

УДК 599.4

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ *MYOTIS DAUBENTONII* (CHIROPTERA) НА САМАРСКОЙ ЛУКЕ ПО РЕЗУЛЬТАТАМ ISSR-АНАЛИЗА

© Д.Г. Смирнов, Ф.З. Баишев, В.П. Вехник, Н.М. Курмаева

Ключевые слова: *Myotis daubentonii*; генетическая структура; межпопуляционная дифференциация; поток генов. С помощью ISSR-PCR метода изучена генетическая структура популяций *Myotis daubentonii*, обитающих в условиях Самарской Луки. Выявлен высокий уровень генетического полиморфизма ($R_{95} = 93,8\%$), где значительная часть разнообразия приходится на внутривидовую составляющую. Оценка величины генного потока показала, что в большинстве случаев его значения не превышают единицы, что указывает на высокую генетическую подразделенность популяций. Однако поток генов не исключен и возможен во время осенних перемещений особей к местам зимовок и случайных посещений разных мест роений, а также за счет «не обремененных» импринтингом к местам зимовок молодых животных.

ВВЕДЕНИЕ

У оседлых видов рукокрылых, не совершающих длительных сезонных миграций, поток генов между популяциями более ограничен, чем у перелетных [1–3]. Как показывают исследования, многие из таких видов образуют летние колонии, состоящие из близкородственных особей [4–5], что в принципе предполагает наличие генетической подразделенности между популяциями. Поведение, известное как «роение», приходится на осень – основной период спаривания оседлых рукокрылых [5; 6–14]. Как правило, такое поведение наблюдается в местах зимовочных скоплений животных. Если особи из разных летних колоний встречаются в местах «роения» и спариваются в одном убежище с особями из другой летней колонии, то это должно привести к генетическому сходству между пространственно изолированными летними колониями. Такие колонии, при регулярном использовании одних и тех же мест «роения» и зимовочных убежищ [5, 15–16], будут соответствовать модели панмиксической популяции. И наоборот, если этого не происходит, то колонии должны быть в определенной степени генетически дифференцированы и принадлежать, в зависимости от мест «роения» и зимовки, уже к разным популяциям. Для того чтобы подтвердить или опровергнуть такой механизм дифференциации, мы попытались с помощью метода ISSR-PCR анализа изучить генетическую структуру популяций у оседлого вида *Myotis daubentonii* (Kuhl, 1817), установить уровень межпопуляционной дифференциации и поток генов. В этих исследованиях *M. daubentonii* является удачным модельным объектом, т. к. широко распространен в Европе, в ряде мест многочислен и образует крупные зимовочные скопления [17–18].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили образцы тканей (биопсия перепонки крыла), собранные в летние и зимние периоды 2011–2013 гг. от 64 особей *M. daubentonii*

с территории Самарской Луки (Самарская обл.). В зимнее время животных добывали в местах их массовых зимовок, которые локализованы в четырех штольнях: Бурлак, Попова, СХТ-1 и Верблюд (рис. 2А). Штольни – это системы искусственных подземелий в правобережных волжских склонах Жигулевских гор. Подземелья находятся на расстоянии друг от друга от 1 (СХТ-1 – Попова) до 6 км (Бурлак – Верблюд). В летние периоды животных отлавливали паутинными сетями в местах их массовой кормежки. Отловы проводили в северной части Самарской Луки в окрестностях четырех поселков Жигулевского городского округа (Солнечная Поляна, Рижский, Бахилова Поляна и Бахилово) и в южной части Самарской Луки на о. Винновский. Минимальное расстояние между летними точками сбора составило 1 км (пос. Солнечная Поляна – пос. Рижский), а максимальное – 27 км (о. Винновский – пос. Рижский). Наименьшее расстояние от места летнего сбора до зимовочного убежища 5 км (пос. Солнечная Поляна – Бурлак), а максимальное – 31 км (пос. Бахилово – Верблюд).

