

DOI: <https://doi.org/10.36885/nzdpm.2023.39.99-110>

УДК [599.4:[574.4:581.526.42]:504](477.8)

Башта А.-Т.В.

## РУКОКРИЛІ (*CHIROPTERA*) СМЕРЕКОВИХ ЛІСОСТАНІВ УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ

Угрупування кажанів у монокультурних смерекових насадженнях (Сколівські Бескиди, Горгани, Чорногора) і смерекових лісах верхнього гірського лісового поясу (Верховинський НПП, Карпатський НПП) досліджували шляхом обліку ехолокаційних сигналів для оцінки значення таких екосистем для цієї групи тварин. На пробних площах виявлено 11 видів: кажан північний *Eptesicus nilssonii*, кажан пізній *Eptesicus serotinus*, нічниця північна/вусата *Myotis brandtii/mystacinus*, нічниця водяна *Myotis daubentonii*, нічниця велика *Myotis myotis*, вечірниця руда *Nyctalus noctula*, вухань звичайний *Plecotus auritus*, немотир лісовий *Pipistrellus nathusii*, немотир звичайний *Pipistrellus pipistrellus*, немотир-карлик *Pipistrellus ruytaeus*, лилик двоколірний *Vespertilio murinus*. За ступенем домінування (загальної кількості зареєстрованих сигналів) найчисельнішим виявився *E. nilssonii* (32,7%). Деяко менш чисельними були *M. mystacinus/brandtii* (25,6%) і *P. nathusii* (18,9%). За просторовим розподілом (наявність на пробних площах) лише пара *M. mystacinus/brandtii* була виявлена на всіх досліджених ділянках. З інших видів найчастіше були представлені *E. nilssonii* (58,8%) і *P. nathusii* (41,2%). У пари видів-двійників *M. mystacinus/M. brandtii* спеціальних вимог до середовища існування не виявлено, але велика частота спостережень цих видів у всіх спектрах лісових біотопів проявляє їх як типових «лісових». Домінування *E. nilssonii* в ялинових лісах підтверджує, що і в умовах центральної Європи цей вид використовує в основному семі-борельні хвойні ліси. Найвище значення індексу біорізноманіття Шеннона виявлене у смерекових лісах Сколівських Бескидів ( $H' = 1,616$ ) і НПП «Синьогора» ( $H' = 1,627$ ). Ймовірно, хвойні лісостани на нижчих висотах можуть бути сприятливішими кормодобувними біотопами для представників популяцій, топічно не пов'язаних з такими лісами: *P. ruytaeus*, *P. pipistrellus*, *V. murinus*, *N. noctula*. Виявлений рівень нічної активності та видової різноманітності кажанів у смерекових лісах свідчить про те, що вони можуть бути важливими для їхніх місцевих популяцій. Хвойні монокультури можуть відігравати важливу роль для локальних популяцій кажанів, відіграючи роль перелітних коридорів і місць кормодобування.

**Ключові слова:** *Chiroptera*, хвойні ліси, лісові екосистеми, активність, Карпати.

Лісові види кажанів, зважаючи на певну специфіку і складність процесу їх досліджень, загалом вивчені порівняно слабше, ніж антропофільні чи печерні види. Місця поселення антропофільних видів здебільшого знаходяться в будинках і, зокрема, в їх дахових конструкціях, тому їх відносно легше виявляти та досліджувати. Троглобіонтні види, що селяться в підземних порожнинах, також віддавна привертають увагу дослідників.

Лісові екосистеми є дуже важливими оселищами для багатьох європейських видів кажанів щодо реалізації значної кількості аспектів їх життєдіяльності, зокрема в топічному чи трофічному (Meschede, Heller, 2000; Влащенко, 2010; Башта, 2020, 2022). Значна кількість видів, що живуть поза лісом, активно використовує лісові екосистеми для задоволення, насамперед, трофічних потреб (Zahn et al., 2005; Kalda et al., 2014). Ступінь використання кажанами лісових екосистем може істотно різнитися і значною

мірою це залежить від видового складу та просторової структури лісостанів (Башта, Приндак, 2017).

Загалом, угрупованням кажанів похідних монокультурних насаджень часто недостатньо або взагалі не приділяється уваги, зокрема – з точки зору збереження середовища їхнього існування. У науковій літературі відзначено явище активного уникання окремими видами кажанів монокультурних насаджень (Walsh, Harris, 1996; Russo, Jones, 2003; Boughey et al., 2011). Разом з тим, з часом з'являється все більше доказів того, що використання таких насаджень кажанами може бути значно ширшим, ніж вважалося раніше (Charbonnier et al., 2016; Pereira et al., 2016; Russo et al., 2010).

Метою нашого дослідження є з'ясування видового складу, показників активності рукокрилих в екосистемах смерекових лісів Українських Карпат, оцінюючи вплив цих екосистем на ступінь їх використання різними видами кажанів. Такі дослідження є важливими для оцінки використання кажанами різних типів середовища існування, опрацювання управлінських заходів для пом'якшення потенційного негативного впливу лісогосподарських заходів і розробки стратегії захисту від можливого зменшення їх популяцій.

### Матеріал і методика досліджень

Дослідження були проведені на території чотирьох полігонів: Бескиди (НПП «Сколівські Бескиди»), Верховина (Верховинський НПП), Горгани (НПП «Синьогора»), Черногора (Карпатський НП і ліси поблизу смт Ворохта: Ворохтянське ЛГ). Усі дослідження проведені протягом літніх місяців: червень-липень протягом 2015–2022 рр.

