

**Novitates  
Theriologicæ  
pars 6 (2001)**

---



**МІГРАЦІЙНИЙ СТАТУС  
КАЖАНІВ В УКРАЇНІ**

*За редакцією Ігоря Загороднюка*

Migration Status  
of Bats in Ukraine  
(Edited by Igor Zagorodniuk)

Київ - 2001

**УДК 599.4 (477)**

**Міграційний статус кажанів в Україні / За редакцією І. Загороднюка.**  
**Київ: Українське теріологічне товариство, 2001. — 172 с.**  
**(*Novitates Theriologicae. Pars 6*).**

Спеціальний випуск Бюллетеню «Теріологічні новини» присвячено дослідженням міграційного стану кажанів. Розглянуто історію і сучасний стан досліджень, методи цих досліджень, включаючи порівняння сезонних аспектів локальних фаун, порівняння ареалів, аналіз фенології, індивідуальне мічення тварин тощо. Наведено описи міграційного статусу окремих систематичних та екологічних груп. За результатами анкетування колег наведено детальні описи регіональних особливостей фауни. Представлено детальний аналіз фенологічних даних на підставі дослідження колекцій зоологічних музеїв. Представлено загальний нарис міграційної активності кажанів України, що включає рейтинг видів кажанів за міграційною здатністю, аналіз імовірних міграційних шляхів та інших міграційних особливостей.

**Migration Status of Bats in Ukraine / Edited by I. Zagorodniuk.**  
**Kyiv, Ukrainian Theriological Society, 2001. 172 pp.**  
**(*Novitates Theriologicae. Pars 6*).**

Special issue of the Ukrainian Theriological Bulletin deals with investigations of migration status of bats. History and present state of investigations and methods of investigations are analysed, including comparison of seasonal aspects of fauna and of species geographical ranges, individual marking of animals, analysis of phenology etc. Descriptions of migration status of taxonomic and ecological groups are given. Based on results of questionnaires of colleagues, detailed descriptions of regional bat faunas are presented. Detail analysis of phenological data obtained from the collections of zoological museums is given. General review of migration status of the bats from Ukraine are prepared, including the rating of bat species by their migrant activity, analysis of migrant ways and some other peculiarities.

Цей випуск підготовлено за ініціативою Українського центру охорони  
кажанів при Українському теріологічному товаристві НАН України.  
Ухвалено до друку Радою Українського теріологічного товариства  
Видано за сприяння Посольства Королівства Нідерландів в Україні

© Українське теріологічне товариство НАН України, 2001

© Колектив авторів: І. Загороднюк, В. Домашлінець, Л. Годлевська, О. Коновал,  
Ю. Крочко, Т. Постава, Я. Петрушенко, В. Тищенко, В. Негода, О. Бобкова,  
Є. Сребродольська, І. Дикий, В. Мисюк, О. Киселюк, М. Матвієв, С. Жила, М. Шквиря,  
А. Полуда, І. Поліщук, А. Дулицький, О. Михайлова, А. Влащенко, В. Миропольський,  
В. Стригунов, В. Коцюруба, О. Кондратенко, А. Башта.



## ЗМІСТ

**Передмова — Foreword** (І. Загороднюк, В. Домашлінець) ..... 5–6

### **Частина 1. Історія та методика досліджень**

Міграції кажанів: суть явища, базові поняття, методи дослідження (І. Загороднюк) .....	8–20
Методи мічення рукокрилих з метою аналізу їх просторової динаміки (Л. Годлевська, О. Коновал) .....	21–28
Огляд та підсумки кільцовування кажанів в Україні (Л. Годлевська) .....	29–33
Кільцовування кажанів в Україні: досвід та пошуки альтернатив (Ю. Крочко) .....	34–36
Міграційна активність кажанів в період гібернації (Т. Постава) .....	37–40

### **Частина 2. Особливості систематичних та екологічних груп**

Контрольний список родів і видів кажанів України (І. Загороднюк) .....	42–46
Підковики — <i>Rhinolophus</i> (Я. Петрушенко) .....	47–49
Довгокрилі і нічниці: <i>Miniopterus</i> et <i>Myotis</i> (Ю. Крочко) .....	50–52
Вухані та широковухи: <i>Plecotus</i> та <i>Barbastella</i> (І. Загороднюк) .....	53–56
Вечірниці — <i>Nyctalus</i> (В. Тищенко) .....	57–64
Нетопири: <i>Pipistrellus</i> та <i>Hypsugo</i> (І. Загороднюк, В. Негода) .....	65–72
Лилики та пергачі: <i>Vespertilio</i> et <i>Eptesicus</i> (Л. Годлевська) .....	73–76
Спелеобіонтні угруповання кажанів (Я. Петрушенко) .....	77–80
Ектопаразитофауна мігруючих та осілих видів кажанів (О. Бобкова) .....	81–84

