Доповіді НАН України, 2003, № 8, с. 184–189
(файл не звірена з редакційною версією, можливі невеликі відмінності)

УДК 591.55+599.42 (47) Екологія

© 2003

І. В. Загороднюк

Населення кажанів урбанізованих територій: добір видів за частотою ультразвукових сигналів

(Представлено академіком НАН України В. О. Топачевським)

Zagorodniuk I. V. Bat communities in urban areas: species selection by the frequency of their ultrasonic signals. *— The correlation between taxonomic riches of bat fauna in urban areas with main biological features of some species is established: with bat's body sizes and the range of their ultrasonic signals, with sizes and the relative number of victims, and the level of noise pollution of the environment. The revealed tendencies are in that the low-frequency species that work in a range of 20–30 kHz find the most favorable conditions for the existence in urban environment. This range corresponds to large-sized victims which, obviously, make a basis of the accessible diet of bats. Simultaneously, the same range of frequencies appears to be mostly polluted by technological noises, among which automobiles of the soviet period occupy the principal position.*

Міське середовище докорінно змінює умови існування дикої флори і фауни, яка існувала в місцях розбудови міста. Залишки "зелених" та "блакитних" зон, характерні для більшості міст, нерідко виявляються єдиними осередками існування дикої фауни, яка поступово змінюється в напрямку свого збіднення та збільшення частки адвентивної біоти [1]. Очевидно, що найбільших прямих і опосередкованих змін у процесі формування міст як осередків цивілізації зазнала фауна ссавців. За оцінками, отриманими для Києва та його околиць, розбудова міста призвела до повного зникнення на його території та в прилеглих ландшафтах 18 видів ссавців, і лише 22 види (тобто менше третини загального списку) є мешканцями власне урбоценозів: районів забудови, промислових дільниць, міських парків, бульварів [2]. Домінантами серед них є кажани (8 видів) і гризуни (9 видів), при цьому кажани випереджають інші групи як за числом аборигенних видів (7), так і за числом життєздатних популяцій. І все ж набір видів і загальний рівень чисельності цієї групи у містах є низькими: маршрутні обліки з ультразвуковими детекторами показали, що за одну стандартну екскурсію (2–3 години від ранніх сутінок до глибокої темряви) звичайно реєструється до 10–15 особин 3–4 видів [3]. Це є низьким показником, і у містах інших країн чисельність цієї групи є більшою [4].

Очевидно, що однією з причин нечисленності кажанів є незначна кількість сховищ і небагаті кормові угіддя, проте досвід роботи з ультразвуковою технікою дозволяє припустити вплив шумового забруднення на чисельність і видовий склад кажанів. Дослідження проведено протягом 1997–2002 рр. на території Київського мегаполісу з використанням ультразвукового гетеродинного детектора (модель D–200 Pettersson), особливості роботи з яким докладно описано Г. Лімпенсом [5].

Таблиця 1. Видовий склад кажанів Київського мегаполісу, їх розміри, частоти найкращого гетеродинного прослуховування їхніх сигналів [6] та оцінка відносної чисельності

Вид (у систематичному порядку)	Передпліччя, мм	Частота УЗ-сигналу, кГц	Оптимальний розмір жертви, мм	Відносна чисельність	Характер перебування (літній аспект)
Myotis nattereri	38–43	50 (45–55)	7	?	Фактично не відомий
Myotis brandtii	33–38	45 (40–50)	8	?	Фактично не відомий
Leuconoe daubentonii	35–41	45 (40–50)	8	+++	Тільки над водоймами
Leuconoe dasycneme	44–49	35 (30–50)	10	++	Тільки над водоймами
Plecotus auritus	36–41	42 (40–45)	8	++	Повсюдно рідко
Barbastella barbastellus	36–42	52 (50–55)	7	+	Лише давні 7 зразків
Nyctalus leisleri	41–46	25 (20–30)	14	++	Лісопаркові зони
Nyctalus noctula	51–59	18 (15–25)	19	++++	Повсюдно в парках
Nyctalus lasiopterus	63–69	18 (15–20)	19	+	Лише 3 давні зразки
Pipistrellus kuhlii	34–37	43 (40–45)	8	+++	У забудовах з 1995 р.
Pipistrellus nathusii	32–35	36 (30–40)	9	+++	Лісопаркові зони
Pipistrellus pipistrellus	28–33	45 (40–50)	8	++	Лісопаркові зони
Pipistrellus pygmaeus	27–32	55 (50–60)	6	+	Лісопаркові зони
Vespertilio murinus	41–48	24 (20–30)	14	++++	Повсюдно
Eptesicus serotinus	48–57	27 (25–30)	13	+++++	Повсюдно