Природні смерекові ліси у Карпатах переважно поширені на висотах від 1300 до 1670 м над р. м. На нижчих висотах переважають похідні смерекові лісостани. Заміна букових і мішаних лісів монокультурами смереки призвела до порушення природної поясності лісових масивів Карпат загалом, поширення ялини від підніжжя до верхньої межі лісу, тобто за межами її природного висотного поясу. Характерною рисою смерекових монокультур є спрощена структура (виражена одноярусність), нижчий вік природної стиглості, ніж у природних смерекових лісостанів, а також низька стійкість до хвороб і шкідників (Голубец, 1978).

Досліджувані ділянки (4) смеречника у Сколівських Бескидах розташовані на висотах 750-980 м над р. м. (Стрийський р-н, Львівська обл.).

У Верховинському НПП чітко виражений поясний розподіл рослинності. Дослідження (5 ділянок) були проведені у верхньому гірському лісовому поясі, який формує переважно ялина європейська *Picea abies* на висотах 1010–1365 м над р. м. (Верховинський р-н, Івано-Франківська обл.).

У Горганях (4 ділянки) дослідження проведені у смерековому лісі поблизу с. Стара Гута (Івано-Франківський р-н, Івано-Франківська обл.).

У Черногірському масиві дослідження проведені у смерекових лісах Карпатського НПП (2 ділянки) і прилеглих територій (Ворохтянське ЛГ – 2 ділянки) на висотах 858–1040 м над р. м. У цьому парку збереглися найбільші в Українських Карпатах суцільні масиви мішаних і чистих смеречин.

Під час досліджень кажанів використані статичні ультразвукові детектори Batcorder (EcoObst GmbH) і Song Meter Mini Bat detector (Wildlife Acoustics). Отримані звукові сигнали кажанів опрацьовані з використанням програмного забезпечення

Kaleidoscope Pro (Wildlife Acoustics) і batIdent і bcAnalyze (EcoObst GmbH). Це програмне забезпечення автоматично вимірює основні звукові параметри записаних ехолокаційних сигналів і обчислює значення ймовірності того, що сигнал походить від певного виду кажанів. Після автоматичного аналізу всі ехолокаційні сигнали верифіковані мануально для уникнення помилкової видової ідентифікації (з використанням критеріїв про параметри ехолокаційних сигналів кажанів: Russo, Jones, 2003; Skiba, 2003; Hammer, Zahn, 2009; Barataud, 2015; Russ, 2021).

Для проведення обліків детектори були розміщені на опорі висотою близько 1,8 м і запрограмовані на роботу протягом усієї ночі. Розподіл кількості робочих ночей за дослідними полігонами нерівномірний, оскільки під час аналізу ми не враховували ночі, коли активність кажанів з певних причин може бути мінімальною: з сильним вітром і/або дощем. Проліт кажана – послідовність сигналів тривалістю понад 10 мс, яка складається мінімум з 2 окремих сигналів (Thomas, 1988).

Відлови рукокрилих павутинними сітками проведені в літній період року, в національних парках «Синьгора», «Сколівські Бескиди», Чорногірському масиві. Павутинні сітки здебільшого були розташовані поблизу місць розташування детекторів, в аналогічних біотопах, але на певній відстані від апаратів, для уникнення неточностей щодо показників активності кажанів. Видову ідентифікацію здійснювали за низкою морфологічних ознак (розміри та форма вух, крил і козелків, забарвлення червоної та спинної сторін), з використанням відповідних визначників (Волошин, Башта, 2001; Dietz, von Helversen, 2004 та ін.). В особин визначали стать і вік, знімали морфометричні проміри та відпускали.

Види кажанів можна класифікувати за відповідними трофічними «гільдіями», на основі морфологічних особливостей, мисливської стратегії та структури ехолокаційного сигналу. Враховуючи географічні ареали, моделі поширення кажанів і літературні дані (Sachanowicz et al. 2006), ми виділили три трофічні гільдії: повітряні мисливці (*Nyctalus noctula* (Schreber, 1774), *Vespertilio murinus* Linnaeus, 1758, *Eptesicus serotinus* Schreber, 1774, *Eptesicus nilssonii* (Keiserling et Blasius, 1839)), узлісні мисливці (*Pipistrellus pipistrellus* (Schreber, 1774), *Pipistrellus pygmaeus* (Leach, 1825), *Pipistrellus nathusii* (Keyserling & Blasius, 1839), *Barbastella barbastellus* (Schreber, 1774), *Myotis daubentoniid* (Kuhl, 1817), *Myotis dasycneme* (Boie, 1825)) і збирачі – мисливці закритого середовища існування (*Myotis nattereri* (Kuhl, 1817), *Myotis myotis* (Borkhausen, 1797), *Myotis bechsteinii* (Kuhl, 1817), *Myotis mystacinus* (Kuhl, 1817), *Myotis brandtii* (Eversmann, 1845), *Plecotus auritus* Linnaeus, 1758). Такий поділ є певною мірою умовний, однак, він відображає основні оселищні преференції різних видів кажанів.

Оскільки деякі види кажанів акустично розрізнити може бути досить складно, сигнали *M. brandtii* та *M. mystacinus* об'єднані у групу видів «*M. Brandtii*». Складним для розрізнення є також види *P. auritus* та *Plecotus austriacus* (Fischer, 1829), однак, зважаючи на те, що у природних екосистемах *P. austriacus* як синантропний вид, не спостерігається (Башта, 2020), всі сигнали особин цього роду класифіковані як *P. auritus*.

