., Shi Z.- L. 2013. Isolation and characterization of a bat SARS-like coronavirus that uses the ACE2 receptor. — *Nature*, 503: 535–538.
90. Giannini N. P., Simmons N. B. 2007. Element homology and the evolution of dental formulae in Megachiropteran bats (Mammalia: Chiroptera: Pteropodidae). — *American Museum Novitates*, 3559: 1–27.
91. Griffin D.R. 1986. *Listening in the Dark. The Acoustic Orientation of Bats and Man*. Reprint. Ithaca and London: Cornell Univ. Press. — 415 pp.
92. Gukasova A., Vlaschenko A. 2011. Effectiveness of mist-netting of bats (Chiroptera, Mammalia) during the non-hibernation period in oak forests of Eastern Ukraine. — *Acta Zoologica Cracoviensia*, 54A (1–2): 77–93.
93. Gunnell G. F., Simmons N. B. 2005. Fossil evidence and the origin of bats. — *J. Mamm. Evol.*, 12: 209–246.

94. Hastriter M. W. 2007. A review of Ascodipterinae (Diptera: Streblidae) of the Oriental and Australasian regions with a description of three new species of *Ascodipteron* Adensamer and a key to the subfamily. — *Zootaxa*, 1636: 1–32.
95. Heiker L. M., Adams R. A., Ramos, C. V. 2018. Mercury Bioaccumulation in Two Species of Insectivorous Bats from Urban China: Influence of Species, Age, and Land Use Type. — *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 75: 585–593.
96. Hill J. E., D. L. Harrison 1987. The baculum in the Vespertilioninae (Chiroptera: Vespertilionidae) with a systematic review, a synopsis of *Pipistrellus* and *Eptesicus*, and the description of a new genus and subgenus. — *Bull. Brit. Mus. natr. Hist. (Zool.)*, 52 (7): 225–305.
97. Hill J. E., Smith J. D. 1984. *Bats: A Natural History*. Univ. Texas Press, Austin. — 243 pp.
98. Hooper S. R., Reeder S. A., Hansen E. W., Van Den Bussche R. A. 2003. Molecular phylogenetics and taxonomic review of Noctilionoid and Vespertilionoid bats (Chiroptera: Yangochiroptera). — *Journal of Mammalogy*, 84 (3): 809–821.
99. Horaček I., Hanák V. 1984. Comments on the systematics and phylogeny of *Myotis nattereri* (Kuhl, 1818). — *Myotis*, 21–22: 20–29.
100. Horacek I., Spoutil F. 2012. Why tribosphenic? On variation and constraints in developmental dynamics of chiropteran molars. — in: Gunnell G. F., Simmons N. B. (eds.) *Evolutionary History in Bats: Fossils, Molecules and Morphology*. Cambridge Studies in Morphology and Molecules — New Paradigms in Evolutionary Biology. Cambridge University Press, Cambridge, 410–455.
101. Howell D. J., Hodgkin N. 1976. Feeding adaptations in the hairs and tongues of nectar-feeding bats. — *Journal of Morphology*, 148 (3): 329–336.

102. Hsü J. 1935. Two new species of insect parasites of the bat in Soochow. — Peking Natural History Bulletin, 9 (4) 293–298.
103. Huang Z., Whelan C. V., Foley N. M., Jebb D., Touzalin F., Petit E. J., Puechmaille S. J., Teeling E. C. 2019. Longitudinal comparative transcriptomics reveals unique mechanisms underlying extended healthspan in bats. — Nature Ecol. and Evol. 3 (7): 1110–1120.
104. Hutcheon J. M., Kirsch J. A. W. 2006. A moveable face: deconstructing the Microchiroptera and a new classification of extant bats. — Acta Chiropterologica, 8 (1): 1–10.
105. Hutson A. M., Mickleburgh S. P., Rasey P. A. 2001. Microchiropteran Bats: Global status survey and conservation Action Plan. IUCN. — 256 pp.
106. Jameson E. W., Suyemoto W. 1955. Nycteridopsylla sakagutii, a new bat flea from Korea. — Japanese Journal of Sanitary Zoology, 6: 19–20.
107. Jiang T., Sun K., Chou, C., Zhang, Z., Feng, J. 2010. First record of *Myotis flavus* (Chiroptera: Vespertilionidae) from mainland China and a reassessment of its taxonomic status. — Zootaxa, 2414 (1): 41–51.
108. Jones C., McShea W. J., Conroy M. J., Kunz T. H. 1996. Capturing mammals. — in: Wilson D. E., Cole F. R., Nichols J. D., Rudran R., Foster M. S. (eds.) Measuring and monitoring biological diversity. Standard methods for mammals. Washington — London: Smithsonian Institution Press, 115–155.
109. Jones K. E., Russ J. A., Bashta A.- T., Bilhari Z., Catto C., Csoz I., Gorbachev A., Gyorfı P., Hughes A., Ivashkiv I., Koryagina N., Kurali A., Langton S., Collen A., Margiean G., Pandourski 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. — In: Collen B., Pettorelli N., Baillie J. E. M., Durant S. M. (eds.). Biodiversity

