

УДК 599.426(470.67):591.9+504.74.06
doi:10.21685/2307-9150-2022-2-4

Сравнительная характеристика эхолокационных сигналов трех видов подковоносов (*Chiroptera*, *Rhinolophidae*) Восточного Кавказа (Дагестан)

Д. Г. Смирнов¹, Г. С. Джамирзоев², Ю. А. Быков³

¹Пензенский государственный университет, Пенза, Россия

²Институт экологии горных территорий
имени А. К. Темботова РАН, Нальчик, Россия

²Государственный природный заповедник «Дагестанский», Махачкала, Россия

³Национальный парк «Мещёра», Гусь-Хрустальный, Россия

¹eptesicus@mail.ru, ²dzhamir@mail.ru, ³bykov_goos@yahoo.com

Аннотация. *Актуальность и цели.* В российской части Восточного Кавказа встречается три вида подковоносов: *Rhinolophus hipposideros*, *R. mehelyi* и *R. ferrumequinum*. Их эхолокационные характеристики в этой части ареала практически не изучены. При этом основные параметры сигналов этих видов, полученные из других частей ареалов, не могут быть использованы для идентификации, что обусловлено географической изменчивостью. Целью нашей работы было описание основных характеристик эхолокационных сигналов у трех видов подковоносов, обитающих на территории Дагестана, и выявление основных признаков, по которым их можно идентифицировать. *Материалы и методы.* Работы проводили в теплое время года в 2019–2022 гг. Записи делали с помощью детектора BATLOGGER M и анализировали в программе BatSound 3.31. Всего для трех видов подковоносов собрано около 80 минут записей. Общее количество проанализированных эхолокационных импульсов составило 146. Временные и частотные параметры измеряли на второй гармонике: длину импульса, начальную, конечную, пиковую частоты и расстояние между импульсами. У первой гармоники измеряли пиковую частоту. Статистическую обработку проводили в программе Statistica®6.0. *Результаты и выводы.* У трех видов подковоносов, обитающих на территории Дагестана, сигналы обладают комплексом специфических признаков, которые можно легко использовать в идентификации. Для определения *R. ferrumequinum* не требуется специального анализа, так как основные частотные показатели сигналов минимальны и не перекрываются с таковыми у других видов. У *R. hipposideros* и *R. mehelyi* существуют совпадения в частотах. Значение пиковых частот второй гармоники у видов имеет минимальное перекрытие, поэтому этот показатель удобен для идентификации. Эти виды легко распознаются по средним значениям длины импульсов и интервала между ними. Кроме того, хорошим признаком *R. mehelyi* может быть наличие в сигнале коротких тандемных импульсов.

Ключевые слова: рукокрылые, подковоносы, *Rhinolophus ferrumequinum*, *R. hipposideros*, *R. mehelyi*, эхолокационные сигналы, Дагестан

Для цитирования: Смирнов Д. Г., Джамирзоев Г. С., Быков Ю. А. Сравнительная характеристика эхолокационных сигналов трех видов подковоносов (*Chiroptera*, *Rhinolophidae*) Восточного Кавказа (Дагестан) // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2022. № 2. С. 36–48. doi:10.21685/2307-9150-2022-2-4

Comparative characteristics of the echolocation signals of three horseshoe bats species (Chiroptera, Rhinolophidae) from the Eastern Caucasus (Dagestan)

D.G. Smirnov¹, G.S. Dzhamirzoev², Yu.A. Bykov³

¹Penza State University, Penza, Russia

²Institute of Ecology of Mountain Territories

named after A.K. Tembotov of the Russian Academy of Sciences, Nalchik, Russia

²Dagestan State Nature Reserve, Makhachkala, Russia

³Meshchera National Park, Gus-Khrustalny, Russia

¹eptesicus@mail.ru, ²dzhamir@mail.ru, ³bykov_goos@yahoo.com

Abstract. *Background.* In the Eastern Caucasus there are three species of horseshoe bats: *Rhinolophus hipposideros*, *R. mehelyi* and *R. ferrumequinum*. Their echolocation characteristics in this part of the range have not been adequately studied. At the same time, the main signal parameters of these species obtained from other parts of the range cannot be used for identification, which is caused by geographical variability. The purpose of the study is to describe the main characteristics of the echolocation signals in three species of horseshoe bats inhabiting the territory of Dagestan and to identify the main features by which they can be identified. *Materials and methods.* The work was performed during warm periods from 2019 to 2022. Recordings were made with a BATLOGGER M detector and analyzed in the BatSound 3.31 program. In total, about 80 minutes of recordings were collected for three species of horseshoe bats. The total number of echolocation pulses analyzed was 146. Time and hour-ton parameters were measured at the second harmonic: pulse length, initial, final, peak frequencies, and distance between pulses. The peak frequency of the first harmonic was measured. Statistical processing was performed using Statistica®6.0 software. *Results and conclusions.* In the three species of horseshoe bats inhabiting the territory of Dagestan, the signals possess a complex of specific characters that can be easily used in identification. No special analysis is required to identify *R. ferrumequinum* does not require special analysis because the main frequency values of the signals are minimal and do not overlap with those of other species. In *R. hipposideros* and *R. mehelyi* there are coincidences in frequencies. The values of the peak frequencies of the second harmonic in the species have minimal overlap, so this indicator is convenient for identification. These species are easily recognized by average values of pulse length and interval between them. In addition, a good sign of *R. mehelyi* can be the presence of sequences of short tandem pulses in the signal.