Выделение ДНК из образцов тканей, анализ полиморфизма ДНК и количественную оценку степени полиморфизма проводили по ранее разработанной методике [15–16]. В качестве генетических маркеров использованы межмикросателлитные ISSR-маркеры. Из шести протестированных маркеров (ISSR-1, ISSR-2, ISSR-3, ISSR-4, ISSR-5, ISSR-6) лишь ISSR-2 (нуклеотидная последовательность – $(GA)_9C$) инициировал синтез полиморфного профиля, поэтому только он был использован для дальнейшего анализа.

Анализ молекулярно-генетического полиморфизма ДНК осуществляли с помощью компьютерного макроса GenAlEx6 и программы POPGENE ver. 1.31 с определением доли полиморфных локусов (при $P \leq 0,95$), общего числа аллелей (n_a), эффективного числа аллелей (n_e) [19–20]. В качестве показателей оценки генного разнообразия использовали показатели общего (H_t) и внутривидового (H_s) разнообразия, подразделенности популяций и субпопуляций (G_{st} и G_{cs}), показатель интенсивности потока генов (N_m) [21] и индексы

генетического разнообразия (h) [20]. Генетическое расстояние между популяциями определяли по М. Нею [22]. На основе матриц генетических расстояний выполняли кластерный анализ с алгоритмом UPGMA. Графическое изображение дендрограмм получено в программе TreeView (<http://taxonomy.zoology.gla.ac.uk/rod/treeview.html>) и Past 2.15.

Под популяцией у оседлых видов рукокрылых мы понимали совокупность особей одного вида, населяющих определенную область пространства. При этом ключевой территорией считали конкретное место зимовки или отдельное подземелье (штольню), куда на время холодного периода собирается почти весь половозрастной состав популяции, происходит осеннее «роение» и где большинство ее особей участвует в спаривании [12].

РЕЗУЛЬТАТЫ

В девяти изученных выборках выявлено 18 амплифицированных фрагментов ДНК, размеры которых составляли от 201 до 770 пн (рис. 1). Все фрагменты оказались полиморфными.

Эффективное число аллелей на locus в суммарной выборке *M. daubentonii* равно 1,65. Максимальное значение зафиксировано у популяции из штольни СХТ-1, а минимальное – в выборке из окр. пос. Бахилово (табл. 1). Оценка числа полиморфных локусов показала, что наименьшим показателем обладает выборка из окр. пос. Бахилово. Среди зимующих популяций наиболее низкие значения получены для штолен Бурлак и Попова. Самый высокий показатель полиморфизма в местах летнего обитания был отмечен в выборке из пос. Солнечная Поляна, а в местах зимовок – в популяциях СХТ-1 и Верблюды. Генетический полиморфизм *M. daubentonii* в суммарной выборке составил 93,8 %.

Общее генное разнообразие в суммарной выборке составило 0,35 (H_t), а среднее выборочное генное разнообразие по всем локусам – 0,25 (h) (табл. 1). Таким образом, среднее значение для изученных популяций оказалось несколько ниже, чем в суммарной выборке. Большая часть этого разнообразия приходится на внутривидовую составляющую ($H_s = 0,34$, $G_{cs} = 0,27$) и лишь незначительная – на межвидовую ($G_{st} = 0,023$). При разделении выборок по сезону года внутривидовое разнообразие для выборок из летних мест обитания составило $H_s = 0,24$, а из мест зимовок – $H_s = 0,37$, в то время как уровень межвидовой дифференциации определен как 0,32 и 0,21 соответственно. Оценка генного потока показала, что