Примітка. Для оцінки чисельності використано 6-бальну шкалу, відповідно до якої знаком «?» позначено види, знахідки яких лише припускаються (бал 0); + — види, відомі за давніми знахідками або за 1–3 сучасними реєстраціями за весь час спостережень; ++ — регулярні реєстрації у низькій кількості; +++ — звичайний для міста вид, зареєстрований лише або переважно у паркових зонах; ++++ — реєструється повсюдно у помірній чисельності; +++++ — фоновий вид, що реєструється на всіх маршрутах.

Видовий склад та ультразвукові спектри кажанів. Дослідження населення кажанів міста дозволило створити повний реконструйований список хіроптерофауни, що реєструється ультразвуковою технікою. При загальному списку із 15 видів (дані з давніх публікацій, колекційні зразки від середини XX ст. тощо) на транссектах відмічено загалом 11 видів, а регулярно — лише 6 (табл. 1). Очевидно, що міське населення кажанів складене переважно представниками триби *Vespertilionini*, на що звернуто увагу і раніше [3, 7]: *Nyctalus, Pipistrellus, Eptesicus, Vespertilio*. Ці ж чотири групи складають більшість за числом реєстрацій: як візуальних, так і за УЗ-сигналами. За загальним числом спостережень домінантами є два види: *Eptesicus serotinus* та *Nyctalus noctula*. Перший є осілим і типовим гемерофілом, натомість другий — типовий дендрофіл і дальній мігрант, відсутній тут з вересня до квітня [8].

Найбільший бал відносної чисельності відмічений у видів, що працюють на низьких частотах (менше 40 кГц), і лідерами у цьому переліку є види, робочі частоти яких випадають на 18–27 кГц: *Nyctalus noctula, Eptesicus serotinus, Vespertilio murinus* (табл. 1). Між цими показниками існує зв'язок (рис. 1), і загалом високочастотні види трапляються у містах доволі рідко. Хоча під час полювання кажани можуть змінювати свої ультразвукові сигнали — як за частотним наповненням, так і за частотою їх вилучення (обидві частоти зростають у замкненому просторі і при атаках), переважання у містах саме низькочастотних видів трьох різних родів виглядає невипадковим. Пояснити це можна тим, що частота ультразвукової локації знаходиться у відповідності із розмірами кажана та з розмірами типових об'єктів його живлення (рис. 1–2). Загалом низькочастотні види кажанів більш обмежені у виборі дрібних жертв [9].