Keywords: bats, horseshoe bats, *Rhinolophus ferrumequinum*, *R. hipposideros*, *R. mehelyi*, echolocation signals, Dagestan

For citation: Smirnov D.G., Dzhamirzoev G.S., Bykov Yu.A. Comparative characteristics of the echolocation signals of three horseshoe bats species (Chiroptera, Rhinolophidae) from the Eastern Caucasus (Dagestan). *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences.* 2022;(2):36–48. (In Russ.). doi:10.21685/2307-9150-2022-2-4

Полевые записи и последующий анализ эхолокационных сигналов рукокрылых могут предоставить ценную информацию о видовой идентичности, уровне активности, биотопической приуроченности, особенностях распространения, о разнообразии и т.д. Однако при всей очевидности подобной работы идентификация видов по эхолокационным сигналам значительно чаще бывает крайне затруднительной или даже невозможной из-за внутривидовых вариаций звука и межвидового перекрытия диапазона частот [1–5]. По этим причинам применение уже широко распространенных программных автома-

тических классификаторов, основанных на работе с «жесткими» параметрами сигналов видов, в отношении конечных результатов неоднозначно и в большинстве случаев спорно [5]. Выходом из положения может быть проведение тщательного анализа эхолокационных сигналов в ручном режиме с использованием «ваучерных» записей в качестве сравнительного материала и обработки их методами стандартной и многомерной статистики.

Из четырех видов подковоносов, известных на территории России [6], в российской части Восточного Кавказа (Дагестан) встречается три: *Rhinolophus hipposideros* (Borkhausen 1797), *R. mehelyi* Matschie 1901 и *R. ferrumequinum* (Schreber 1774) [7]. Все они крайне уязвимы и занесены в Красную книгу Дагестана [8] и Российской Федерации [9].

Подковоносы издают высокочастотные эхолокационные импульсы, включающие длинную основную *CF*-компоненту постоянной частоты, за которой следуют и часто предшествуют короткие частотно-модулированные *FM*-компоненты [10]. Как правило, такие сигналы квалифицируют как *FM-CF-FM*. Частота с максимальной энергией соответствует второй гармонике, издаваемой через нос. Первая гармоника, издаваемая гортанью, намного слабее – это основной звук [11].

Частотные характеристики сигналов у *R. ferrumequinum* видоспецифичны [1, 12], поэтому в полевых условиях проводить его акустическую идентификацию не вызывает сложности даже с помощью гетеродинного детектора. Наоборот, у *R. hipposideros* и *R. mehelyi* диапазоны частот сильно перекрываются [1, 12–15], что серьезно осложняет их определение.

Эхолокационные сигналы всех трех видов с территории Дагестана практически не изучены. При этом временные и сонограммные параметры сигналов *R. hipposideros*, *R. mehelyi* и *R. ferrumequinum*, полученные из других частей ареалов, не могут быть полностью адекватными для идентификации подковоносов из российской части Восточного Кавказа. Это обусловлено существующими отличиями основных эхолокационных характеристик у особей одного вида из различных географических регионов, что было уже ранее установлено [16–18]. Поэтому целью нашей работы было описание основных характеристик эхолокационных сигналов у трех видов подковоносов, обитающих на территории Дагестана, и выявление основных признаков, по которым их можно идентифицировать.

Материал и методы

Район исследования. Записи эхолокационных сигналов проводили в теплое время года в 2019–2022 гг. на территории Республики Дагестан. Исследованиями были охвачены административные районы, находящиеся в пределах Кумской и Присулакской равнин, северо-западных, центральных и юго-восточных предгорий Внешнегорного Дагестана, а также дельты р. Самур.

Сбор материала. Акустическую запись сигналов проводили в различных местах обитания, начиная с полудня после захода солнца и в течение не менее трех последующих часов. Эхолокационные сигналы записывали с помощью BATLOGGER M (Elekon AG, Switzerland) в режиме time-expansion с фактором 10, частотой дискретизации 312,5 кГц и разрядностью 16 bit. Оцифрованные в формате «wav» записи анализировали с помощью программного обеспечения BatSound 3.31 (Pettersson Elektronik AB, Sweden).

Всего для трех видов подковоносов собрано около 80 минут записей, которые состояли из 78 аудиофайлов ультразвуковых сигналов. Для анализа отбирали только четкие импульсы из поисковых серий, не включающих фазы приближения, а также с интенсивностью не менее -30 dB. Общее количество проанализированных эхолокационных импульсов составило 146.

Основные измерения в BatSound проводили на осциллограммах, спектрограммах (окно Хэннинга) и в окне спектра мощности с *FFT* размером 1024. Разрешение по времени было улучшено перекрытием *FFT* 97%. Временные и частотные параметры измеряли на второй гармонике, содержащей наибольшее количество энергии: длину импульса (*DUR*), начальную (*Fst*), конечную (*Fend*), пиковую (*Fpeak*) частоты и расстояние между импульсами (*IP1*). У первой гармоники измеряли только пиковую частоту (*Fh1*). Для того чтобы избежать эффекта Доплера, использовали только самые высокочастотные импульсы длинных последовательностей. Сопоставление и классификацию проводили по видовым характеристикам сигналов, описанных в ряде источниках [1, 13, 15, 19, 20].

Статистика. Для статистического описания временных и частотных показателей эхолокационных сигналов использовали средние значения (*Mean*), стандартное отклонение (*SD*) и показатели min-max. Для анализа различий показателей и сравнения их средних значений применяли непараметрический *U*-тест Mann – Whitney, с пороговым уровнем значимости $p \leq 0,05$. Анализ главных компонент был использован для определения ключевых параметров сигналов в дифференциации видов и демонстрации степени их акустической неоднородности. Расчеты осуществляли с помощью программы Statistica®6.0.

Результаты

Мы наблюдали подковоносов, летающих низко над травянистой и кустарниковой растительностью на высоте до 3 м. В большинстве случаев их полет был относительно медленным, однако у *R. hipposideros* он отличался большим количеством резких поворотов, чем у более крупных *R. ferrumequinum* и *R. mehelyi*. Все подковоносы издавали серии *FM-CF-FM*-сигналов с выраженной по интенсивности *CF*-компонентой (рис. 1–3), которая является определяющей для идентификации видов.