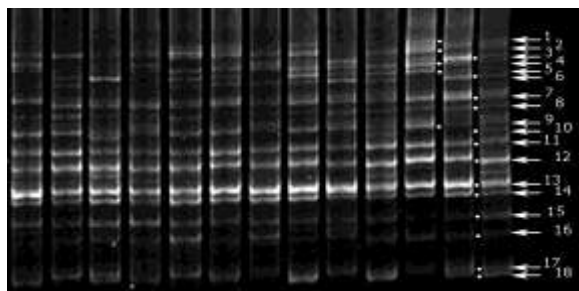


Рис. 1. PCR-спектр *Myotis daubentonii*, инициированный праймером ISSR-2

Таблица 1

Показатели генетического разнообразия в выборках *Myotis daubentonii* (n – объем выборки)

Выборки (n)	n_a	n_e	h	% P_{95}
Солнечная Поляна (13)	1,69	1,56	0,31	75,0
Рижский (6)	1,63	1,60	0,32	68,8
Бахилова Поляна (3)	1,50	1,45	0,25	56,3
Бахилово (4)	0,63	1,10	0,06	12,5
Винновский (5)	1,63	1,44	0,25	62,5
Бурлак (7)	1,38	1,43	0,23	50,0
Верблюды (9)	1,75	1,52	0,29	75,0
СХТ-1 (9)	1,81	1,62	0,35	87,5
Попова (8)	1,31	1,33	0,20	50,0

как в выборках из летних местообитания ($N_m = 0,53$), так и из зимующих популяций ($N_m = 0,92$) его значения не превышают единицы, что подтверждает высокую генетическую подразделенность между большинством выборок, собранных в пределах каждого сезона.

Результаты расчета генетических дистанций отражены на дендрограммах (рис. 2). В местах зимовок наибольшее сходство обнаружено у популяций из штолен СХТ-1 и Попова, а максимальную обособленность имеет популяция из штольни Верблюды. Популяция из штольни Бурлак максимально генетически близка к популяции из штольни СХТ-1 и удалена от популяции из штольни Попова.

По местам летнего обитания полное сходство демонстрируют выборки из географически близких пунктов – Солнечная Поляна и Рижский. Сестринский кластер образуют выборки, наоборот, из географически удаленных друг от друга пунктов – Бахилова Поляна и Винновский. Максимальную генетическую дистанцию от всех исследованных выборок имеет выборка из окр. пос. Бахилово.

Обобщенный анализ генетического сходства, проведенный одновременно для всех девяти выборок, позволил построить схему, где выборки разделены на три кластера (рис. 2Г). В первый кластер вошли три выборки из летних мест обитания и две из мест зимовок. Малой дистанцией здесь обладают выборками из окр. пос. Бахилова Поляна и из штольни СХТ-1. Максимально к ним приближены генетически однородные выборки из окр. пос. Солнечная Поляна и Рижский. Также общий с ними кластер образует популяция из штольни Верблюды. Второй кластер формируют выборки, взятые с о. Винновский и из штольни Бурлак. Наконец, сильнее всех генетически обособлен третий кластер, объединяющий выборки из окр. пос. Бахилово и штольни Попова.

ОБСУЖДЕНИЕ

На основании анализа фрагментов ДНК, амплифицированных в ходе полимерной цепной реакции (ПЦР) с использованием ISSR-праймера, установлено, что большинство популяций *M. daubentonii* характеризуются высоким уровнем полиморфизма и генетическим разнообразием. Исключение составляет лишь выборка из окр. пос. Бахилово, где зарегистрирована небольшая выравненность аллелей по частоте и очень низкие зна-