## **Частина 3. Регіональні особливості фауни**

Літня фауна кажанів Шацького національного природного парку (Є. Сребродольська, І. Дикий, В. Мисюк) .....	86–89
Сезонні аспекти хіроптерофауни північно-східних макросхилів Карпат (О. Киселюк) .....	90–92
Зимовий аспект хіроптерофауни Національного природного парку «Подільські Товтри» (М. Матвеєв, В. Тищенко) .....	93–94
Сезонна динаміка населення кажанів Поліського природного заповідника (С. Жила, М. Шквира, В. Негода) .....	95–97
Міграції кажанів на орніологічному стаціонарі «Лебедівка» (А. Полуда, І. Загороднюк) .....	98–101
Літня фауна кажанів Асканії-Нова: дослідження з ультразвуковим детектором (І. Попішук) .....	102–105
До характеру перебування кажанів на території Криму (А. Дулицький, О. Михайлова) .....	106–109
До фенології кажанів Харківщини (А. Влащенко) .....	110–112

## **Частина 4. Хіроптерологічні нотатки**

Осіння знахідка <i>Eptesicus nilssonii</i> на Київщині (В. Миропольський) .....	114
Осінньо-зимові знахідки нетопира <i>Pipistrellus kuhlii</i> в Центральній Україні (В. Стригунов, В. Коцюруба) .....	115
Зимові знахідки кажанів на Розточчі (І. Загороднюк) .....	116
Осіння міграція вечірніці рудої у місті Харкові (А. Влащенко) .....	117
Кажани степових районів Луганщини (О. Кондратенко) .....	118
Поради до мічення кажанів кільцями (А. Башта) .....	119–120

## **Частина 5. Узагальнення та довідкові матеріали**

Кажани в колекціях зоологічних музеїв України: фенологічний огляд даних (І. Загороднюк, Л. Годлевська) .....	122–156
Загальна картина динаміки хіроптерофауни України (І. Загороднюк)	157–168
Довідки про авторів цього випуску .....	169–171



*Пам'яті Бориса Попова*

## ПЕРЕДМОВА

2001 рік — ювілейний в історії хіроптерології України. Минуло 60 років від виходу першої праці найвідомішого дослідника нашої хіроптерофауни Б. Попова про міграції кажанів в Україні. Цього ж 2001 року виповнилось 10 років від підписання Угоди про збереження кажанів у Європі (Україна є Страною Угоди з 1999 року), на відзнаку чого 2001 рік оголошений UNEP Міжнародним роком кажана.

Кажани — єдина група ссавців нашої фауни з виразною сезонною динамікою популяцій. Для них властиві також складні добові переміщення та суттєві зміни конфігурації ареалів протягом років. Кажани стали дуже рідкісними, і дослідження динаміки їх популяцій є основою для розробки ефективних заходів з їх моніторингу та охорони.

В Україні дослідження міграцій кажанів — одна з найменш розроблених тем. Яскравий спалах робіт по міченню кажанів, що мав місце від часу роботи Бориса Попова до Василя Абеленцева, Костянтина Татаринова, Юлія Крочка, нажаль, не завершився докладним аналізом самої динаміки фауни. До певної міри це стало задачею цього зведення. Маємо надію, що цей випуск Бюллетеню стане основою для продовження таких досліджень.

Від авторів цього видання висловлюємо щиру подяку всім, від кого залежав успіх у розвитку цих досліджень і підготовці цього видання: Центру хіроптерологічної інформації ПАН та особисто Томашеві Поставі, Раді Українського теріологічного товариства та особисто Ігорю Ємельянову, Українському центрі мічення тварин та особисто Анатолію Полуді, Офісу радника з питань сільського господарства при Амбасаді Королівства Нідерландів у Києві та особисто Маріеллі Кампес та Еллен ван де Брюгт.

*Ігор Загороднюк, голова Українського центру охорони кажанів (УЦОК),  
Володимир Домашлінець, начальник Відділу тваринного світу  
Управління біоресурсів Мінекоресурсів України*



*In memory of Boris Popov*

## FOREWORD

2001 is an important year in the history of chiropterology in Ukraine. 60 years ago, the first special article on bat migration was published by Boris Popov, one of the most famous hiropterologists in Ukraine. This year also we celebrate the 10<sup>th</sup> anniversary of the Agreement on the Conservation of Bats in Europe (Ukraine is a Party to the Agreement since 1999) and, in commemoration of that event, the year 2001 was proclaimed by UNEP as an International Year of the Bat.

Bats are the only mammal group with expressed seasonal dynamics of populations. For this group, complex diurnal migrations and essential changes in the geographical ranges during years are characterised also. Bats have became very rare animals, and data on the dynamics of their populations is a basis for the development of effective measures for their monitoring and protection.