Эхолокационные сигналы *R. ferrumequinum* имеют пиковую частоту второй гармоники, не превышающую 85 kHz, первой гармоники – не более 45 kHz (табл. 1). Внутривидовая вариация этих показателей не превышала 5 и 3 kHz соответственно. Небольшая изменчивость также у показателей *Fst* и *Fend*, которые специфичны для этого вида и не имеют перекрытий с двумя другими. Ширина пропускания *FM*-компоненты колеблется от 7,8 до 19,4 kHz.

У *R. hipposideros* и *R. mehelyi* пиковые частоты второй гармоники имеют небольшое перекрытие и их значения хорошо различаются (*U*-тест = 3, $p < 0,001$). Разброс пиковых частот по первой гармонике, а также начальной и конечной частот, наоборот, довольно большой, однако их средние значения также отличаются статистически (*U*-тест = 0, $p < 0,001$). Ширина пропускания фланкирующей *FM*-компоненты больше, чем у *R. ferrumequinum*, и нахо-

дится в пределах от 14,3 до 26,9 kHz у *R. hipposideros* и от 15,4 до 24,6 kHz у *R. mehelyi*.

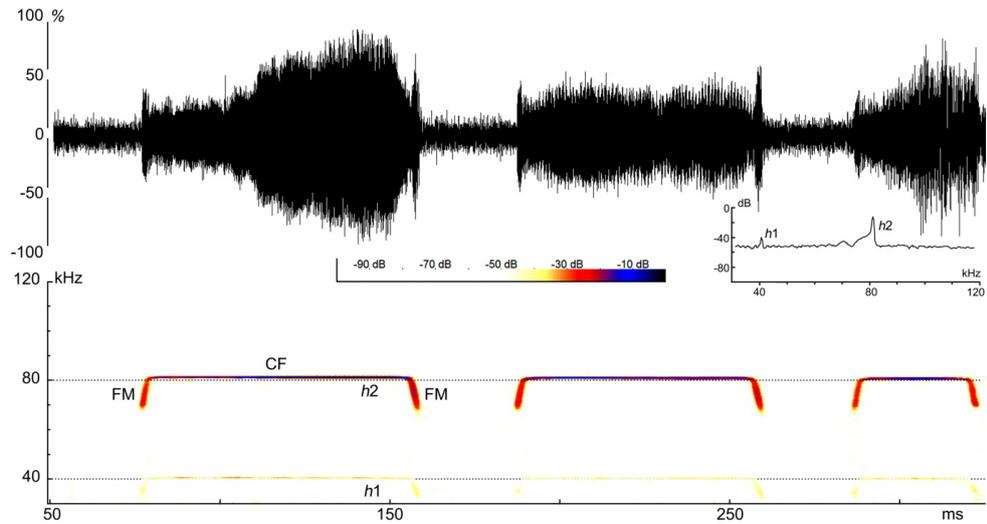


Рис. 1. Фрагмент записи сигналов *Rhinolophus ferrumequinum*. Импульсы сигналов представлены в виде осциллограммы, спектрограммы с амплитудной формой волны (линейное масштабирование) и диаграммы мощности спектра

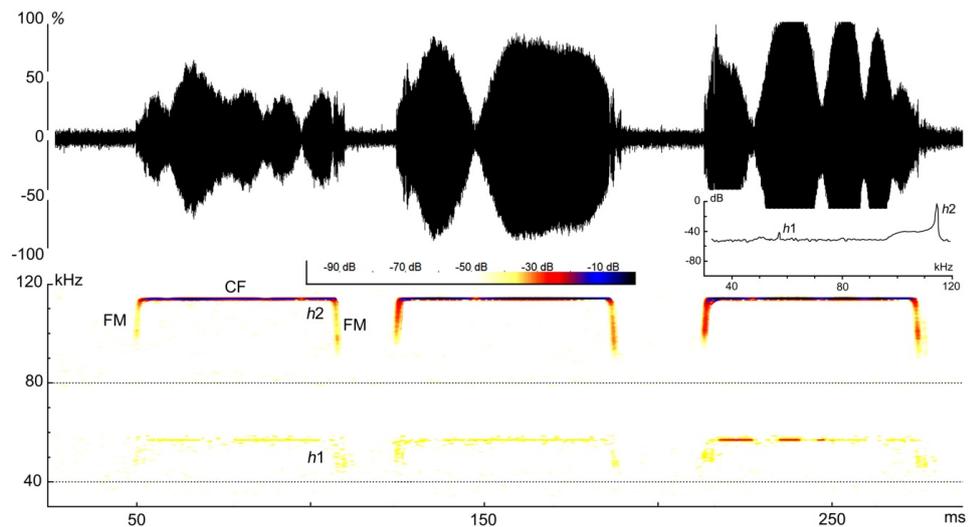


Рис. 2. Фрагмент записи сигналов *Rhinolophus hipposideros*. Импульсы сигналов представлены в виде осциллограммы, спектрограммы с амплитудной формой волны (линейное масштабирование) и диаграммы мощности спектра

Наибольшую изменчивость у подковоносов имеют длина импульсов и расстояние между ними. По первому показателю хорошо отличается *R. mehelyi*, который издает последовательности из двух, трех или четырех коротких импульсов, реже из пяти или шести. Первый импульс в каждой последовательности часто немного короче последующих. У сигналов *R. ferrumequinum* и *R. hipposideros* мы не обнаружили таких серий. Все их импульсы по

сравнению с *R. mehelyi* среднестатистически отличаются большей длительностью и интервалом ($p < 0,001$).