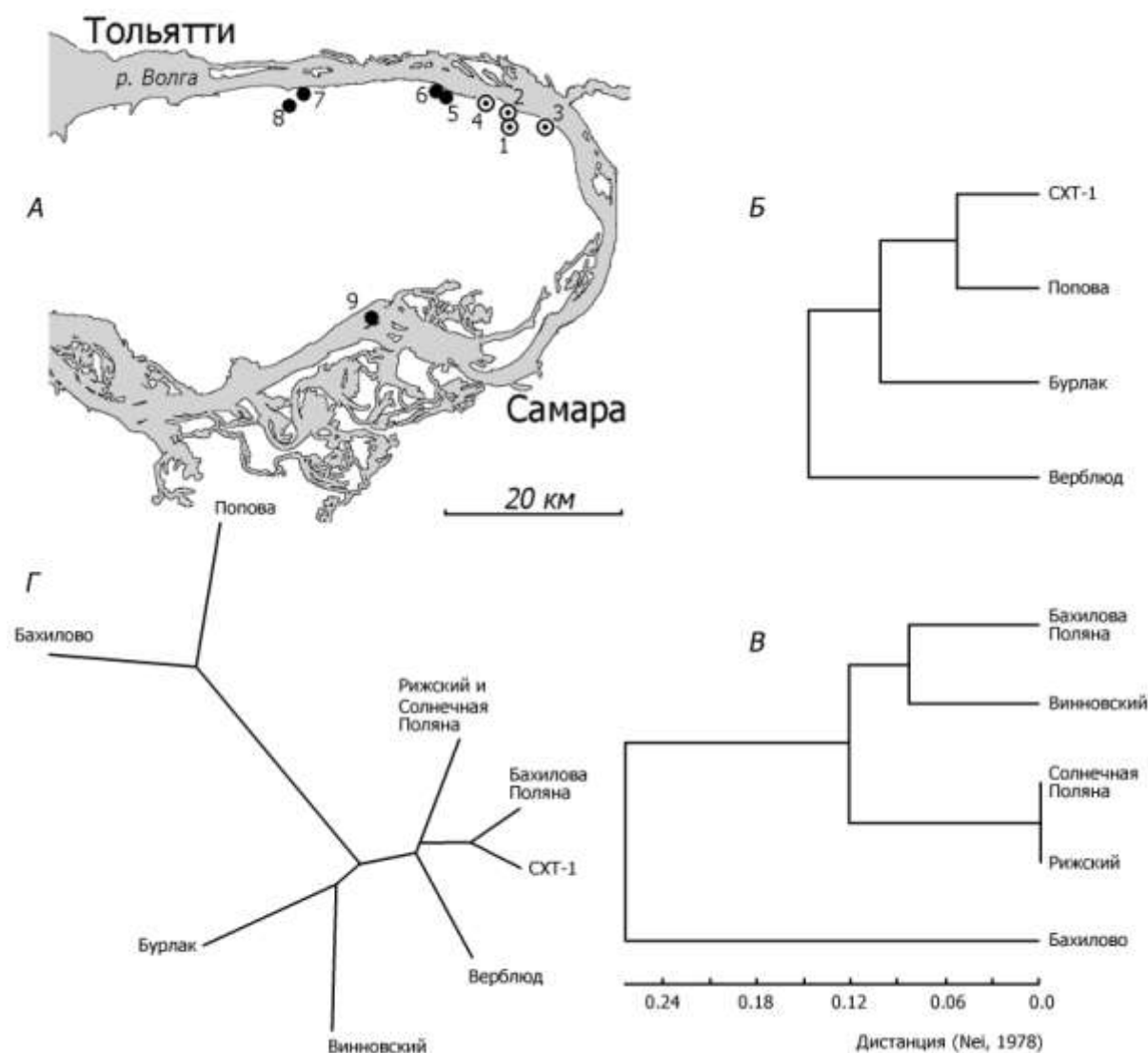


Рис. 2. Точки сбора материала (А: 1 – CXТ-1; 2 – Попова; 3 – Верблюд; 4 – Бурлак; 5 – Солнечная Поляна; 6 – Рижский; 7 – Бахилова Поляна; 8 – Бахилово; 9 – о. Винновский) и дендрограммы генетического сходства выборки особей *M. daubentonii*: места зимовок (Б); места летнего обитания (В); общая схема генетического сходства (Г)

чения генетических показателей. В целом полученные результаты демонстрируют относительно высокий уровень структурирования населения *M. daubentonii* на Самарской Луке, что подтверждают попарные значения индекса межпопуляционной дифференциации (табл. 2).