Для розрахунку індексів видового різноманіття рукокрилих на дослідних ділянках (різноманітності Шеннона (H'), вирівняності Піелу (J), домінування (D), видового багатства Маргалефа (R)) використане програмне забезпечення PAST 3.

### Результати досліджень та їхнє обговорення

Загалом на чотирьох полігонах у Карпатському регіоні дослідження проведені на 21 дослідній ділянці. Під час роботи ультразвукових детекторів (загалом 581 година) зафіксовано 656 серій сигналів, з яких 77,8% ідентифіковані до виду. Таким чином зареєстровано 11 видів: кажан північний *Eptesicus nilssonii*, кажан пізній *Eptesicus serotinus*, нічниця північна/вусата *Myotis brandtii/mystacinus* далі – («*M. brandtii*»), нічниця водяна *Myotis daubentonii*, нічниця велика *Myotis myotis*, вечірниця руда *Nyctalus noctula*, вухань звичайний *Plecotus auritus*, нетопир лісовий *Pipistrellus nathusii*, нетопир звичайний *Pipistrellus pipistrellus*, нетопир-карлик *Pipistrellus pygmaeus*, лилик двоколірний *Vespertilio murinus* (табл. 1). Розподіл видового складу і показників активності кажанів за пробними площами виявився дуже нерівномірним.

Поширення кажанів у межах території Українських Карпат має виражені особливості, що визначаються природними умовами різних її ділянок. Більшість видів кажанів трапляються в низькогірній частині Карпат, а зі збільшенням висоти видове різноманіття зменшується.

Аналіз видів за частотою трапляння на різних ділянках виявив, що найбільш поширеним у смерекових лісах Українських Карпат виявився «*M. brandtii*», зареєстрований на всіх дослідних площах. Одним з найпоширеніших також виявився *E. nilssonii*, представлений на 58,8% дослідних ділянок, дещо менше – *P. nathusii* (41,2%). Порівняно значне представництво виявлене також у *M. daubentonii* (35,3%), *P. auritus* (35,3%), *P. pipistrellus* (23,5%).

Загалом з ступенем домінування (загальною кількістю зареєстрованих сигналів) найчисельнішим виявився *E. nilssonii* (32,7%). Дещо менш чисельними були «*M. brandtii*» (25,6%) і *P. nathusii* (18,9%).

За просторовим розподілом (частотою трапляння по досліджуваних ділянках) лише «*M. brandtii*» була виявлена на всіх пробних площах. З інших видів найчастіше були представлені *E. nilssonii* і *P. nathusii* (58,8% і 41,2% ділянок, відповідно).

У Верховинському НПП виявлено 4 види кажанів, з яких домінував «*M. Brandtii*» (81,6 %). Решта 3 види, це *E. nilssonii*, *M. daubentonii* і *M. myotis*.

У НПП «Синьогора» виявлено 7 видів і розподіл їхньої активності виявився зовсім іншим: тут домінували *E. nilssonii* (46,2 %), *P. nathusii* (17,9 %) і «*M. Brandtii*» (15,1 %). Інші види: *E. serotinus*, *V. murinus*, *M. myotis*, *P. auratus*, виявлені значно рідше.

У смерекових лісах верхнього гірського лісового поясу (Карпатський НПП) домінували *E. nilssonii* (81,4 %) і *P. nathusii* (28,6%). Частка активності інших видів не перевищувала 10% («*M. Brandtii*», *P. auritus*).

У смерекових лісах Ворохтянського ЛГ загалом виявлено 7 видів, серед яких домінували *P. nathusii* (58,8%) і «*M. Brandtii*» (19,6 %). Частка активності інших видів не перевищувала 10% (*E. nilssonii*, *N. noctula*, *M. myotis*, *P. pipistrellus*, *P. auritus*).

На дослідних ділянках у НПП «Сколівські Бескиди» загалом виявлено 7 видів. Тут домінував «*M. Brandtii*» (39,5 %). Іншим домінантним видом був *E. nilssonii* (34,9 %). Інші види: *M. daubentonii*, *M. dasycneme*, *M. myotis*, *P. pipistrellus*, *P. pygmaeus*.

Найвище значення індексу біорізноманіття Шеннона виявлене у смерекових лісах Сколівських Бескидів ( $H' = 1,616$ ) і НПП «Синьогора» ( $H' = 1,627$ ) і найнижче – в лісах Карпатського НПП ( $H' = 0,726$ ) (табл.2). Є певний зв'язок цього та інших показників з висоти ділянок за рівнем моря, оскільки нижче значення більшості індексів

біорізноманіття припадає на угруповання кажанів у лісостанах верхнього лісового поясу.