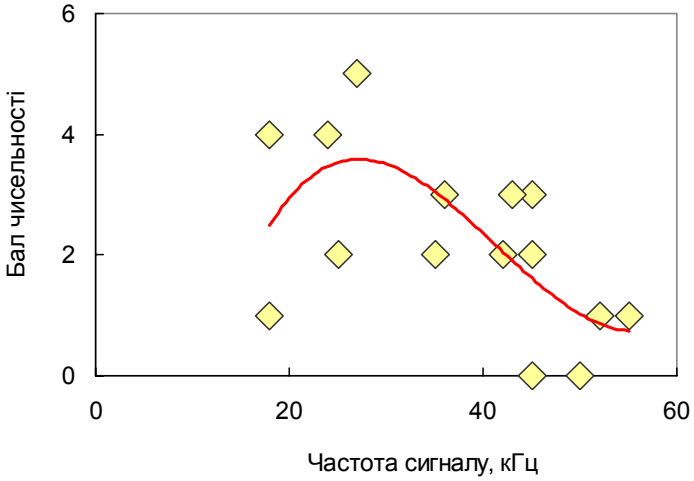

Рис. 1. Розподіл кажанів з урбоугруповань Києва за частотою їхніх ехолокаційних сигналів та відносною чисельністю (за даними з табл. 1)

Оптимальний розмір і доступність жертв. Для кожного виду кажанів (табл. 1) оцінено оптимальний розмір жертви, виходячи з гостроти їхнього "зору". Під *оптимальним* мається на увазі той розмір об'єкта, для локації якого не потрібно змінювати звичайні ритм і частотне наповнення ехолокаційних сигналів. Відповідно, за еквівалент гостроти зору прийнято довжину звукової хвилі (λ), що відповідає частоті найкращого прослуховування (γ) як $\lambda=340/\gamma$ [10]. Для прикладу, у виду, що "працює" на частоті ~50 кГц, довжина хвилі становить 6,8 мм, що і є оптимальним розміром жертви.

Такі дані зведено в табл. 1, згідно з якою, більшість досліджених видів кажанів надає перевагу жертвам із розміром тіла близько 8–15 мм, тобто жукам, метеликам, двокрилим, прямокрилим тощо. Саме такий список жертв наводить А. Петрусенко [11], зазначаючи, що основним розмірним класом жертв типового для міст виду — *Eptesicus serotinus* — є комахи розміром до 10 мм (таких 84 % жертв; за нашими розрахунками, оптимальний розмір його жертв становить 13 мм[1] (табл. 1).

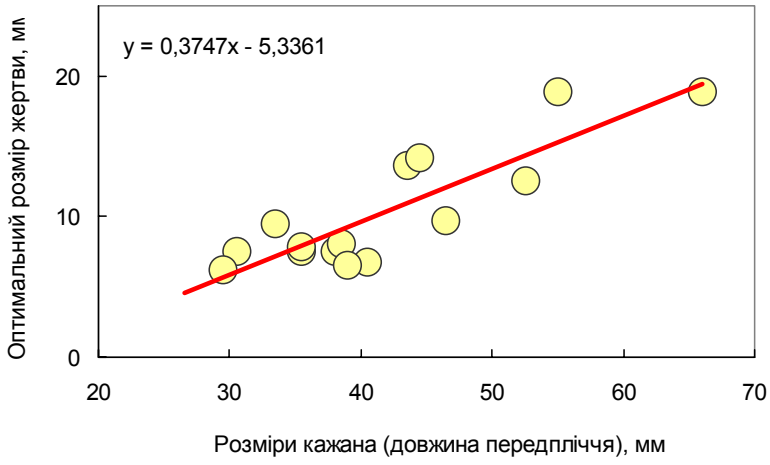

Рис. 2. Співвідношення між загальними розмірами кажанів (довжина передпліччя) та оптимальним розміром їх жертв, оціненим за частотою УЗ-сигналу (за табл. 1)

[1] Варто пам'ятати, що розрахунки дають "габаритні" розміри жертв, які у польоті є більшими.

Зрозуміло, що найчисельнішим в угрупованнях є той клас видів, якому відповідає найбільша забезпеченість кормами, і низькочастотні види кажанів (вони ж, відповідно, і великорозмірні: рис. 2) опиняються у відносно вигідніших умовах, ніж високочастотні. Чисельність і доступність їх жертв не настільки низька, як у суміжних розмірних класах. Дійсно, за результатами вивчення шлунків і екскрементів кажанів [12], у більших за розмірами видів (*Eptesicus serotinus, Nyctalus noctula*) основу дієти на 23–35 % складають жуки і на 58–65 % — дрібні двокрилі, натомість у дрібних кажанів (зокрема, *Pipistrellus nathusii*) співвідношення зворотне: 4 % та 90 %, відповідно.