Проверка генетической изоляции расстоянием выявила положительную корреляцию между попарными G_{st} и географической удаленностью отдельно зимних ($R_{spirmen} = 0,30$) и летних ($R_{spirmen} = 0,31$) выборок. Однако прослеженная связь все же оказалась статистически недостоверной ($p > 0,05$), что связано с обратной зависимостью, выявленной между некоторыми выборками. Например, географически близко расположенные друг к другу выборки из окр. пос. Бахилова Поляна и Бахилово (3,74 км) оказались максимально генетически дифференцированы. Это обстоятельство указывает на отсутствие между ними потока генов и принадлежность их особей к разным популяциям. Кроме того, крайне низкое генетическое разнообразие в выборке из

последнего локалитета может свидетельствовать еще и о высокой изолированности ее популяции, и, возможно, о большом уровне инбридинга. Другие две близко расположенные летние выборки, взятые из окр. пос. Солнечная Поляна и Рижский (1,25 км), наоборот, демонстрируют абсолютную генетическую идентичность и, по-видимому, являются частями одной популяции.

Популяции, которые формируются в местах зимовок, в зимнее время полностью изолированы друг от друга. Это отличает их от зимовок рукокрылых, известных в Средней Европе, где из-за мягких зим перемещение особей между убежищами происходит регулярно [23–26]. В условиях Средней полосы России и в частности на Самарской Луке с помощью массового кольцевания и многочисленных последующих возвратов нами было зарегистрировано [17], что рукокрылые крайне консервативны к своим зимовочным подземельям. Выбрав один раз одно из них, они никогда более не встречаются в других даже близко расположенных подземных убежищах. Так как спаривание

Таблица 2

Парные значения коэффициентов G_{st} (ниже диагонали) и N_m (выше диагонали)

Выборка	Рижский	Солнечная Поляна	Бахилова Поляна	Бахилово	Винновский	Бурлак	Верблюды	СХТ-1	Попова
Рижский		19,79	1,48	0,61	1,15	1,21	2,29	3,10	1,57
Солнечная Поляна	0,013		1,45	0,57	1,18	1,53	2,05	2,92	1,48
Бахилова Поляна	0,144	0,147		0,32	1,30	1,17	1,65	2,41	0,85
Бахилово	0,293	0,305	0,439		0,25	0,37	0,32	0,81	0,67
Винновский	0,179	0,175	0,161	0,497		1,30	1,24	1,56	0,58
Бурлак	0,171	0,141	0,176	0,401	0,162		1,03	2,07	0,97
Верблюды	0,098	0,109	0,132	0,439	0,168	0,195		1,94	0,88
СХТ-1	0,075	0,079	0,094	0,235	0,138	0,108	0,114		2,36
Попова	0,136	0,145	0,228	0,273	0,302	0,204	0,221	0,096	

преимущественно происходит на местах зимовок, то в зимнее время между такими популяциями, находящимися в разных подземельях, поток генов должен быть исключен.

Как было уже нами отмечено, рассмотренные зимующие в разных штольнях популяции вида в целом характеризуются высоким уровнем дифференциации, однако этого нельзя сказать для некоторых из них в отдельности. Так, минимальной генетической дистанцией по отношению ко всем другим зимним популяциям обладает популяция из штольни СХТ-1. При отсутствии возможности в зимнее время перелетать из одного подземелья в другие многие особи все же могут это осуществлять осенью в период перемещения от мест летнего обитания к местам зимовок и роения. Возможно, что некоторые животные, зимующие в штольне СХТ-1 или в других похожих убежищах, посещают не только свои места роения, но и «чужие», участвуя здесь в спаривании. По-видимому, именно так можно объяснить выявленный у популяции из штольни СХТ-1 по отношению к другим таким же популяциям относительно небольшой уровень межпопуляционной дифференциации ($G_{st} < 0,11$), умеренный поток генов ($N_m > 1,90$) и самое высокое ее генетическое разнообразие. Стремление особей в период осенних перекочевков использовать не только свои места роения, где происходит их спаривание, но и посещать чужие также может объяснить тот факт, что уровень межпопуляционной дифференциации в целом на местах зимовок оказался меньше, чем на местах летнего обитания, а внутривидовое разнообразие, наоборот, больше. Последнее обстоятельство связано еще и с тем, что на места зимовок особи собираются со значительной по площади территории и формирующиеся здесь популяции представлены большим числом колоний из разных летних мест обитания.