Таблиця 1

**Видовий склад і ступінь активності рукокрилих на дослідних полігонах у смерекових лісах Українських Карпат, сигналів/год**

Вид	Полігон				
	1	2	3	4	5
<i>Myotis myotis</i>	0,1	-	0,1	0,2	0,1
" <i>Myotis brandtii</i> "	2,9	0,2	0,5	1,6	1,2
<i>Myotis daubentonii</i>	0,6	-	-	-	0,2
<i>Nyctalus noctula</i>	-	-	0,2	-	-
<i>Plecotus auritus</i>	-	0,1	-	0,5	-
<i>Pipistrellus nathusii</i>	-	0,1	1,5	1,9	-
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	0,7	-	0,3	-	-
<i>Pipistrellus pygmaeus</i>	0,2	-	-	-	-
<i>Eptesicus nilssonii</i>	2,5	1,8	0,1	4,9	0,1
<i>Eptesicus serotinus</i>	-	0,1	-	0,8	-
<i>Vespertilio murinus</i>	-	-	-	0,7	-
	7,0	2,2	2,5	10,6	1,4

Примітки: 1 – НПП «Сколівські Бескиди», 2 – Карпатський НПП, 3 – Ворохтянське ЛГ, 4 – НПП «Синьгора», 5 – Верховинський НПП

Таблиця 2

**Деякі біотичні параметри та показники різноманітності орнітоугруповань у досліджуваних екосистемах Верхньодністровських Бескидів (умовні позначення як у табл. 1)**

Критерій	Полігон				
	1	2	3	4	5
Індекс різноманітності Шеннона, H'	1,616	0,726	1,257	1,627	1,157
Індекс вирівняності Піелу, J	0,629	0,413	0,502	0,636	0,53
Індекс домінування, D	0,25	0,672	0,399	0,267	0,451
Індекс видового багатства Маргалефа, D	1,46	1,063	1,526	1,492	1,292

Розподіл ступеня активності видів кажанів істотно різнився за трофічними ґільдіями. Найбільше сигналів кажанів було зареєстровано для видів-повітряних мисливців відкритого середовища існування (44,6%), за ними слідували екотонні види (25,8%) і види-збирачі закритого середовища існування (29,6%).

*P. pipistrellus* виявлений лише в регіоні Бескидів і на нижчих висотах у Чорногорі. *P. pygmaeus* зареєстрований тільки у смерекових монокультурах нижчих висотних рівнів (НПП «Сколівські Бескиди» – 750–980 м над р. м.). Це симпатричні види, для яких властиві подібні морфологічні та трофічні характеристики (Barlow, 1997) і

сегрегація їхніх середовищ існування може працювати як механізм для розподілу ресурсів (Nicholls, Racey, 2006).

Загалом виявлений ступінь активності *P. pipistrellus* був удвічі вищим, ніж *P. pygmaeus*. Припускаємо, що наявність цих видів може бути пояснена близькістю до ділянок листяних лісів. Однак, незначне представництво *P. pygmaeus* може бути зумовлене значною відстанню від можливих місць поселення, оскільки він у східній частині ареалу селиться майже виключно в будівлях людини (Башта, 2020).

Лісові монокультури часто вважають «зеленими пустелями», несприятливими для дикої природи та без значної цінності для біорізноманіття (Gardner, 2012). Однак, з такими лісами може бути пов'язано багато видів тварин, серед них – кажанів. Тому розуміння того, як управління лісовим господарством впливає на використання кажанами лісових екосистем загалом і різних типів лісів зокрема, є дуже важливим для збереження популяцій цих тварин (Russo et al., 2016).

Під час досліджень у смерекових лісах Українських Карпат було виявлено 11 видів кажанів. Видове багатство тут було відносно вищим, порівняно з результатами акустичних досліджень кажанів у інших хвойних лісах. Так, вісім видів було виявлено у хвойних монокультурах у Великобританії (Kirkpatrick et al., 2017), дев'ять – у Франції (Charbonnier et al., 2014), 5–9 – у США (Tibbels, Kurta, 2003; Morris et al., 2010; Bender et al., 2015).

Виявилось, що хвойні лісостани на нижчих висотах можуть бути кормодобувними біотопами для представників популяцій, слабо пов'язаних з такими лісами: *P. pygmaeus*, *P. pipistrellus*, *V. murinus*, *N. noctula*. Однак, ймовірність появи цих видів на ділянках хвойних лісостанів найчастіше зумовлена певною неоднорідністю їх структури, наявністю поблизу інших типів біотопів або будівель поза дослідними ділянками (що надають місця для поселення). Про можливість формування колоній цими видами кажанів у хвойних лісостанах у науковій літературі даних не виявлено, про що повідомляють результати досліджень в інших частинах Європи (Russo et al., 2010; Bender et al., 2015; Pereira et al., 2016; Aroznański et al., 2020). Це може бути пов'язане з відсутністю відповідних природних структур для поселення цих видів, зокрема – відповідних порожнин у деревах.

Види роду *Myotis*, такі як *M. daubentoni* та *M. brandtii* регулярно міняють місце поселення та використовують комбінацію порожнин у деревах чи штучних конструкцій, таких як мости. Під час відловів кажанів павутинною сіткою на дослідних ділянках у видів *M. daubentoni*, *P. pipistrellus*, *P. pygmaeus* виявлено тільки самців. Таким чином, ймовірно, що відсутність відповідних структур для формування виводкових колоній цих видів може призводити до таких особливостей статевого розподілу в угрупованнях кажанів смерекових лісів.

Ступінь, до якого кажани використовують загущені типи середовищ, пов'язаний з морфологією кажанів, включаючи масу тіла, форму крил і характеристики ехолокаційного сигналу (Bender et al., 2015). Численні дослідження використовували морфологію крил для прогнозування структурної складності середовищ існування, які використовуються кажанами під час пошуків корму (Aldridge, Rautenbach, 1987; Brigham et al., 1997). На їх основі зроблено висновок, що високоманеврені види (тобто дрібні кажани з низьким навантаженням на крила) можуть використовувати середовища існування з багатьма перешкодами (тобто загущені ділянки), а також більш відкриті середовища. Загалом високоманеврені види з короткими та широкими

крилами краще пристосовані до пошуку їжі в умовах загущених ділянок лісу, тоді як кажани з довгими та вузькими крилами часто полюють над шатром лісу або в лісових прогалинах.