Особливості урбоугруповань кажанів. Очевидно, що чисельність і польотна активність кажанів визначаються доступністю їхніх жертв. Враховуючи, що розподіл видів-жертв у містах очевидно зміщений у бік середньорозмірних комах і що малорозмірні жертви (зокрема, Diptera) тут дуже нечисленні порівняно із природними угрупованнями, стають зрозумілими головні особливості урбоугруповань кажанів:

1) урбоугруповання кажанів являє собою збіднений варіант природних угруповань і його видовий склад обмежений лише 2–4 видами;

2) відносно високу чисельність у містах демонструють низькочастотні види, а також відносно (в межах роду) низькочастотні види (*Pipistrellus kuhlii, Nyctalus noctula, Eptesicus serotinus*); в усіх типах місцезнаходжень виразно домінує лише 1 вид з групи епілітів, у паркових зонах до нього додається вид з групи дендрофілів;

3) при наявності сховищ лімітуючим фактором для кажанів стає забезпеченість кормом, і найкраще забезпеченими виявляються види, що полюють у повітрі на відкритих ділянках на відносно крупних комах;

4) чисельність домінантної групи кажанів в урболандшафті не вища за її чисельність у природних угрупованнях; їхнє домінування пов’язано не стільки із власним успіхом цієї групи, скільки з відсутністю умов для існування інших видів.

Технологічні шуми. Місто продукує великий спектр технологічних шумів, серед яких найбільш поширеними є вібрація й ультразвук. Обліки кажанів продемонстрували уникнення ними очевидно перспективних для полювання місць через маневри там автотранспорту (розвилки, розв’язки, повороти, перехрестя). Найбільша інтенсивність техношумів відмічена у діапазоні 20–40 кГц, який збігається з основним діапазоном ультразвукових сигналів більшості видів кажанів і з шумами видів-жертв. Так, діапазон максимального шуму прямуючого транспорту становить 18–25 кГц, гальмування та інші маневри дають сильний (і більш тонально насичений) звук на 25–40 кГц. Сильний шум видають автомобілі радянського зразка і трамваї (до 70 кГц).

До шуму, як відомо, адаптації не формуються, і шумове забруднення етеру стає лімітуючим фактором у розподілі кажанів в урболандшафті. Це підтверджують і досліди зі стійкості слухового аналізатора кажанів (яка виявилась невисокою): як до звукових перешкод [10], так і до умов (елементів) середовища, які змінюють якість відлуння [13]. Ультразвуки тварин — це серії короткотривалих (3–6 мс) сигналів, натомість технозвуки за протяжністю й інтенсивністю не можна навіть порівнювати зі звуками таких тихих кажанів, як нічниці й вухані. Власне, ті види кажанів, що виживають в умовах міста (*Eptesicus serotinus* та *Nyctalus noctula*), є найголоснішими у нашій фауні. Попри те, що чимало видів можуть дуже вільно змінювати свої сигнали і стратегію полювання [14 та ін.], їхній успіх у місті є сумнівним.