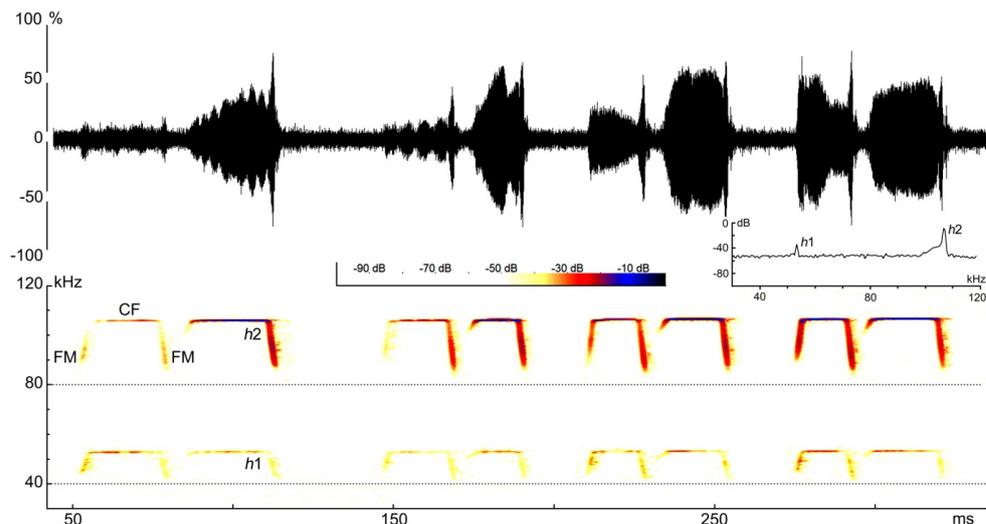


Рис. 3. Фрагмент записи сигналов *Rhinolophus mehelyi*. Импульсы сигналов представлены в виде осциллограммы, спектрограммы с амплитудной формой волны (линейное масштабирование) и диаграммы мощности спектра

Таблица 1

Характеристики эхолокационных сигналов трех видов подковоносов

Виды (число записей/ число импульсов)	<i>DUR</i> , ms	<i>Fst</i> , kHz	<i>Fend</i> , kHz	<i>Fpeak</i> , kHz	<i>IPI</i> , ms	<i>Fh1</i> , kHz
	Mean \pm SD (min–max)	Mean \pm SD (min–max)	Mean \pm SD (min–max)	Mean \pm SD (min–max)	Mean \pm SD (min–max)	Mean \pm SD (min–max)
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i> (5/56)	59,7 \pm 9,7 (35,1–89,0)	67,8 \pm 1,5 (64,9–70,1)	66,8 \pm 2,6 (62,9–72,9)	81,4 \pm 1,1 (78,6–82,8)	95,4 \pm 13,5 (66,0–122,1)	40,8 \pm 0,6 (39,1–41,7)
<i>Rhinolophus hipposideros</i> (7/51)	47,8 \pm 10,6 (21,8–68,0)	96,0 \pm 1,7 (90,2–98,9)	91,8 \pm 2,4 (86,0–96,6)	113,7 \pm 1,6 (109,6–115,2)	78,8 \pm 10,8 (39,2–94,0)	56,9 \pm 0,8 (54,9–57,8)
<i>Rhinolophus mehelyi</i> (4/39)	19,6 \pm 4,4 (13,9–29,9)	98,3 \pm 5,6 (88,6–104,6)	85,0 \pm 1,4 (82,2–87,8)	106,4 \pm 1,2 (103,2–109,9)	27,4 \pm 9,4 (17,0–49,0)	53,4 \pm 0,5 (52,4–54,8)

Наиболее наглядную степень эхолокационной дифференциации видов представляет анализ главных компонент. Параметры сигналов подковоносов сравнительно хорошо факторизуются (первые две латентные переменные описывают 97,0 % общей вариации), что свидетельствует о существующих различиях эхолокационных сигналов между видами. В пространстве первых двух главных компонент исследованные выборки подковоносов делятся на три хорошо обособленные группы, четко соответствующие *R. ferrumequinum*, *R. hipposideros* и *R. mehelyi* (рис. 4). Их дифференциация происходит исключительно за счет первой главной компоненты, которая положительно сильно скоррелирована с частотными параметрами звука (*Fpeak*, *Fst*, *Fend*, *Fh1*) (табл. 2). По этой переменной хорошо расходятся, с одной стороны, *R. fer-*

rumequinum, с другой – *R. hipposideros* и *R. mehelyi*. Последние два вида обладают сходными частотными характеристиками, поэтому их облака рассеяния на проекции переменной образуют широкую трансгрессию. Вторая главная компонента относительно хорошо отрицательно скоррелирована с временными показателями сигналов (*DUR* и *IPI*) и дифференцирует *R. hipposideros* и *R. mehelyi*.

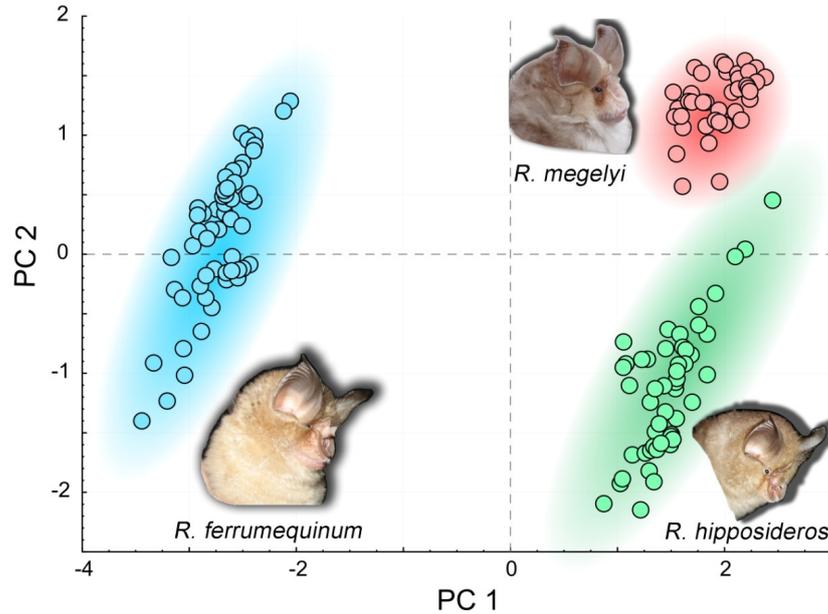


Рис. 4. Распределение 146 сигнальных импульсов трех видов подковоносов (*Rhinolophus mehelyi*, *R. hipposideros*, *R. ferrumequinum*) в пространстве первых двух главных компонент (PC1 и PC2), вычисленное на основе шести параметров эхолокационных сигналов