Види кажанів з різних трофічних гільдій можуть успішно використовувати екотонні оселища. Більшість видів переважно літають уздовж лінійних елементів ландшафту, таких як смуги дерев, узлісся, лінійні водойми тощо, а значно менше перетинають відкриті території (Limrens, Karstun, 1991). Загалом, екотонні біотопи можуть забезпечувати представникам усіх трофічних гільдій захист від хижаків, а також кормову базу, оскільки можуть діяти як вітрозахисний бар'єр, концентруючи значні кількості комах, яких заносить із прилеглих відкритих ділянок (Verboom, Spoelstra, 1999).

Структура насаджень має видоспецифічний вплив на кормову поведінку кажанів. Відомо, що *M. myotis* підбирає здобич із субстрату (Arlettaz, 1999). Його стратегія пошуку їжі навряд чи буде корисною на відкритих ділянках і тому цей вид уникає великих прогалів і відкритих територій. Інші кажани з роду *Myotis* можуть бути добре адаптованими для пошуку їжі в структурно складних середовищах існування, оскільки характеризуються дрібними розмірами та маневреністю польоту.

Для кажанів, які ефективно здобувають їжу на відкритих територіях, щільні лісові узлісся можуть створювати напівпроникний бар'єр для переміщення в ліс, зумовлюючи їх скупчення на ділянках, безпосередньо прилеглих до узлісся. Крім того, лісові узлісся можуть перенаправляти потік кажанів, що шукають корм. Було помічено, що кажани полюють уздовж узлісь у соснових насадженнях (Morris et al., 2010). На додаток до середовища для пошуку їжі, лінійні узлісся можуть функціонувати як орієнтири для кажанів під час польотів (Verboom, Spoelstra, 1999) і можуть збільшити ефективність сполучення між трофічними біотопами.

Лісостани навколо ділянок у Горганах і Верховині в основному складаються з хвойних насаджень зрілого віку. Більшість реєстрацій кажанів припадала на ранню та пізню частини ночі і тому, ймовірно, деякі з особин кажанів зареєстровані під час переміщення до або від більш придатних місць для пошуку здобичі, розташованих в інших частинах лісових масивів.

Старі листяні ліси характеризуються великою кількістю комах (Eriksson, 2004) і можливостей для поселення (Башта, 2020) і тому вони є важливим середовищем існування для кажанів. Зокрема, стовбури старих листяних дерев (зокрема – дубів та, частково, буків) мають значну кількість різного роду порожнин (дупел, тріщин, розколин), які можуть бути місцем проживання для кажанів. Однак роль хвойних насаджень як кормодобувних біотопів кажанів, усе ще вивчена недостатньо.

Загалом, згідно з літературними даними, ступінь пов'язаності кажанів з хвойними монокультурами регіонально може істотно різнитися. Деякі дослідження (Boughey et al., 2011; Башта, Приндак, 2017 та ін.) виявили, що деякі види уникають монокультурних насаджень. Однак, з іншого боку, деякі публікації на цю тему (Pereira et al., 2016; Kirkpatrick et al., 2017; Węgiel et al., 2019; Arozanski et al., 2020) свідчать, що використання монокультур кажанами може бути більш поширеним явищем. Виявлений рівень нічної активності та видової різноманітності кажанів у цих лісах свідчить про те, що монокультури можуть бути важливими для їхніх місцевих популяцій.

Привертає увагу виявлення на деяких ділянках видів, загалом пов'язаних з водним середовищем (напр., *M. daubentonii*). Незважаючи на морфологічні та поведінкові пристосування для полювання на комах над водоймами, *M. daubentonii* також може полювати на прилеглих ділянках лісу (Nissen et al., 2013). Отже, дуже ймовірно, що ми могли реєструвати особин, які перелітали до чи від преферованих місць полювання. Долини гірських річок, як інтразональний біотоп, «ввібрали» в себе як представників гірської фауни, так і рівнинних біотопів. Річковими долинами цей та інші види кажанів можуть підніматися високо в гори. *M. daubentonii* виявлений на ділянках гірських річок, доходячи інтразональними стаціями до висот 1400 м над р. м.

Деякі дослідження (Patriquin, Barclay, 2003; Morris et al., 2010) підтверджують, що види роду *Myotis* віддають перевагу внутрішнім частинам лісів. У пари видів *M. mystacinus*/*M. brandtii* спеціальних вимог до середовища не виявлено, але велика частота спостережень цих видів у всіх спектрах лісових біотопів проявляє їх як типових «лісових». Домінування *E. nilssonii* в ялинових лісах підтверджує, що і в умовах центральної Європи цей вид використовує в основному семі-бореальні хвойні ліси.

Загалом у Європі виявлена незначна кількість досліджень щодо використання кажанами хвойних монокультур (Russo et al., 2010; Arozanski et al., 2020). Порівняно більше публікацій щодо цього відомо з території Америки та Австралії (наприклад, Bender et al., 2015; Blakey et al., 2016). Хоча режими управління таким типом лісу можуть помітно відрізнятися між країнами, що призводить до відмінностей у їх складі та структурі, ці дослідження дають можливість окреслити низку рекомендацій, які, ймовірно, сприятимуть збереженню популяцій лісових видів кажанів.