- Monitoring and Conservation: Bridging the Gap between Global Commitment and Local Action. Wiley-Blackwell, 213–247.
110. Jung K., Threlfall C. G. 2016. Urbanisation and Its Effects on Bats — A Global Meta-Analysis. — in: Voigt C., Kingston T. (eds). *Bats in the Anthropocene: Conservation of Bats in a Changing World*. Springer, Cham. 13–33.
111. Juste, J., Benda, P., Garcia-Mudarra, J. L., & Ibáñez, C. 2013. Phylogeny and systematics of Old World serotine bats (genus *Eptesicus*, Vespertilionidae, Chiroptera): an integrative approach. — *Zoologica Scripta*, 42 (5): 441–457.
112. Kalka M. B., Smith A. R., Kalko E. K. V. 2008. Bats Limit Arthropods and Herbivory in a Tropical Forest. — *Science*, 320 (5872): 71.
113. Karaman Z. 1939. Beitrag zur Kenntnis der Nycteribien. II. — *Annales Musei Serbiae Meridionalis*, Skoplje, 1 (3): 31–44.
114. Katsuta S., Satoh A., Miyake T., Yamamoto T., Ohno M. 2017. First record of a bat flea *Nycteridopsylla sakagutii* (Siphonaptera: Ischnopsyllidae) in Japan. — *Bulletin of Museum of Natural and Environmental History*, Shizuoka, 10: 15–19.
115. Kim M. H., Lee H. P., Kang B. C. 1992. Studies on mites parasitic on bats in Korea (Acari: Mesostigmata, Spinturnicidae). *Korean arachnology*, 7 (2): 195–200. [In Korean with English summary].
116. Kim H. C., Han S. H., Dick C. W., Choi Y. G., Chong S. T., Klein T. A., Rueda L. M. 2012. Geographical distribution of bat flies (Diptera: Nycteribiidae and Streblidae), including two new records, *Nycteribia allotopa* and *N. formosana*, collected from bats (Chiroptera: Rhinolophidae and Vespertilionidae) in the Republic of Korea. — *Journal of Vector Ecology*, 37 (2): 333–337.
117. Koopman K. F. 1970. Zoogeography of bats. — in: Slaughter B. H., Walton D. W. (eds.) *About bats — a chiropteran*

- symposium. Dallas: Southern Methodist University Press, 29–50.
118. Koopman K. F. 1994. Chiroptera: Systematics, VIII. Mammalia, part 60. — 217 p.
119. Koopman K. F., MacIntyre G. T. 1980. Phylogenetic analysis of chiropteran dentition. — in: Wilson D. E., Gardner A. L. (eds.) Proceedings of the Fifth International Bat Research Conference. Lubbock: Texas Tech University Press, 279–288.
120. Kruskop S. V. 2005. Towards the taxonomy of the Russian *Murina* (Vespertilionidae, Chiroptera). — Russian Journal of Theriology, 4 (2): 91–99.
121. Kruskop S. V., Borisenko A. V., Ivanova N. V., Lim B. K., Iger J. L. 2007. The use of DNA barcodes for identifying phylogeographic breaks among bats of Eastern Palaearctic. — In: Molecular Genetic Bases of Biodiversity of Mammals of Holarctic. Moscow: KMK Scientific Press, 115–121.
122. Kruskop S. V., Borisenko A. V., Ivanova N. V., Lim B. K., Iger J. L. 2012. Genetic diversity of northeastern Palaearctic bats as revealed by DNA barcodes. — Acta Chiropterologica, 14 (1): 1–14.
123. Kruskop S. V., Kawai K., Tiunov M. P. 2019. Taxonomic status of the barbastes (Chiroptera: Vespertilionidae: *Barbastella*) from the Japanese archipelago and Kunashir Island. — Zootaxa, 4567 (3): 461–476.
124. Kumada N., Saito Y. 1953. A note on the occurrence of a species of bat fleas in Niigata City, Japan. Medical Entomology and Zoology, 4 (1–2): 14.
125. Kunz T. H., Rudran R., Gurri-Glass G. 1996. Human health concern. — in: Wilson D. E., Cole F. R., Nichols J. D., Rudran R., Foster M. S. (eds.) Measuring and monitoring biological diversity. Standard methods for mammals. Washington — London: Smithsonian Institution Press, 255–264.