In Ukraine, bat migrations is one of the least studied topics. The bright flash of the bat ringing activities that had being taken place from the time of the Boris Popov's works up to activities of Vasyl Abelentsev, Kostjantyn Tatarynov, and Julij Krochko, has not resulted in detailed analysis of the bat fauna dynamics itself. To some extent, it is the main purpose of this book. We hope this issue of the Bulletin will become a start-point for the follow-up of such investigations.

On behalf of the authors of the issue, we are expressing many thanks to all colleagues, who contributed in successful development of bat investigations and in preparing of this issue: Centre of Chiropterological Information PAS and Tomasz Postawa personally, Council of the Ukrainian Theriological Society and Prof. Igor Emelyanov personally, Ukrainian Ringing Centre and Anatolij Poluda personally, the Office of the Agricultural Counsellor at the Royal Netherlands Embassy in Kyiv and Mariëlle Kampes and Ellen van de Vrugt personally.

*Igor Zagorodniuk, Head of the Ukrainian Centre for Bat Protection (UCEBA),  
Volodymyr Domashlinets, Head of Fauna Division, Bioresources Department,  
Ministry of the Environment and Natural Resources of Ukraine.*



## ЧАСТИНА 1. ІСТОРІЯ ТА МЕТОДИКА ДОСЛІДЖЕНЬ

Розглянуто основні поняття, пов'язані з дослідженням міграційної активності кажанів, проаналізовано методи мічення кажанів з метою вивчення їхньої просторової динаміки. Представлено огляд історії та сучасний стан кільцовання кажанів в Україні, узагальнено дані щодо мічення кажанів, розглянуто особливості техніки їх мічення кільцями та недоліки цього методу мічення.



## МІГРАЦІЙ КАЖАНІВ: СУТЬ ЯВИЩА, БАЗОВІ ПОНЯТТЯ, МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

Ігор Загороднюк (Інститут зоології НАН України, Київ)

**Migration of bats: the essence of phenomenon, fundamental definitions, methods of investigations.** — Igor Zagorodniuk. — General peculiarities of bat biology that determine their migratory activity are analysed: seasonal and long-term changes in forage accessibility and roost quality, ability to hypothermia, differentiation of hibernate and reproductive ranges etc. Explanatory dictionary of main terms dealing with bat migrations is composed. Main approaches to investigations of bats migratory activity are analysed: direct observations in local points, comparison of seasonal aspects of local fauna, mapping of summer and winter ranges, and marking of animals. Four categories of seasonal migration activity are proposed: residential and nomadic species, short- and long-distant migrants.

Як бачиш, ТУТ потрібно постійно пересуватись як тільки ТИ можеш, щоб залишатись на тому ж місці (Lewis Carroll: "Through the looking glass")

### Вступ

Міграції — випадкові або закономірні переміщення живих істот у просторі внаслідок відповідних змін умов їх існування. Поняття походить від латинського "migratio" і означає «переселення». Такі переселення можуть охоплювати всю популяцію, окрім вікові чи статеві групи і проявлятися в різних мірилах — від локальних переміщень до дальніх міграцій, в результаті яких популяції зникають з одних екосистем і вселяються в інші.

Одні тварини здійснюють такі переселення лише раз у житті, інші — щоразу при зміні умов існування. Для одних переселення — генетично закріплена особливість, притаманна всім членам популяції, для інших — стихійне явище з непередбачуваними наслідками.

## Три рівня міграційної активності

Міграції властиві для більшості груп тварин і визначаються вихідною здатністю тварин до руху, який забезпечує пошук поживи, уникнення ворогів, пошук репродуктивних партнерів та місць оселення і репродукції. Звичайно такі переміщення носять циклічний характер, що визначається циклічністю практично всіх біологічних явищ. Можна розрізняти три основні форми просторових переміщень (рис. 1):

- добові, що проявляються на рівні окремих особин чи колоній,
- сезонні, що звичайно охоплюють практично всю популяцію,
- багаторічні, що стосуються всього виду і змінюють його ареал.

Головним явищем, яке досліджують науковці, є сезонні міграції [Попов 1941, Крочко 1988]. Цьому ж присвячена більшість публікацій у поточному випуску Бюлетеня. Пояснюється це просто: сезонні міграції — найбільш виразна динаміка, яка, на відміну від добової, не є випадковою, а на відміну від багаторічної є осяжною і очевидною.

## Фактори міграційної активності

Кажани — ссавці з виразними адаптаціями до польоту. Завдяки цій унікальній особливості вони змогли заселити найрізноманітніші регіони Землі і пристосуватися до тих умов, в яких інші ссавці існувати не можуть. Особливо це стосується тих регіонів Землі, в яких доступність життєдайних ресурсів змінюється з часом. Найпоширенішими є циклічні зміни у доступності ресурсів, особливо виразні в помірних широтах. Територія України відноситься до тієї ділянки земної поверхні, де доступність ресурсів має виразні сезонні зміни. Ці зміни і є основою формування міграційної активності кажанів.