Важливим є збільшення доступності місць поселення, оскільки, ймовірно, саме це, а не кількість поживи обмежує використання хвойних монокультур для багатьох видів кажанів. Як дупла, так і природні щілини у хвойних деревах представлені значно рідше, ніж у листяних. Однак, враховуючи те, що деякі види (напр., *Myotis brandtii*) успішно формують виводкові колонії під корою старих хвойних дерев, наявність саме таких лісів буде важливою для існування їх популяцій.

Певною мірою адекватним заходом для збільшення місць поселення кажанів є встановлення гніздових ящиків. Деякі дослідження (Ciechanowski, 2005; Russo et al., 2010) виявили досить швидкий темп заселення кажанами гніздових ящиків поблизу хвойних монокультур, ймовірно, саме через відсутність природних можливостей поселення. При цьому важливе значення має конкретне місце встановлення цих конструкцій. Оптимальним ділянками для цього є прибережні біотопи, поблизу листяних лісів або в насадженнях, не включених до графіків рубок. Це може сприяти більшій кількості видів кажанів, особливо самок з виводкових колоній, до використання лісових площ без негативного потенційного впливу лісгосподарських заходів.

На досліджених ділянках лісів з використанням представлених методів загалом виявлено майже 43% видів хіроптерофауни України. З точки зору збереження рукокрилих і управління лісами, наявність зрілих хвойних лісів для кажанів загалом є дуже важливою. Кажани з гільдії збирачів закритого середовища існування включають види з роду *Myotis* і *Barbastella* і вони загалом в Європі знаходяться під загрозою зникнення або їх популяції зменшуються через трансформацію середовища існування та спрощення структури лісів, пов'язане з деякими лісовими культурами.



## Висновки

Під час ультразвукових досліджень рукокрилих, проведеного в ялинових лісах у різних ділянках Українських Карпат, виявлено 11 видів кажанів (близько 38% хіроптерофауни України).

Загалом у досліджуваних лісостанах за ступенем домінування найчисельнішим виявився *E. nilssonii* (32,7%). Дещо менш чисельними були *M. mystacinus/brandtii* (25,6%) і *P. nathusii* (18,9%).

За просторовим розподілом (наявність на пробних площах) лише пара *M. mystacinus/brandtii* була виявлена на всіх досліджених ділянках. З інших видів найчастіше були представлені *E. nilssonii* (58,8%) і *P. nathusii* (41,2%).

Найвище значення індексу біорізноманіття Шеннона виявлене у смерекових лісах Сколівських Бескидів ( $H' = 1,616$ ) і НПП «Синьогора» ( $H' = 1,627$ ). Ялинові лісостани на нижчих висотах можуть характеризуватися сприятливішими для кажанів кормодобувними біотопами, зокрема – для представників популяцій, топічно не пов'язаних з такими лісами: *P. rugmaeus*, *P. pipistrellus*, *V. murinus*, *N. noctula*.

Виявлений рівень нічної активності та видової різноманітності кажанів у смерекових лісах свідчить про те, що вони можуть бути важливими для їхніх місцевих популяцій, зокрема – як перелітні коридори і місця кормодобування.

## Подяка

Частина досліджень була реалізована в рамках проекту за фінансової підтримки Франкфуртського зоологічного товариства (FZS; Німеччина). Також автор щиро вдячний колегам, які в різний час брали участь у проведенні досліджень: А. Зеленчук та І. Коляджин (Верховинський НПП), В. Приндак, М. Свистун (НПП «Сколівські Бескиди»), Ю. Канарський, А. Гірна, І. Рабик (Інститут екології Карпат НАН України).

Башта А.-Т.В. 2020. Кажани наших лісів. Науково-популярне видання. Львів : ЗУКЦ. 120 с.

Башта А.-Т.В. 2022. Кажани Chiroptera в лісових екосистемах: ключові фактори для збереження популяцій. *Науковий вісник НЛТУ України*. Т.32 № 1. С. 62–67.

DOI: <https://doi.org/10.36930/40320109>

Башта А.-Т.В., Приндак В.П. 2017. Рукокрилі (Chiroptera) в умовно-корінних букових і похідних смерекових лісах Сколівських Бескидів (Українські Карпати): видовий склад, добова активність і структура угруповань. *Наукові основи збереження біотичної різноманітності*. Т. 8(15) № 1. С. 113–124.

Влащенко А.С. 2010. Вплив лісогосподарської діяльності на кажанів та їх охорона в лісах України (на прикладі Національного природного парку «Гомільшанські ліси»). *Заповідна справа в Україні*. Т. 16 Вип. 1. С. 44–50.

Волошин Б., Башта А.-Т. 2001. Кажани Карпат. Польовий визначник. Краків-Львів : Platan Publ. House. 168 с.

Голубец М.А. 1978. Ельники Украинских Карпат. К. : Наук. думка. 252 с.