Таблица 2

Факторные нагрузки параметров эхолокационных сигналов трех видов подковоносов, рассчитанные для первых двух главных компонент (PC1 и PC2)

Параметры	PC1	PC2
<i>DUR</i>	-0,727	-0,652
<i>Fst</i>	0,980	-0,070
<i>Fend</i>	0,920	-0,364
<i>Fpeak</i>	0,953	-0,290
<i>IPI</i>	-0,718	-0,664
<i>Fh1</i>	0,953	-0,285
Показатели статистики		
Собственные числа	4,669	1,168
Объясненная дисперсия, %	77,81	19,47

Обсуждение

Полученные данные по эхолокационным сигналам трех видов подковоносов Дагестана можно успешно использовать для их идентификации. Од-

нако следует учитывать, что частотные и временные характеристики, в зависимости от ряда причин могут отличаться от приведенных выше интервальных значений. Отклонения, например, могут быть обусловлены доплеровским эффектом. В исследованиях показано, что основная частота эхолокационных сигналов может измениться на 2 % в сторону уменьшения или увеличения в зависимости от того, куда направлено движение полета животного по отношению к записывающему устройству [21]. Скорость полета также влияет на пиковую частоту эхолокационных сигналов: разница между частотой сигнала у сидящих на субстрате и летящих при скорости 5 м/с летучих мышей составляет около 3 % [12], а при 7 м/с – до 6 % [21].

У подковоносов прослеживается возрастная, половая и географическая изменчивость. Выявлено, что молодые животные воспроизводят эхолокационные сигналы на более низких частотах и часто более короткие, чем у взрослых [20, 22–24]. Не исключено, что такая разница в воспроизведении звуков может иметь адаптивное значение при коммуникации, позволяющее молодым и взрослым особям узнавать друг друга, а также играть определенную роль в социальных взаимодействиях [24]. Половые различия были выявлены у *R. hipposideros*, самки которого издают более высокие сигналы, чем самцы [22, 25–27]. Были предложены три гипотезы для объяснения таких различий у этого вида: коммуникация при взаимном узнавании особей противоположного пола, разделение ниши [22] и расширение спектра потенциальной добычи у самок [26]. В то же время у *R. mehelyi* различия по полу обнаружены не были [21, 24, 25].

Показатели сигналов могут изменяться в зависимости от окружающего пространства места охоты. Например, в загроможденной среде межимпульсный интервал и длительность уменьшаются, а полоса пропускания FM-компонентов может увеличиться [20]. Такие сигналы подходят для обнаружения движущейся добычи на неподвижном фоне, а эхо от FM-компонент предоставляет летучей мыши информацию о расстоянии до цели, а также местоположении и характере препятствий [28, 29]. В исследованиях *R. ferrumequinum*, проведенных в китайской провинции Цзилинь, показано, что такие факторы, как растительность, климат и топография местности, могут легко повлиять на структуру эхолокационных сигналов [30].

Выявленная в ряде исследований у подковоносов географическая изменчивость эхолокационных сигналов ставит под сомнение ранее предлагавшиеся акустические методы идентификации, которые были основаны на опубликованных данных из других географических областей [1, 12]. На это следует обращать внимание в первую очередь, особенно в тех регионах, где исследования эхолокационных сигналов видов не проводили.

В Дагестане особи *R. ferrumequinum* издают эхолокационные сигналы со средней пиковой частотой 81,4 kHz. В юго-восточной Европе этот показатель у вида ниже и варьирует от 77 до 81 kHz [13], в Британии он составляет 82,3 kHz [31], а в Китае – около 68 kHz [30].

В пределах ареала подвержены большой изменчивости сигналы у *R. hipposideros*. В Дагестане они имеют пиковую частоту 113,7 kHz. Дитц с соавторами [12] описали частотный интервал вида между 108–114 kHz. Однако, по данным Баратауд [1], интервал *R. hipposideros* составляет 102,5–113 kHz. В то же время на материковой Европе средние значения частоты с максимальной энергией у вида могут опускаться до 105 kHz [20]. Например,

в Венгрии для самок пиковая частота CF -компоненты составляет 106,8 kHz, тогда как для самцов 104 kHz [26]. На Крите частота поднимается до максимально известных значений – 115 kHz [20].

Не менее изменчивы в пределах ареала эхолокационные сигналы и у *R. mehelyi*. В Дагестане их средняя пиковая частота составляет 106,4 kHz. Примерно такие значения получены из Испании (106,8 kHz) [16] и из Южного Ирана (106,2 kHz) [32]. На севере Ирана зарегистрированы сигналы с более низкой частотой (104,9 kHz), однако их значения от таковых с Южного Ирана не являются значимыми [32]. В целом эхолокационные сигналы *R. mehelyi* из Ирана соответствуют единой эхолокационной последовательности с максимальной энергией 105 kHz, которые были описаны ранее для вида из Синая [33]. Согласно данным, полученным от европейских популяций, *R. mehelyi* издает звуки в диапазоне от 104 до 112 kHz [15, 16, 21, 24]. Например, в Сардинии средняя пиковая частота составляет 107 kHz [25], в Болгарии – 108,5 kHz [21], в Южной Италии – 107,5–108,1 kHz [24], а максимальные значения для вида зарегистрированы в Сицилии – 112,2 kHz [20].