126. Kunz T. H. (ed.) 1990. Ecological and behavioral methods for the study of bats. Washington — London: Smithsonian Institution Press. — 533 pp.
127. Kunz T. H., Kurta A. 1988. Capture methods and holding devices. — in: Kunz T. H. (ed.) Ecological and behavioral methods for the study of bats. Washington — London: Smithsonian Institution Press, 1–29.
128. Kuzmin I. V., Botvinkin A. D., Poleschuk E. M., Orciari L. A., Rupprecht C. E. 2006. Bat rabies surveillance in the former Soviet Union. — *Developments in Biologicals*, 125: 273–282.
129. Lack J. B., Roehrs Z. P., Stanley C. E., Ruedi M., Van den Bussche R. A. 2010. Molecular phylogenetics of *Myotis* indicate familial-level divergence for the genus *Cistugo* (Chiroptera). — *J. Mammalogy*, 91 (4): 976–992.
130. Leonova G. N., Somova L. M., Belikov S. I., Kondratov I. G., Plekhova N. G., Krylova N. V., Pavlenko E. V., Tiunov M. P., Tkachev S. E. 2013. The Fatal Case of Lyssavirus Encephalitis in the Russian Far East. — in: Sergey Tkachev (ed). Encephalitis. InTech. 231–250.
131. Liu Quan. 2007. Ischnopsyllidae. — in: Wu Houyong (ed.). *Fauna Sinica Insecta Siphonaptera* Second edition. Science Press, Beijing. 959–1040. [In Chinese].
132. Lin L. K., Furey N. 2014. The reds and the yellows: a review of Asian Chrysopteron Jentink, 1910 (Chiroptera: Vespertilionidae: *Myotis*). — *Journal of Mammalogy*, 95 (4), 663–678.
133. Liu Y, Lun X. W., Li Z. X., Jin L. R., Zhang X. C., Feng J. 2005. A new record of Vespertilionidae in Jilin province. — *Chinese Journal of Zoology*, 40 (1): 101–103.
134. Maa T. C. 1967. A synopsis of Diptera pupipara of Japan. — *Pacific Insects*. 9: 727–760.
135. Maa T. 1968. Results of the Speleological Survey in South Korea 1966. XII. Streblid and nycteribiid flies from South Korea. — *Bulletin of Natural History Museum*. 11: 385–396.

136. Matveev V. A., Kruskop S. V., Kramerov D. A. 2005. Revalidation of *Myotis petax* Hollister, 1912, and its new status in connection with *M. daubentonii* (Kuhl, 1817) (Vespertilionidae, Chiroptera). — *Acta Chiropterologica*, 7 (1): 23–37.
137. McKenna M. C., Bell S. K. (eds.) 1997. Classification of mammals; above the species level. — Columbia University Press, New York. — 631 pp.
138. Micherdzinski W. 1980. Eine Taxonomische Analyse der Familie Macronyssidae, Oudemans, 1936. I: Subfamilie Ornithonyssinae, Lange, 1958 (Acarina: Mesostigmata). Warszawa: Polska Akad. Nauk. — 254 p.
139. Mickleburgh S. P., Hutson A. M., Racey P. A. 2002. A review of the global conservation status of bats. — *Oryx*, 36 (01): 18–34.
140. Miller-Butterworth C., Murphy W., O'Brien S., Jacobs D., Springer M., Teeling E. 2007. A family matter: Conclusive resolution of the taxonomic position of the long-fingered bats, *Miniopterus*. — *Molecular Biology and Evolution*, 24 (7): 1553–1561.
141. Murphy W. J., Eizirik E., O'Brien S. J., Madsen O., Scally M., Douady C. J., Teeling E. C., Ryder O. A., Stanhope M. J., de Jong W. W., Springer M. S. 2001. Resolution of the early placental mammal radiation using Bayesian phylogenetics. — *Science*, 294 (5550): 2348–2351.
142. Neuweiler G. 1990. Auditory adaptations for prey capture in echolocating bats. — *Physiol. Review*, 70: 615–641.
143. Nishihara H., Hasegawa M., Okada N. 2006. Pegasoferae, an unexpected mammalian clade revealed by tracking ancient retroposon insertions. — *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 103: 9929–9934.
144. Norberg U. M. 1990. Vertebrate flight. Springer-Verlag, Berlin. — 291 pp.
145. Norberg U. M., Fenton M. B. 2008. Carnivorous bats? — *Biol. J. of the Linnean Society*, 3 (4): 383–394.