Мы также допускаем вероятность того, что дополнительный приток генов и увеличение генетического разнообразия популяций в местах зимовок могут привносить молодые особи. После распада выводковых колоний молодые животные, как правило, живут обособленно от взрослых и осенью выбирают маршруты следования к местам зимовок самостоятельно. Во время таких перемещений они могут быть случайно привлечены к любому месту роения или зимовочному под-

земелью, которое, например, не используется особями «родной» популяции, и остаться здесь на зимовку. Впоследствии импринтинг и свойственный консерватизм склоняют их регулярно в последующие годы возвращаться и использовать для зимовок только эти места. В качестве подтверждения такой точки зрения мы можем привести, к сожалению, пока единственный имеющийся в нашем распоряжении пример по этому виду, когда окольцованный нами в июле 2013 г. в окр. пос. Солнечная Поляна молодой самец был обнаружен в конце ноября этого же года на зимовке в пещере Бурлак.

По всей видимости, летние выборки из окр. пос. Солнечная Поляна, так же, как и из окр. пос. Рижский и Бахилова Поляна, могут считаться частью одной популяции, зимующей в штольне СХТ-1, т. к. имеют с ней минимальную генетическую дистанцию и наибольший поток генов (табл. 2). Поэтому повторно отловленный нами зверек, который был упомянут выше, мог оказаться на зимовке в штольне Бурлак по причине того, что это подземелье находится на пути между пос. Солнечная Поляна и штольней СХТ-1. Также не исключено, что часть особей, рожденных и проводящих лето в этих поселках, может зимовать в штольнях Попова и Верблюды. Из-за низких значений N_m (0,31–0,80) между выборкой из окр. пос. Бахилова и зимующими популяциями исключается возможность зимовки ее особей в изученных подземельях. Что же касается географически удаленной выборки с о. Винновский, то зимовка ее особей в этих подземельях не исключена.

Таким образом, проведенный анализ генетической изменчивости популяций *M. daubentonii*, обитающих в условиях Самарской Луки, позволил выявить степень их неоднородности и уровень генетической подразделенности. Зимующие в разных искусственных подземельях особи формируют отдельные популяции, которые абсолютно изолированы в зимний период времени. Уровень их дифференциации относительно высок, но при этом поток генов не исключен и возможен во время осенних перемещений особей к местам зимовок и случайных посещений разных мест роения, а также за счет «не обремененных» импринтингом к местам зимовок молодых животных. Все это также может объяснить высокий уровень полиморфизма популяций. По окончании спячки особи из мест зимовок разлетаются

на разное от них расстояние в разные места летнего обитания. При этом допускаем, что одно и то же летнее местообитание может использоваться животными из разных зимовочных убежищ.