Заключение

Таким образом, наши исследования показали, что эхолокационные сигналы у *R. ferrumequinum*, *R. hipposideros* и *R. mehelyi*, обитающих на территории Республики Дагестан, могут отличаться от их сигналов из других частей ареала. В Дагестане у этих трех видов сигналы обладают комплексом специфических признаков, которые можно легко использовать в идентификации. Для определения *R. ferrumequinum* не требуется специального анализа, так как основные частотные показатели сигналов минимальны для подковоносов Дагестана, не перекрываются с таковыми других видов и легко распознаются даже с помощью гетеродинного детектора. У *R. hipposideros* и *R. mehelyi* существуют совпадения в частотах. Значения пиковых частот второй гармоники у видов имеют минимальное перекрытие (109,6–109,9 kHz), поэтому этот показатель удобен для идентификации. Также эти виды легко распознаются по средним значениям длины импульсов и интервала между ними. Кроме того, хорошим признаком *R. mehelyi* может быть наличие в сигнале коротких тандемных импульсов.

Список литературы

1. Barataud M. Acoustic ecology of European bats. Species Identification and Studies of Their Habitats and Foraging Behaviour. Biotope Editions, Mèze; National Museum of Natural History (collection Inventaires et biodiversité). Paris, 2015. 340 p.
2. Lemen C., Freeman P. W., White J. A., Andersen B. R. The problem of low agreement among automated identification programs for acoustical surveys of bats // Western North American Naturalist. 2015. Vol. 75. P. 218–225.
3. Russo D., Voigt C. C. The use of automated identification of bat echolocation calls in acoustic monitoring: a cautionary note for a sound analysis // Ecological Indicators. 2016. Vol. 66. P. 598–602.
4. Rydell J., Nyman S., Eklöf J. [et al.]. Testing the performances of automated identification of bat echolocation calls: A request for prudence // Ecological Indicators. 2017. Vol. 78. P. 416–420.
5. Russo D., Ancillotto L., Jones G. Bats are still not birds in the digital era: echolocation call variation and why it matters for bat species identification // Canadian Journal of Zoology. 2017. Vol. 96. P. 63–78.

6. Лисовский А. А., Шефтель Б. И., Савельев А. П. [и др.]. Млекопитающие России: список видов и прикладные аспекты // Сборник трудов Зоологического музея МГУ. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2019. Т. 56. 191 с.
7. Смирнов Д. Г., Джамирзоев Г. С., Газарян С. В. [и др.]. Рукокрылые (Chiroptera) Дагестана: обзор фауны по итогам исследований в 2017–2019 гг. // Plecotus. 2019. № 22. С. 3–48.
8. Красная книга Республики Дагестан. Махачкала : Типография ИП Джамалудинов М. А., 2020. С. 686–687.
9. Красная книга Российской Федерации. Животные. 2-е изд. М. : ВНИИ Экология, 2021. С. 942–947.
10. Fenton M. B. Describing the echolocation calls and behaviour of bats // Acta Chiropterologica. 1999. Vol. 1. P. 127–136.
11. Neuweiler G. Echolocation. In The Biology of Bats. Oxford : Oxford University Press, 2000. P. 151–156.
12. Dietz C., von Helversen O., Nill D. Bats of Britain, Europe and northwest Africa. London : A and C Black, 2009. 400 p.
13. Heller K. G., von Helversen O. Resource partitioning of sonar frequency bands in rhinolophid bats // Oecologia. 1989. Vol. 80. P. 178–186.
14. Ahlen I. Identification of bats in flight // Swedish Society for Conservation of Nature & The Swedish Youth Association for Environmental Studies and Conservation. Stockholm, 1990. 50 p.
15. Papadatou E., Butlin R. K., Altringham J. D. Identification of bat species in Greece from their echolocation calls // Acta Chiropterologica. 2008. Vol. 10. P. 127–143.
16. Salsamendi E., Aihartza J., Goiti U. [et al.]. Echolocation calls and morphology in the Mehelyi's (*Rhinolophus mehelyi*) and mediterranean (*R. euryale*) horseshoe bats: implications for resource partitioning // Hystrix. The Italian Journal of Mammalogy. 2005. Vol. 16, № 2. P. 149–158. URL: <https://doi.org/10.4404/hystrix-16.2-4353>
17. Chen S. F., Jones G., Rossiter S. J. Determinants of echolocation call frequency variation in the Formosan lesser horseshoe bat (*Rhinolophus monoceros*) // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 2009. Vol. 276, № 1674. P. 3901–3909.
18. Jacobs D. S., Catto S., Mutumi G. L. [et al.]. Testing the Sensory Drive Hypothesis: Geographic variation in echolocation frequencies of Geoffroy's horseshoe bat (Rhinolophidae: *Rhinolophus clivosus*) // PLoS ONE. 2017. Vol. 12. P. e0187769.
19. Russo D., Jones G. Identification of twenty-two bat species (Mammalia: Chiroptera) from Italy by analysis of time-expanded recordings of echolocation calls // Journal of Zoology. 2002. Vol. 258. P. 91–103.
20. Russ J. Bat Calls of Britain and Europe. A Guide to Species Identification. Milton Keynes : Pelagic Publishing Ltd, 2021. 432 p.
21. Siemers B. M., Beedhol K., Dietz C. [et al.]. Is species identity, sex, age or individual quality conveyed by echolocation call frequency in European horseshoe bats? // Acta Chiropterologica. 2005. Vol. 7. P. 259–274.
22. Jones G., Gordon T., Nightingale J. Sex and age differences in the echolocation calls of the lesser horseshoe bat, *Rhinolophus hipposideros* // Mammalia. 1992. Vol. 56. P. 189–193.
23. Jones G., Ransome R. D. Echolocation calls of bats are influenced by maternal effects and change over a lifetime // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 1993. Vol. 252B. P. 125–128.
24. Russo D., Jones G., Mucedda M. Influence of age, sex and body size on echolocation calls of Mediterranean and Mehely's horseshoe bats, *Rhinolophus euryale* and *R. mehelyi* (Chiroptera: Rhinolophidae) // Mammalia. 2001. Vol. 65. P. 429–436.
25. Russo D., Mucedda M., Bello M. [et al.]. Divergent echolocation call frequencies in insular rhinolophids (Chiroptera): a case of character displacement? // Journal of Biogeography. 2007. Vol. 34, № 12. P. 2129–2138.