146. Norberg U. M., Rayner J. M. V. 1987. Ecological morphology and flight in bats (Mammalia; Chiroptera): Wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B, Biological Sciences*, 316 (1179): 335–427.
147. Novacek M. J., Wyss A. R., McKenna M. C. 1988. The major groups of eutherian mammals. —in: Benton M. J. (ed.). *The phylogeny and classification of the tetrapods, Volume 2. Mammals. Systematics Association Special Volume No 35B.* Oxford: Clarendon Press, 31–71.
148. Nowak R. M. 1994. *Walker's Bats of the World.* Johns Hopkins Univ. Press, Baltimor, London. — 288 pp.
149. Ohno M., Tomioka Y., Goto J. 2008. First record of *Nycteridopsylla dictena* (Kolenati) in Japan. — *Proceeding of the 68th Annual Meeting of Entomological Society of Japan*, p. 29 [In Japanese]
150. Orlova M. V., Zhigalin A. V., Zhigalina D. I. 2015. Parasitic gamasid mites (Acari: Mesostigmata) associated with bats (Chiroptera: Vespertilionidae) on Kunashiri Island, with a description of a new species *Spinturnix uchikawai* sp. nov. — *Acta arachnologica*, 64 (1): 27–31.
151. Orlova M. V., Laverty T. M., Reeves W. K., Gratton E. M., Davies M. L. 2020. The first record of the spinturnicid mite *Spinturnix kolenatii* Oudemans, 1910 (Mesostigmata: Gamasina: Spinturnicidae) from the long-tailed serotine bat *Eptesicus hottentotus* A. Smith, 1833 (Chiroptera: Vespertilionidae) in Africa. — *International Journal of Acarology*, 46 (3): 160–164.
152. Pettigrew J. D. 1986. Flying primates? Megabats have the advanced pathway from eye to midbrain. — *Science*, 231: 1304–1306.
153. Prasad V. 1969. Bat mites (Acarina: Spinturnicidae) mainly from south-east Asia and the Pacific region. — *Acarologia*, 11: 657–677.

154. Racey P. A. 1990. Reproductive assessment. — in: Kunz T. H. (ed.) Ecological and behavioral methods for the study of bats. Washington — London: Smithsonian Institution Press, 31–45.
155. Ravel, A., Marivaux, L., Tao Qi, Yuan-Qing Wang, Beard, K. C. 2013. New chiropterans from the middle Eocene of Shanghuang (Jiangsu Province, Coastal China): new insight into the dawn horseshoe bats (Rhinolophidae) in Asia. — *Zoologica Scripta*, 43 (1): 1–23.
156. Riskin D., Bertram J. E. A., Hermanson J. 2016. The evolution of terrestrial locomotion in bats: The bad, the ugly, and the good. In: Bertram J. E. A. (ed.) Understanding mammalian locomotion: Concepts and applications. Hoboken, NJ: Wiley Blackwell: 307–323.
157. Ruedi M., Stadelmann B, Gager Y., Douzery E. J. P., Francis C. M., Lin L.- K., Guillén-Servent A., Cibois A. 2013. Molecular phylogenetic reconstructions identify East Asia as the cradle for the evolution of the cosmopolitan genus *Myotis* (Mammalia, Chiroptera). — *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 69: 437–449.
158. Rudnick A. 1960. A revision of the mites of the family Spinturnicidae. Berkeley: University of California publications in entomology. — 128 p.
159. Rydell J., Bushby A., Cosgrove C. C., Racey P. A. 1994. Habitat use by bats along rivers in north-east Scotland. — *Folia Zoologica*, 43: 417–424.
160. Rydell J., Nyman S., Eklöf J., Jones G., Russo D. 2017. Testing the performances of automated identification of bat echolocation calls: A request for prudence. — *Ecological Indicators*, 78: 416–420.
161. Rydell J., Speakman J. R. 1995. Evolution of nocturnality in bats: Potential competitors and predators during their early history. — *Biol. J. Linnean Society*, 54: 183–191.
162. Sakaguti K. 1957. A Species of Bat Flea, *Nycteridopsylla galba* Dampf, 1910 Unreported in Japan, with Description of