Полученные и описанные нами результаты по генетической структуре популяций *M. daubentonii* в условиях Самарской Луки пока могут считаться лишь предварительными, т. к. предполагаемое в последующих исследованиях увеличение числа выборок по местам летнего обитания и применение новых молекулярных маркеров позволит не только более точно показать уровень структурированности популяций, их генетические взаимоотношения, но и значительно повысить репрезентативность самих результатов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Petit E., Mayer F. Male dispersal in the noctule bat (*Nyctalus noctula*): where are the limits? // Proc. Roy. Soc. London Ser. B. 1999. V. 266. P. 1717-1722.
2. Burland T.M., Worthington Wilmer J. Seeing in the dark: molecular approaches to the study of bat populations // Biol. Rev. 2001. V. 76. P. 389-409.
3. Webster M.S., Marra P.P., Haig S.M., Bensch S., Holmes R.T. Links between worlds: unravelling migratory connectivity // Trends Ecol. Evol. 2002. V. 17. № 2. P. 76-83.
4. Kerth G., Safi K., König B. Mean colony relatedness is a poor predictor of colony structure and female philopatry in the communally breeding Bechstein's bat (*Myotis bechsteinii*) // Behav. Ecol. Sociobiol. 2002. V. 52. P. 203-210.
5. Смирнов Д.Г. Организация сообществ и популяций рукокрылых (Mammalia: Chiroptera) в условиях умеренно-континентального климата России: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Пенза, 2013.
6. Davis W.H., Hitchcock H.B. Biology and migration of the bat *Myotis lucifugus* in New England // J. Mammal. 1965. V. 46. P. 296-313.
7. Hall J.S., Brenner F.J. Summer netting of bats at a cave in Pennsylvania // J. Mammal. 1968. V. 49. № 4. P. 779-781.
8. Fenton M.B. Summer activity of *Myotis lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae) at hibernacula in Ontario and Quebec // Can. J. Zool. 1969. V. 47. P. 597-602.
9. Horacek I., Zima J. Net-revealed cave visitation and cave-dwelling in European bats // Folia Zool. 1978. V. 27. P. 135-148.
10. Thomas D.W., Fenton M.B., Barclay R.M.R. Social behavior of the Little Brown Bat, *Myotis lucifugus*. I. Mating behavior // Behav. Ecol. Sociobiol. 1979. V. 6. P. 129-136.
11. Bauerova Z., Zima J. Seasonal changes in visits to a cave by bats // Folia Zool. 1988. V. 37. P. 97-111.
12. Furmankiewicz J. Mating behaviour of the brown long-eared bat *Plecotus auritus* // Bat Res. News. 2002. № 43. P. 84-85.
13. Furmankiewicz J., Gorniak J. Seasonal changes in number and diversity of bat species (Chiroptera) in the Stolec mine (SW Poland) // Przys. Sud Zach, Supplement. 2002. № 2. P. 49-70.
14. Parsons K.N., Jones G., Davidson-Watts I., Greenaway F. Swarming of bats at underground sites in Britain – implications for conservation // Biol. Conserv. 2003. V. 111. P. 63-70.
15. Баишев Ф.З., Смирнов Д.Г., Вехник В.П. Изучение генетического разнообразия популяций *Eptesicus nilssonii* (Chiroptera, Vespertilionidae), зимующих в искусственных подземельях Самарской Луки // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2014. Т. 23. № 24. С. 86-95.
16. Баишев Ф.З., Смирнов Д.Г., Вехник В.П., Курмаева Н.М., Титов С.В. Генетическое разнообразие *Myotis daubentonii* и *Eptesicus nilssonii* (Mammalia: Chiroptera) в условиях Жигулевских гор // Известия Самарского научного центра РАН. 2014. Т. 16. № 5-1. С. 380-385.
17. Смирнов Д.Г., Вехник В.П., Курмаева Н.М., Шепелев А.А., Ильин В.Ю. Видовая структура и динамика сообщества рукокрылых (Chiroptera: Vespertilionidae), зимующих в искусственных подземельях Самарской Луки // Известия РАН. Сер. биол. 2007. № 5. С. 608-618.
18. Смирнов Д.Г., Вехник В.П. Численность и структура сообществ рукокрылых (Chiroptera: Vespertilionidae), зимующих в искусственных подземельях Самарской Луки // Экология. 2011. № 1. С. 64-72.
19. Yeh F.C., Boyle T.J.B. Population genetic analysis of co-dominant and dominant markers and quantitative traits // Belgian Journal of Botany. 1997. V. 129. P. 157.
20. Peakall R., Smouse P.E. GenAlEx V6: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // Mol. Ecol. 2006. V. 6. № 1. P. 288-295.
21. Хедрик Ф. Мир биологии: генетика популяций. М.: Техносфера, 2003. 592 с.
22. Nei M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // Genetics. 1978. V. 89. P. 583-590.
23. Krzanowski A. Some major aspects of population turnover in wintering bats in the cave at Pulawy (Poland) // Acta Theriolog. 1959. V. 3. № 3. P. 27-42.
24. Haensel J. Searching for intermediate quarters during seasonal migrations in the large mouse-eared bat (*Myotis myotis*) // Proc. 4-th Int. Bat Res. Conf. Nairobi. 1978. P. 231-237.
25. Bogdanowicz W., Urbaniak Z. Some ecological aspects of bats hibernating in city of Poznań // Acta Theriolog. 1983. V. 28. № 24. P. 371-385.
26. Lesinski G. Ecology of Bats Hibernating Underground in Central Poland // Acta Theriolog. 1986. V. 31. № 37. P. 507-521.