26. Györössy D., Györössy K., Estók P. Comparative analysis of the echolocation calls of the lesser horseshoe bat (*Rhinolophus hipposideros*) and the Mediterranean horseshoe bat (*Rhinolophus euryale*) in the Carpathian Basin // *North-Western Journal of Zoology*. 2020. Vol. 16. P. 204–210.
27. Kohyt J., Pierzchała E., Koza A., Piksa K. Resting Frequency of Echolocation Calls within a Lesser Horseshoe Bat Population (Southern Poland) and its Relation to Body Size, Condition and Mass // *Folia Biologica-Krakow*. 2022. Vol. 70, № 1. P. 33–42.
28. Simmons J. A., Fenton M. B., O'Farrell M. J. Echolocation and pursuit of prey by bats // *Science*. 1979. Vol. 203. P. 16–21.
29. Jones G., Rayner J. M. V. Foraging Behavior and Echolocation of Wild Horseshoe Bats *Rhinolophus ferrumequinum* and *R. hipposideros* (Chiroptera, Rhinolophidae) // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 1989. Vol. 25. P. 183–191.
30. Xu Z., Jing W., Keping S. [et al.]. Echolocation calls of *Rhinolophus ferrumequinum* in relation to habitat type and environmental factors // *Acta Ecologica Sinica*. 2008. Vol. 28. P. 5248–5258.
31. Vaughan N., Jones G., Harris S. Identification of British bat species by multivariate analysis of echolocation call parameters // *The International Journal of Animal Sound and its Resording*. 1997. Vol. 7. P. 189–207.
32. Akmal V., Najafi N., Sharifi M. New distribution records and echolocation call information of the Mehely's Horseshoe Bat, *Rhinolophus mehelyi*, (Chiroptera: Rhinolophidae) in Iran // *Iranian Journal of Animal Biosystematics*. 2018. Vol. 14, № 1. P. 43–54.
33. Benda P., Dietz C., Andreas M. [et al.]. Bats (Mammalia: Chiroptera) of the Eastern Mediterranean and Middle East. Part 6. Bats of Sinai (Egypt) with some taxonomic, ecological and echolocation data on that fauna // *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*. 2008. Vol. 72. P. 1–103.

References

1. Barataud M. *Acoustic ecology of European bats. Species Identification and Studies of Their Habitats and Foraging Behaviour. Biotope Editions, Mèze; National Museum of Natural History (collection Inventaires et biodiversité)*. Paris, 2015:340.
2. Lemen C., Freeman P.W., White J.A., Andersen B.R. The problem of low agreement among automated identification programs for acoustical surveys of bats. *Western North American Naturalist*. 2015;75:218–225.
3. Russo D., Voigt C.C. The use of automated identification of bat echolocation calls in acoustic monitoring: a cautionary note for a sound analysis. *Ecological Indicators*. 2016;66:598–602.
4. Rydell J., Nyman S., Eklöf J. [et al.]. Testing the performances of automated identification of bat echolocation calls: A request for prudence. *Ecological Indicators*. 2017;78:416–420.
5. Russo D., Ancillotto L., Jones G. Bats are still not birds in the digital era: echolocation call variation and why it matters for bat species identification. *Canadian Journal of Zoology*. 2017;96:63–78.
6. Lisovskiy A.A., Sheftel' B.I., Savel'ev A.P. [et al.]. Mammals of Russia: list of species and applied aspects. *Sbornik trudov Zoologicheskogo muzeya MGU = Proceedings of the Zoological museum of Moscow State University*. Moscow: Tovarischestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2019;56:191.
7. Smirnov D.G., Dzhmirzoev G.S., Gazaryan S.V. [et al.]. Rukokrylye (Chiroptera) Dagestana: obzor fauny po itogam issledovaniy v 2017–2019 gg. = *Bats (Chiroptera) of Dagestan: a review of the fauna based on the results of research in 2017–2019. Plecotus*. 2019;(22):3–48. (In Russ.)
8. *Krasnaya kniga Respubliki Dagestan = The Red Book of the Republic of Dagestan*. Makhachkala: Tipografiya IP Dzhmaludinov M.A., 2020:686–687. (In Russ.)