- the Female Sex. — Japanese Journal of Sanitary Zoology, 8: 171–173.
163. Sano A. 2009. *Tadarida insignis* (Blyth, 1861). — in: Ohdachi S. D., Ishibashi Y., Iwasa M. A., Saitoh T. (eds). The wild mammals of Japan. Kyoto: Shoukadoh Book Sellers & the Mammalogical Society of Japan. 124–125.
164. Satō M., Mogi M. 2008. First descriptions of the males of *Ornithomya candida* Maa and *Nycteribia pleuralis* Maa: Diptera: Hippoboscidae and Nycteribiidae. — Medical entomology and zoology. 59 (1): 19–23.
165. Satō M., Takahashi M. 2014. Records of bat fleas from Hokkaido. — Rishiri studies, 33: 73–75.
166. Schutt Jr. W. A. 1993. Digital Morphology in the Chiroptera: the passive digital lock. — Acta Anatomica, 148: 219–227.
167. Simmons N. B. 1993. Morphology, function, and phylogenetic significance of pubic nipples in bats (Mammalia, Chiroptera). — American Museum Novitates, 3077: 1–33.
168. Simmons N. B. 2005. Order Chiroptera. — In: Wilson D. E., Reeder D. M. (eds). Mammal species of the World: A taxonomic and geographic reference, 3rd ed. 1. Baltimore: John Hopkins University Press, 312–529.
169. Simmons N. B., Geisler J. H. 1998. Phylogenetic relationships of *Icaronycteris*, *Archeonycteris*, *Hassianycteris*, and *Palaeochiropteryx* to extant bat lineages, with comments on the evolution of echolocation and foraging strategies in microchiroptera. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 235:1–182.
170. Simmons N. B., Seymour K. L., Habersetzer J., Gunnell G. F. 2008. Primitive Early Eocene bat from Wyoming and the evolution of flight and echolocation. — Nature, 451: 818–821.
171. Smith T., Habersetzer J., Simmons N. B., Gunnell G. F. 2012. Systematics and paleobiogeography of early bats. — in: Gunnell G. F., Simmons N. B. (eds.) Evolutionary History of Bats. Fossils, Molecules and Morphology. Cambridge University Press. pp. 23–66.

172. Spitzenberger F., Strelkov P. P., Winkler H., Haring E. 2006. A preliminary revision of the genus *Plecotus* (Chiroptera, Vespertilionidae) based on genetic and morphological results. — *Zoologica Scripta*, 35: 187–230.
173. Stanyukovich M. K. 1995. *Spinturnix bregetovae* sp. nov. (Gamasina: Spinturnicidae), a new species of parasitic mite from bats. — *Acarina*, 3 (1–2): 105–122.
174. Stanyukovich M. K. 1997. Keys to the gamasid mites (Acari: Parasitiformes, Mesostigmata, Macronyssosidea et Laelaptoidea) parasiting bats (Mammalia, Chiroptera) from Russia and adjacent countries. — *Rudolstädter naturhistorische Schriften*, 7: 13–46.
175. Storch G., Sigé B., Habersetzer J. 2002. *Tachypteran franzeni* n. gen., n. sp., earliest emballonurid bat from the Middle Eocene of Messel (Mammalia, Chiroptera). — *Paläontologische Zeitschrift*, 76: 189–199.
176. Strait S. G. 1993. Molar morphology and food texture among small-bodied insectivorous mammals. — *Journal of Mammalogy*, 74: 391–402.
177. Sun, K., Feng, J., Jin, L., Liu, Y., Jiang, Y. 2008. Identification of sympatric bat species by the echolocation calls. *Frontiers of Biology in China*, 3 (2): 227–231.
178. Takahashi M., Misumi H., Kawai K., Sato M. 2016. The first finding of a bat flea *Myodopsylla trisellis* (Siphonaptera: Ischnopsyllidae) on *Myotis gracilis* (Chiroptera: Vespertilionidae) in Japan. *Medical Entomology and Zoology*, 67 (1): 29–33.
179. Teeling E. C. 2009. Hear, hear: the convergent evolution of echolocation in bats? — *Trends in Ecology and Evolution*, 24 (7): 351–354.
180. Teeling E. C., Madsen O., Van den Bussche R. A., De Jong W. W., Stanhope M. J., Springer M. S. 2002. Microbat paraphyly and the convergent evolution of a key innovation in Old World rhinolophoid microbats. — *PNAS*, 99 (3): 1431–1436.