Aldridge H.D.J.N., Rautenbach I.L. 1987. Morphology, Echolocation and Resource Partitioning in Insectivorous Bats. *J. Anim. Ecol.* V. 56. P. 763–778. DOI:

- <https://doi.org/10.2307/4947>
- Apoznański G., Kokurewicz T., Blesznowska J. Kwasiborska E., Marszałek T., Górski M. 2020. Use of coniferous plantations by bats in western Poland during summer months. *Baltic Forestry*. V. 26 (2). P. 185–192. **DOI:** <https://doi.org/10.46490/BF232>
- Arlettaz R. 1999. Habitat selection as a major resource partitioning mechanism between the two sympatric sibling bat species *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. *J. Anim. Ecol.* V. 68. P. 460–471. **DOI:** <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.1999.00293.x>
- Barataud M. 2020. Acoustic Ecology of European Bats. Species Identification, Study of their Habitats and Foraging Behaviour. 2nd edition. Paris : Muséum national d'Histoire naturelle. 368 p.
- Barlow K.E. 1997. The diets of two phonic types of the bat *Pipistrellus pipistrellus* in Britain. *J. Zool. (Lond.)* V. 243. P. 597–609. **DOI:** <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-7998.1997.tb02804.x>.
- Bender M.J., Castleberry S.B., Miller D.A., Bently Wigley T. 2015. Site occupancy of foraging bats on landscapes of managed pine forest. *Forest Ecology and Management*. V. 336. P. 1–10. **DOI:** [10.1016/j.foreco.2014.10.004](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.10.004)
- Brigham R.M., Grindal S.D., Firman M.C., Morrisette J.L. 1997. The influence of structural clutter on activity patterns of insectivorous bats. *Can. J. Zool.* V. 75. P. 131–136.
- Boughey K.L., Lake I.R., Haysom K.A., Dolman P.M. 2011. Effects of landscape-scale broadleaved woodland configuration and extent on roost location for six bat species across the UK. *Biological Conservation*. V. 144. P. 2300–2310. **DOI:** <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.06.008>
- Charbonnier Y., Barbaro L., Theillout A., Jactel H. 2014. Numerical and functional responses of forest bats to a major insect pest in pine plantations. *PLoS ONE*. V. 10 (1). e0117652. **DOI:** <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0109488>
- Charbonnier Y., Gauzere P., van Halder I., Nezan J., Barnagaud J.-Y., Jactel H., Barbaro L. 2016. Deciduous trees increase bat diversity at stand and landscape scales in mosaic pine plantations. *Landscape Ecology*. V. 31. P. 291–300.
- Dietz C., von Helversen O. 2004. Illustrated identification key to the bats of Europe. Electronic publication. Version 1.0. Tuebingen. 72 pp. Доступне: <[http://www.uni-tuebingen.de/tierphys/Kontakt/mitarbeiter\\_seiten/dietz.htm](http://www.uni-tuebingen.de/tierphys/Kontakt/mitarbeiter_seiten/dietz.htm)> [Accessed 15 December 2004]
- Gardner T.A. 2012. Monitoring Forest Biodiversity: Improving Conservation through ecologically Responsible Management. London : Earthscan. 388 p.
- Hammer M., Zahn A. 2009. Kriterien für die Wertung von Artnachweisen basierend auf Lautaufnahmen. Patersdorf Koordinationsstellen für Fledermausschutz. Version 1. 89 s.
- Kalda R., Kalda O., Lohmus K., Liira J. 2014. Multi-scale ecology of woodland bat: the role of species pool, landscape complexity and stand structure. *Biodivers. Conserv.* V. 24. P. 337–353. **DOI:** [10.1007/s10531-014-0811-6](https://doi.org/10.1007/s10531-014-0811-6)
- Kirkpatrick L., Maher S.J., Lopez Z., Lintott P.R., Bailey S.A., Dent D., Park K.J. 2017. Bat use of commercial coniferous plantations at multiple spatial scales: Management and conservation implications. *Biological Conservation*. V. 206. P. 1–10. **DOI:** [10.1016/j.biocon.2016.11.018](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.11.018)