9. *Krasnaya kniga Rossiyskoy Federatsii. Zhivotnye. 2nd ed = The Red Book of the Russian Federation. Animals. The 2nd edition.* Moscow: VNIi Ekologiya, 2021:942–947. (In Russ.)
10. Fenton M.B. Describing the echolocation calls and behaviour of bats. *Acta Chiropterologica.* 1999;1:127–136.
11. Neuweiler G. *Echolocation. In The Biology of Bats.* Oxford: Oxford University Press, 2000:151–156.
12. Dietz C., von Helversen O., Nill D. *Bats of Britain, Europe and northwest Africa.* London: A and C Black, 2009:400.
13. Heller K.G., von Helversen O. Resource partitioning of sonar frequency bands in rhinolophid bats. *Oecologia.* 1989;80:178–186.
14. Ahlen I. Identification of bats in flight. *Swedish Society for Conservation of Nature & The Swedish Youth Association for Environmental Studies and Conservation.* Stockholm, 1990:50.
15. Papadatou E., Butlin R.K., Altringham J.D. Identification of bat species in Greece from their echolocation calls. *Acta Chiropterologica.* 2008;10:127–143.
16. Salsamendi E., Aihartza J., Goiti U. [et al.]. Echolocation calls and morphology in the Mehelyi's (*Rhinolophus mehelyi*) and mediterranean (*R. euryale*) horseshoe bats: implications for resource partitioning. *Hystrix. The Italian Journal of Mammalogy.* 2005;16(2):149–158. Available at: <https://doi.org/10.4404/hystrix-16.2-4353>
17. Chen S.F., Jones G., Rossiter S.J. Determinants of echolocation call frequency variation in the Formosan lesser horseshoe bat (*Rhinolophus monoceros*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences.* 2009;276(1674):3901–3909.
18. Jacobs D.S., Catto S., Mutumi G.L. [et al.]. Testing the Sensory Drive Hypothesis: Geographic variation in echolocation frequencies of Geoffroy's horseshoe bat (*Rhinolophidae: Rhinolophus clivosus*). *PLoS ONE.* 2017;12:e0187769.
19. Russo D., Jones G. Identification of twenty-two bat species (Mammalia: Chiroptera) from Italy by analysis of time-expanded recordings of echolocation calls. *Journal of Zoology.* 2002;258:91–103.
20. Russ J. *Bat Calls of Britain and Europe. A Guide to Species Identification.* Milton Keynes: Pelagic Publishing Ltd, 2021:432.
21. Siemers B.M., Beedhol K., Dietz C. [et al.]. Is species identity, sex, age or individual quality conveyed by echolocation call frequency in European horseshoe bats? *Acta Chiropterologica.* 2005;7:259–274.
22. Jones G., Gordon T., Nightingale J. Sex and age differences in the echolocation calls of the lesser horseshoe bat, *Rhinolophus hipposideros*. *Mammalia.* 1992;56:189–193.
23. Jones G., Ransome R.D. Echolocation calls of bats are influenced by maternal effects and change over a lifetime. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences.* 1993;252B:125–128.
24. Russo D., Jones G., Mucedda M. Influence of age, sex and body size on echolocation calls of Mediterranean and Mehely's horseshoe bats, *Rhinolophus euryale* and *R. mehelyi* (Chiroptera: Rhinolophidae). *Mammalia.* 2001;65:429–436.
25. Russo D., Mucedda M., Bello M. [et al.]. Divergent echolocation call frequencies in insular rhinolophids (Chiroptera): a case of character displacement? *Journal of Biogeography.* 2007;34(12):2129–2138.
26. Györössy D., Györössy K., Estók P. Comparative analysis of the echolocation calls of the lesser horseshoe bat (*Rhinolophus hipposideros*) and the Mediterranean horseshoe bat (*Rhinolophus euryale*) in the Carpathian Basin. *North-Western Journal of Zoology.* 2020;16:204–210.
27. Kohyt J., Pierzchała E., Koza A., Piksa K. Resting Frequency of Echolocation Calls within a Lesser Horseshoe Bat Population (Southern Poland) and its Relation to Body Size, Condition and Mass. *Folia Biologica-Krakow.* 2022;70(1):33–42.
28. Simmons J.A., Fenton M.B., O'Farrell M.J. Echolocation and pursuit of prey by bats. *Science.* 1979;203:16–21.

29. Jones G., Rayner J.M.V. Foraging Behavior and Echolocation of Wild Horseshoe Bats *Rhinolophus ferrumequinum* and *R. hipposideros* (Chiroptera, Rhinolophidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 1989;25:183–191.
30. Xu Z., Jing W., Keping S. [et al.]. Echolocation calls of *Rhinolophus ferrumequinum* in relation to habitat type and environmental factors. *Acta Ecologica Sinica*. 2008;28:5248–5258.
31. Vaughan N., Jones G., Harris S. Identification of British bat species by multivariate analysis of echolocation call parameters. *The International Journal of Animal Sound and its Resording*. 1997;7:189–207.
32. Akmal V., Najafi N., Sharifi M. New distribution records and echolocation call information of the Mehely's Horseshoe Bat, *Rhinolophus mehelyi*, (Chiroptera: Rhinolophidae) in Iran. *Iranian Journal of Animal Biosystematics*. 2018;14(1):43–54.
33. Benda P., Dietz C., Andreas M. [et al.]. Bats (Mammalia: Chiroptera) of the Eastern Mediterranean and Middle East. Part 6. Bats of Sinai (Egypt) with some taxonomic, ecological and echolocation data on that fauna. *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*. 2008;72:1–103.

Информация об авторах / Information about the authors

Дмитрий Григорьевич Смирнов

доктор биологических наук, доцент,
профессор кафедры зоологии
и экологии, Пензенский
государственный университет
(Россия, г. Пенза, ул. Красная, 40)

E-mail: eptesicus@mail.ru

Dmitriy G. Smirnov

Doctor of biological sciences, associate
professor, professor of the sub-department
of zoology and ecology, Penza State
University (40 Krasnaya street,
Penza, Russia)

Гаджибек Сефибекович Джамирзоев

старший научный сотрудник,
Институт экологии горных территорий
имени А. К. Темботова РАН (Россия,
Кабардино-Балкарская Республика,
г. Нальчик, ул. И. Арманд, 37а);
заместитель директора по науке,
Государственный природный заповедник
«Дагестанский» (Россия, г. Махачкала,
ул. Гагарина, 120)

E-mail: dzhamir@mail.ru

Gadzhibek S. Dzhampirzoev

Senior researcher, Institute of Ecology
of Mountain Territories named after
A.K. Tembotov of the Russian Academy
of Sciences (37a I. Armand street, Nalchik,
Kabardino-Balkaria, Russia); deputy
director for science, Dagestan State
Nature Reserve (120 Gagarina street,
Makhachkala, Russia)

Юрий Александрович Быков

научный сотрудник, Национальный парк
«Мещёра» (Россия, г. Гусь-Хрустальный,
ул. Интернациональная, 111)

E-mail: bykov_goos@yahoo.com

Yuriy A. Bykov

Researcher, Meschera National Park
(111 Internatsionalnaya street,
Gus-Khrustalny, Russia)

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflicts of interests.

Поступила в редакцию / Received 09.07.2022

Поступила после рецензирования и доработки / Revised 03.08.2022

Принята к публикации / Accepted 15.08.2022