181. Teeling E. C., Springer M. S., Madsen O., Bates P. J. J., O'Brien S. J., Murphey W. J. 2005. A molecular phylogeny for bats illuminates biogeography and the fossil record. — *Science*, 307: 580–584.
182. Theodor O. 1954. Nycteribiidae. — in: E. Lindner (ed). *Die Fliegen der paläarktischen Region*. Band 12. Stuttgart: Germany, 1–43.
183. Thewissen J. G. M., Babcock S. K. 1992. The origin of flight in bats. — *BioScience*, 42 (5): 340–345.
184. Tideman C. R., Woodside D. P. 1978. A collapsible bat-trap and a comparison of results obtained with the trap and with mist-nets. — *Australian Wildlife Research*, 5: 355–362.
185. Tian L., Liang B., Maeda K., Metzner W., Zhang S. 2004. Molecular studies on the classification of *Miniopterus schreibersii* (Chiroptera: Vespertilionidae) inferred from mitochondrial cytochrome b sequences. — *Folia Zoologica*, 53 (3): 303–311.
186. Tiunov M.P. 2016. Changes in the fauna of bats in the Russian Far East since the late Pleistocene. — *Quaternary International*, 425: 464–468.
187. Tsang S. M., Cirranello A. L., Bates P. J. J., Simmons N. B. 2016. The Roles of Taxonomy and Systematics in Bat Conservation. — in: Voigt C., Kingston T. (eds). *Bats in the Anthropocene: Conservation of Bats in a Changing World*. Springer, Cham. 503–538.
188. Tuttle M.D. 1974. An improved trap for bats. — *Journal of Mammalogy*, 55: 475–477.
189. Uchikawa K. 1978. Studies on Mesostigmatid mites parasitic on mammals and birds in Japan. VIII. Bat mites of the genus *Eyndhovenia* Rudnick, 1960, with redescription of *Eyndhovenia euryalis euryalis* (Canestrini, 1884). — *Bulletin of the National Science Museum Tokyo. Series A, Zoology*. 4: 245–261.

190. Uchikawa K. 1979. Bat mites of the Genus *Macronyssus Kolenati* (Acari, Macronyssidae). — *Annotationes zoologicae japonenses*. 52 (4): 246–256.
191. Uchikawa K. 1980. Studies on mesostigmatid mites parasitic on mammals and birds in Japan. VII. Bat mites of the genus *Paraperiglischrus* Rudnick, 1960, with descriptions of the males of *Paraperiglischrus sternalis* Petrova and Taskaeva, 1975, and *Paraperiglischrus hipposideros* Baker and Delfinado, 1964. — *Acarologia*, 21 (1): 9–17.
192. Uchikawa K., Kumada N. 1977. Studies on mesostigmatid mites parasitic on mammals and birds in Japan: VI. Bat mites of the genus *Steatonyssus Kolenati*, with redescription of *Steatonyssus longispinosus* Wang, 1963. — *Medical entomology and zoology*, 28 (4): 423–429.
193. Uchikawa K., Dusbábek F. 1978. Studies on Mesostigmatid mites parasitic on mammals and birds in Japan. VIII. Bat mites of the genus *Eyndhovenia* Rudnick, 1960, with redescription of *Eundhovenia euryalis euryalis* (Canestrini, 1884). — *Bulletin of the National Science Museum Tokyo. Series A, Zoology*, 4: 245–261.
194. Uchikawa K., Wada Y. 1979. Studies on mesostigmatid mites parasitic on mammals and birds in Japan: IX. Bat mites of the genus *Spinturnix* von Heyden, 1829 (Part I) (Spinturnicidae). — *Medical Entomology and Zoology*, 30(2): 121–125.
195. Uchikawa K., Zhang M.- Y., O'Connor B. M., Klompen H. 1994. Contribution to the taxonomy of the genus *Spinturnix* (Acari: Spinturnicidae), with the erection of a new genus, *Emballonuria*. — *Folia Parasitologica*, 41: 287–304.
196. Van Den Bussche R. A., Hooper S. R. 2004. Phylogenetic relationships among recent chiropteran families and the importance of choosing appropriate out-group taxa. — *J. Mammalogy*, 85(2): 321–330.