- Limpens H.J.G.A., Kapteyn K. 1991. Bats, their behaviour and linear landscape elements. *Myotis*. V. 29. P. 63–71.
- Meschede A., Heller K.-G. 2000. Ökologie und Schutz von Fledermäusen in Wäldern. Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz 66. Bonn-Bad Godesberg : Bundesamt für Naturschutz. 374 s.
- Morris A.D., Miller D.A., Kalcounis-Rüppell M.C. 2010. Use of forest edges by bats in a managed pine forest landscape. *J. Wildl. Manag.* V. 74. P. 26–34. DOI: <https://doi.org/10.2193/2008-471>
- Nicholls B., Racey P. 2006. Habitat selection as a mechanism of resource partitioning in two cryptic bat species *Pipistrellus pipistrellus* and *Pipistrellus pygmaeus*. *Ecography*. V. 29. P. 97–708. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.2006.0906-7590.04575.x>
- Nissen H., Krüger F., Fichtner A., Sommer R. 2013. Local variability in the diet of Daubenton's bat (*Myotis daubentonii*) in a lake landscape of northern Germany. *Folia Zoologica*. V. 61 (2). P. 36–41. DOI: 10.25225/fozo.v62.i1.a5.2013
- Patriquin K.J., Barclay R.M.R. 2003. Foraging by bats in cleared, thinned and unharvested boreal forest. *Journal of Applied Ecology*. V. 40. P. 646–657. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2003.00831.x>
- Pereira M.J., Peste F., Paula A., Pereira P., Bernardino J., Vieira J., Bastos C., Mascarenhas M., Costa H., Fonseca C. 2016. Managing coniferous production forests towards bat conservation. *Wildlife Research*. V. 43 (1). P. 80–92. DOI: <https://doi.org/10.1071/WR14256>
- Russ J. 2021. Bat Calls of Britain and Europe: A Guide to Species Identification. Exeter : Pelagic Publishing. 462 p.
- Russo D., Jones G. 2003. Use of foraging habitats by bats in a Mediterranean area determined by acoustic surveys: conservation implications. *Ecography*. V. 26. P. 197–209. DOI: 10.1034/j.1600-0587.2003.03422.x
- Russo D., Billington G., Bontadina F., Dekker J., Dietz M., Jones G., Meschede A., Rebelo H., Reiter G. 2016. Identifying key research objectives to make European forests greener for bats. *Frontiers in Ecology and Evolution*. V. 4. P. 1–8. DOI: <https://doi.org/10.3389/fevo.2016.00087>
- Russo D., Cistrone L., Garonna A.P., Jones G. 2010. Reconsidering the importance of harvested forests for the conservation of tree-dwelling bats. *Biodivers. Conserv.* V. 19. P. 2501–2515. DOI: 10.1007/s10531-010-9856-3
- Sachanowicz K., Ciechanowski M., Piksa K. 2006. Distribution patterns, species richness and status of bats in Poland. *Vespertilio*. V. 9–10. P. 151–173.
- Skiba R. 2003. Europäische Fledermäuse; Kennzeichen, Echoortung und Detektoranwendung. Hohenwarsleben : Westarp. 212 s.
- Thomas D.W. 1988. The distribution of bats in different ages of douglas-fir forests. *J. Wildl. Manag.* V. 52. P. 619–626. DOI: <https://doi.org/10.2307/3800920>
- Tibbels A.E., Kurta A. 2003. Bat activity is low in thinned and unthinned stands of red pine. *Can. J. For. Res.* V. 33. P. 2436–2442. DOI: <https://doi.org/10.1139/x03-177>
- Verboom B., Spoelstra K. 1999. Effects of food abundance and wind on the use of tree lines by an insectivorous bat, *Pipistrellus pipistrellus*. *Can. J. Zool.* V. 77.

- P. 1393–1401. DOI: <http://dx.doi.org/10.1139/cjz-77-9-1393>
- Walsh A.L., Harris S. 1996. Habitat Preferences of Vespertilionid Bats in Britain. *Journal of Applied Ecology*. V. 33. P. 508–518. DOI: <https://doi.org/10.2307/2404980>
- Węgiel A., Grzywiński W., Ciechanowski M., Jaros R., Kalcounis-Rüppell M., Kmiecik A., Kmiecik P., Węgiel J. 2019. The foraging activity of bats in managed pine forests of different ages. *European Journal of Forest Research*. V. 138. P. 383–396. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10342-019-01174-6>
- Zahn A., Haselbach H., Guttinger R. 2005. Foraging activity of central European *Myotis myotis* in a landscape dominated by spruce monocultures. *Mammal. Biol.* V. 70. P. 265–270. DOI: 10.1016/j.mambio.2004.11.020

Інститут екології Карпат НАН України, м. Львів  
e-mail: atbashta@gmail.com

Bashka A.-T.

#### **Bats (Chiroptera) of spruce forests in the Ukrainian Carpathians**

*Bat communities in monoculture spruce plantations (Skolivski Beskydy NNP, Gorgany (NNP Syniohora) and Chornohora areas) and spruce forests of the upper mountain forest belt (Verkhovynskiy NNP, Karpatskyi NNP) were studied by recording echolocation calls to assess the importance of such ecosystems for this group of animals. 11 species were recorded at the sample plots: Northern bat Eptesicus nilssonii, Serotine bat Eptesicus serotinus, Brand's bat/Whiskered bat Myotis brandtii/mystacinus, Daubenton's bat Myotis daubentonii, Greater mouse-eared bat Myotis myotis, Common noctule Nyctalus noctula, Brown long-eared bat Plecotus auritus, Nathusius's bat Pipistrellus nathusii, Common pipistrelle Pipistrellus pipistrellus, Soprano pipistrelle Pipistrellus pygmaeus, Parti-coloured bat Vespertilio murinus. According to the degree of dominance (total number of registered calls), E. nilssonii was the most numerous (32.7%). M. mystacinus/brandtii (25.6%) and P. nathusii (18.9%) were somewhat less numerous. According to the spatial distribution (presence in the sample plots), only the pair M. mystacinus/brandtii was detected in all the studied plots. Of the other species, E. nilssonii (58.8%) and P. nathusii (41.2%) were most frequently represented. For the sibling species M. mystacinus/M. brandtii no special habitat requirements were found, but the high frequency of their observations in all ranges of forest biotopes shows them as typical "forest". The dominance of E. nilssonii in spruce forests confirms that this species mainly uses semi-boreal coniferous forests in the Central Europe. The highest value of Shannon's biodiversity index was found in spruce forests of lower altitudes, Skolivski Beskydy NNP ( $H' = 1.616$ ) and Syniohora NNP ( $H' = 1.627$ ). Probably, coniferous forests at lower altitudes can be more favourable foraging biotopes for representatives of populations that are not topically associated with such forests: P. pygmaeus, P. pipistrellus, V. murinus, N. noctula. The observed level of nocturnal activity and species diversity of bats in spruce forests suggests that they may be important to their local populations. Coniferous monocultures can play an important role for local bat populations by acting as migratory corridors and foraging sites.*

**Key words:** Chiroptera, coniferous forests, forest ecosystems, activity, Carpathians.