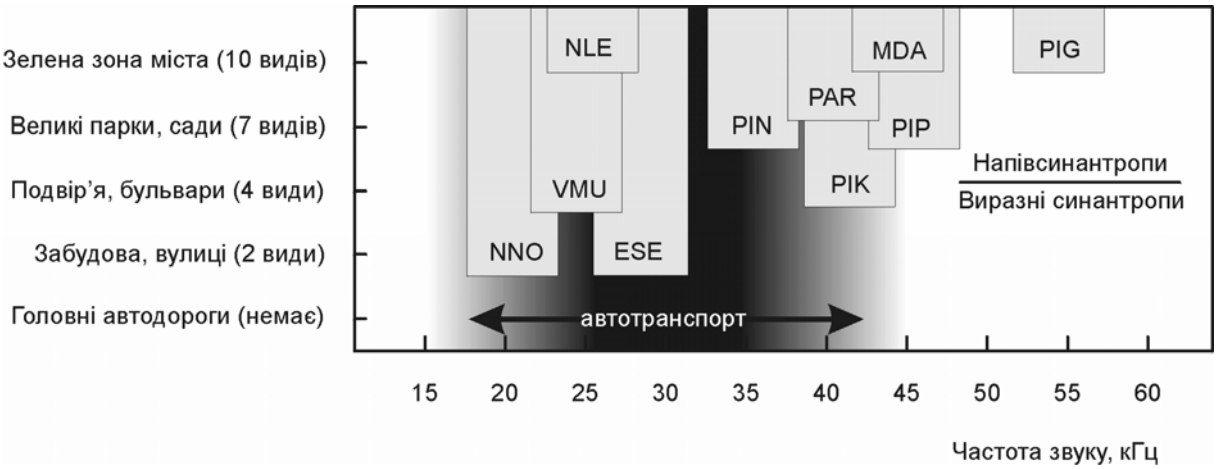

Рис. 3. Розподіл видів кажанів (дано акроніми) за частотним діапазоном локаційних сигналів у різних частинах великого міста та діапазон найбільших антропогенних шумів

Стратегія розподілу кажанів по території міста. Очевидно, що в умовах інтенсивного шумового забруднення якість звуку значно погіршується, і ефективність ехолокації кажанів знижується. Можливо, саме у зв'язку із цим спостерігається перерозподіл кажанів по території міста: вони практично відсутні на зелених ділянках вздовж великих автомагістралей, дуже рідко їх можна зареєструвати і на великих вулицях, площах, на бульварах, у палісадах (рис. 3). І це відбувається попри те, що кажани можуть модулювати свої індивідуальні сигнали так, що виявляється можливим одночасне полювання в одному місці кількох особин одного виду і тим паче кількох різних видів [15]. Найбільш імовірними є зустрічі тварин у великих паркових зонах, в місцях приватної забудови та у старих частинах міста з тихими зеленими подвір'ями. Високою, як для міста, чисельність кажанів виявляється на таких ділянках особливо за наявності водойм, навіть зовсім невеликих, де тварини можуть втамувати спрагу і полювати на комах, яких приваблює мікроклімат водойм.

Перспективи розвитку урбоугруповання. Кажани — активні члени урбоугруповань. Можливість швидко долати великі відстані і використовувати просторово віддалені ділянки з різною метою (для сховищ, водопою, полювання) робить їх стійкими до антропогенних змін довкілля. Можна думати, що вони залишаться у складі всіх типів квазіприродних систем за умови існування достатньої кількості комах та зниження звукового і хімічного забруднення. Очевидним, проте, є поступове збіднення фауни, темпи якого збігаються з темпами розвитку міста. Так, за останні 50 років немає підтверджень знаходження на Київщині *Nyctalus lasiopterus* (1947) та *Barbastella barbastellus* (1952), рідкісними тут стали *Plecotus auritus* та *Leuconoe dasycneme*, дотепер не виявлені *Myotis nattereri*, *M. brandtii* та *Eptesicus nilssonii* [2, 7]. Місто — це тотальне відторгнення від дикої фауни на користь людини просторового і трофічного ресурсу, фрагментація простору і радикальна зміна корінних біотопів, спрямовані зміни складу місцевої фауни. Суттєві зміни якості середовища, яке все більше віддаляється від вимог місцевої фауни, дозволяють вижити лише тим видам тварин, які здатні формувати динамічні типи угруповань. Власне такі потенції є у кажанів.

Автор щиро вдячний Томашеві Поставі, Герману Лімпенсу і Пітеру Ліна за допомогу в технічному оснащенні досліджень, Леонідові Францевичу та Лєні Годлевській за критичні зауваження при підготовці роботи та допомогу у бібліографічному пошуку.