197. Voigt C. C., Phelps K. L., Aguirre L. F., Schoeman M. C., Vanitharani J., Zubaid A. 2016. Bats and buildings: the conservation of synanthropic bats. — in: Voigt C. C., Kingston T. (eds.) *Bats in the Anthropocene: Conservation of Bats in a Changing World*. Berlin, Lubbock: Springer, 427–462.
198. Volleth M., Heller K. G., Pfeiffer R. A., Hameister H. 2002. A comparative ZOO-FISH analysis in bats elucidates the phylogenetic relationships between Megachiroptera and five microchiroptera families. — *Chromosome Research*, 10: 477–497.
199. Wang D. 1963. Records of four species of *Steatonyssus Kolenatii* 1858 (Acari, Liponyssidae) from Fukien, China. — *Acta Entomologica Sinica*, 12: 56–60.
200. Whitaker J. O. Jr. 1988. Collecting and preserving ectoparasites for ecological study. — In: *Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats*. Washington: Smithsonian Inst. Press, 459–474.
201. Williams-Guillen K., Perfecto I., Vandermeer J. 2008. Bats limit insects in a neotropical agroforestry system. — *Science* 320: 70.
202. Wilkinson G. S., South J. M. 2002. Life history, ecology and longevity in bats. — *Aging Cell*, 1: 124–131.
203. Wilson D. E. 1973. Bay faunas: a trophic comparison. — *Systematic Zoology*, 22: 14–29.
204. Wilson D. E., Cole F. R., Nichols J. D., Rudran R., Foster M. S. (eds.). 1996. *Measuring and monitoring biological diversity. Standard methods for mammals*. Washington — London: Smithsonian Institution Press. — 409 pp.
205. Wilson D. E., Mittermeier R. A. 2019. *Handbook of the mammals of the world. — Vol. 9 Bats*. Lynx Ediciones, Barcelona. — 1008 pp.

206. Yamauchi T, Obara M., Yuasa S. 2010. A new host record for *Nycteribia pleuralis* (Diptera: Nycteribiidae). — *Biogeography*, 12: 141–142.
207. Yamashita J. and Haga R. 1954. On some ectoparasites of the bat (*Nyctalus maximus aviator* Thomas). *Medical Entomology and Zoology*, 4: 217–223.
208. Yates T. L., Jones C., Cook J. A. 1996. — in: Wilson D. E., Cole F. R., Nichols J. D., Rudran R., Foster M. S. (eds.) *Measuring and monitoring biological diversity. Standard methods for mammals*. Washington — London: Smithsonian Institution Press, 265–273.
209. Yoshiyuki M. A. 1989. A systematic study of the Japanese Chiroptera. Tokyo: Nat. Sci. Mus. — 242 p.
210. Zhang L., Jones G., Zhang J., ZHU G., Parsons S., Rossiter S. J., Zhang S. 2009. Recent surveys of bats (Mammalia: Chiroptera) from China. I. Rhinolophidae and Hipposideridae. — *Acta Chiropterologica*, 11 (1): 71–88.
211. Zúkal J., Pikula J., Bandouchova H. 2015. Bats as bioindicators of heavy metal pollution: history and prospect. — *Mammalian Biology*, 80 (3): 220–227.

Издана при финансовой помощи



М. П. Тиунов, С. В. Крускоп, М. В. Орлова

РУКОКРЫЛЫЕ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ И ИХ ЭКТОПАРАЗИТЫ

Издательство «Перо»

109052, Москва, Нижегородская ул., д. 29–33, стр. 27, ком. 105

Тел.: (495) 973–72–28, 665–34–36

www.pero-print.ru e-mail: info@pero-print.ru

Подписано в печать 01.02.2021. Формат 60х90/16.

Бумага офсетная. Усл. печ. л. 12. Тираж 150 экз. Заказ 070.

Отпечатано в ООО «Издательство «Перо»