БЛАГОДАРНОСТИ: Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 15-04-01055а. Авторы выражают благодарность С.В. Титову за помощь при проведении молекулярно-генетических работ.

Поступила в редакцию 29 января 2015 г.

Smirnov D.G., Baishev F.Z., Vekhnik V.P., Kurmaeva N.M. THE GENETIC STRUCTURE OF POPULATIONS OF *MYOTIS DAUBENTONII* (CHIROPTERA) ON THE SAMARA BEND AS A RESULT OF ISSR-ANALYSIS

Using ISSR-PCR method the genetic structure of populations of *Myotis daubentonii*, living in conditions of the Samara Bend, was studied. The high level of genetic polymorphism ($R_{95} = 93.8\%$) was revealed, where much of the diversity accounts for inner population component. An estimate of gene flow has shown that in most cases it does not exceed the value of unity, indicating a high genetic subdivision of populations. However, gene flow cannot be ruled out during the autumn movements of animals to wintering sites and random visits to different places swarming, as well as due to the "unencumbered" imprinting to the wintering grounds in young animals.

Key words: *Myotis daubentonii*; genetic structure; interpopulation differentiation; gene flow.

Смирнов Дмитрий Григорьевич, Пензенский государственный университет, г. Пенза, Российская Федерация, доктор биологических наук, профессор кафедры зоологии и экологии, e-mail: eptesicus@mail.ru

Smirnov Dmitry Grigorievich, Penza State University, Penza, Russian Federation, Doctor of Biology, Professor of Zoology and Ecology Department, e-mail: eptesicus@mail.ru

Баишев Фарид Зиннатович, Пензенский государственный университет, г. Пенза, Российская Федерация, аспирант, кафедра зоологии и экологии, e-mail: baishev-91@mail.ru

Baishev Farid Zinnyatovich, Penza State University, Penza, Russian Federation, Post-graduate Student, Zoology and Ecology Department, e-mail: baishev-91@mail.ru

Вехник Владимир Петрович, Жигулевский государственный природный биосферный заповедник им. И.И. Спрыгина, с. Бахилова Поляна, г. Жигулевск, Самарская область, Российская Федерация, старший научный сотрудник, e-mail: vekhnik@mail.ru

Vekhnik Vladimir Petrovich, Zhigulevsky State Biosphere Reserve named after I.I. Sprygin, village Bahilova Polana, Zhigulyovsk, Samarskaya region, Russian Federation, Senior Scientific Worker, e-mail: vekhnik@mail.ru

Курмаева Наиля Мухамметшановна, Пензенский государственный университет, г. Пенза, Российская Федерация, кандидат биологических наук, доцент, доцент кафедры зоологии и экологии, e-mail: nmk74d@yandex.ru

Kurmaeva Naila Muhammetshanovna, Penza State University, Penza, Russian Federation, Candidate of Biology, Associate Professor, Associate Professor of Zoology and Ecology Department, e-mail: nmk74d@yandex.ru