1. *Клаусницер Б.* Экология городской фауны. — Москва: Мир, 1990. — 249 с.
2 *Загороднюк І. В.* Дика теріофауна Києва і його околиць та напрямки її урбанізації // Вестник зоологии. — 2003. — **37**, № 5. — С. 60–68.
3. *Загороднюк І.* Детекторні обліки кажанів у Києві 1997–1998 років // Європейська ніч кажанів '98 в Україні. – Київ, 1998. — С. 128–133. — (Праці Теріологічної школи, вип. 1).
4. *Spitzenberger F.* Die Fledermause Wiens. — Wien, 1990. — 70 p.
5. *Лімпенс Г.* Ультразвукові детектори у детальному спостереженні кажанів: метод // Novitates Theriologicae. — 2000. — Pars 2. — С. 10–18.
6. *Загороднюк І., Годлевська Л.* Ультразвукові сигнали кажанів України // Novitates Theriologicae. — 2000. — Pars 2. — С. 19–20.
7. *Godlevsky L.* Research of Kyiv's area's bat fauna: past and present // Studia Chiropterologica. — 2000. — Vol. 1. — P. 9–12.
8. *Загороднюк І.* Загальна картина динаміки хіроптерофауни України // Міграційний статус кажанів в Україні. — Київ, 2001. — С. 157–168.
9. *Waters D. A., Rydell J., Jones G.* Echolocation call design and limits on prey size: a case study using the aerial-hawking bat *Nyctalus leisleri* // Behavioral Ecology and Sociobiology. — 1995. — **37**, Issue 5. — P. 321–328.
10. *Айрапетьянц Э. Ш., Константинов А. И.* Эхолокация в природе. — 2-е изд. — Ленинград: Наука, 1974. — 504 с.
11. *Петрусенко А. А., Козлова А. З., Самарский С. Л. и др.* Использование эколого-морфологических признаков пищевых компонентов при изучении роли рукокрылых в экосистемах // Рукокрылые. — Киев: Наук. думка, 1988. — С. 130–133.
12. *Сологор Е. А., Петрусенко А. А.* К изучению питания рукокрылых (Chiroptera) Среднего Приднепровья // Вестник зоологии. — 1973. — № 3. — С. 40–45.
13. *Boonman A. M., Boonman M., Bretschneider F., van de Grind W. A.* Prey detection in trawling insectivorous bats: duckweed affects hunting behaviour in Daubenton's bat, *Myotis daubentonii* // Behavioral Ecology and Sociobiology. — 1998. — **44**, Issue 2. — P. 99–107.
14. *Denzinger A., Siemers B. M., Schaub A., Schnitzler H.-U.:* Echolocation by the barbastelle bat, *Barbastella barbastellus* // J. Comp. Physiol. A. — 2001. — **187**. — P. 521–528.
15. *Obrist M. K.* Flexible bat echolocation: the influence of individual, habitat and conspecifics on sonar signal design // Behavioral Ecology and Sociobiology. — 1995. — **36**, Issue 3. — P. 207–219.

Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена
НАН України, Київ

Надійшло до редакції 21.10.2002

Вихідний текст резюме. Показано складний характер зв'язку таксономічного багатства хіроптерофауни урбоценозів з найголовнішими біологічними особливостями видів: розмірами тіла та діапазоном ультразвукових сигналів, розмірами та відносною чисельністю жертв, рівнем шумового забруднення середовища. Виявлені тенденції полягають у тому, що найвигідніші умови для свого існування у міському середовищі знаходять низькочастотні види, що працюють у діапазоні 20–30 кГц. Цей діапазон відповідає великорозмірним жертвам, які, очевидно, і становлять основу кормової бази кажанів. Одночасно ці частоти є найбільш забрудненими технологічними шумами, серед яких провідне місце посідає легковий автотранспорт радянського зразка.