Кажани нашої фауни — майже виключно комахоїдні тварини. Активність комах, їх життєві цикли та *доступність комах як поживи* закономірно змінюються за сезонами. Не буде перебільшенням сказати, що кажани залишаються активними членами біотичних угруповань «від комах до комах». Ця очевидна залежність стає провідним фактором сезонної зміни фауни. Різні види і роди вирішують цю проблему по-різному. Одні припиняють свою активність і впадають у стан глибокого сну, інші переміщаються в регіони з більш доступними кормами, де продовжують активне життя.

Іншою причиною просторових переміщень кажанів є *доступність і якість сідал*. Адаптації до польоту визначили низку обмежень у виборі місць відпочинку кажанів. Величезні з огляду на розміри тіла літальні поверхні вимагають або постійного поповнення вологи в організмі кажана, або високої відносної вологості у місцях відпочинку. Саме з цим пов'язано те, що кажани за-

економірно часто обирають для своїх притулків дупла та різноманітні підземні порожнини. Деякі групи взагалі стали спелеобіонтами, і їхні знахідки поза печероподібними оселищами навіть важко уявити (напр., підковики і довгокрилі), інші змогли пристосуватись до дефіциту вологи (напр., пергачі, вухані). Для різних типів оселищ кажани висувають різні вимоги. Материнські колонії розміщаються у теплих місцях — дуплах, гротах, покинутих людських оселях, сідала самців і зимові сідала обох статей пов'язані з більш прохолодними (порівняно з літніми) місцями.

Третім фактором формування міграцій є *просторово-часова диференціація* популяцій, пов'язана з репродукцією. Нерідко, а у деяких груп (зокрема у нетопирів) закономірно літні ареали самиць помітно відрізняються від ареалів самців та особин підліткового віку [Strelkov 1969]. Ці відмінності мають просте пояснення. Самиці виселяються у віддалені на північ регіони, де має місце короткотривале, проте суттєве збільшення кормової бази, необхідне для вигодовування малят. Самці та підлітки, тобто та частина популяції, що не приймає безпосередньої участі у цій стадії репродукції, літують у більш південних районах. З останнього випливає, що міграційний статус різних вікових і статевих груп одного виду буде різним.

Однією з найяскравіших особливостей кажанів є здатність до гіпотермії [Калабухов 1933, 1956]. Це явище загалом властиве для тих тварин, для яких перерви у доступності корму при збереженні високої теплопродукції є смертельними. У зв'язку з цим кажани обирають одну з двох стратегій: (1) суттєво знижити рівень метаболізму і в такому стані перебути до відновлення умов для нормальної життедіяльності або (2) змінити місце у просторі на те, де наявні умови відповідають вимогам кажанів.

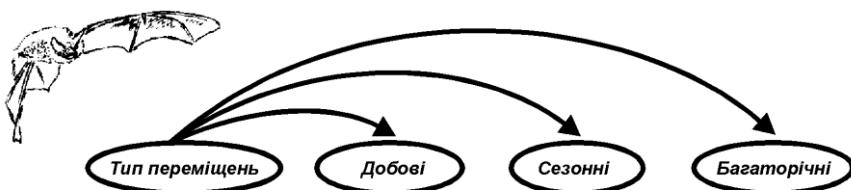
Перше рішення можливе на рівні особин чи субпопуляційних груп і реалізується на 1–2-му рівнях міграційної активності (добова і сезонна). Друга стратегія — на рівні популяції та видів і, відповідно, реалізується на 2–3-му рівнях міграційної активності (сезонна і багаторічна) (рис. 1). Частина видів виявляє здатність до тривалої гіпотермії і залишається на зиму в наших широтах, інші відлітають на південь, де звичайно також гібернують.

## Зміни міграційного статусу і ареалів

Більшість особливостей міграційної активності кажанів нашої фауни визначаються сезонними змінами довкілля і пов'язані зі зміною літніх сховищ на зимові й переходом кажанів зі стану активної життедіяльності в стан зимової сплячки [Кузякін 1950]. Остання є унікальною особливістю частини ссавців нашої фауни, які не здатні до далеких міграцій і змушені переживати несприятливий для них зимовий період (див. рис. 1).

Суттєві антропогенні зміни довкілля позначаються на змінах чисельності та міграційного статусу і ареалів окремих видів і групи загалом [Загороднюк і Ткач 1996]. Одним із ключових факторів для зимового та літнього життя кажанів є якість і кількість доступних сідел. Величезна кількість інженерних споруд, штучні підземелля, підвали, погреби, комунікації, башти, будівлі та різноманітні біотехнічні заходи (виготовлення дуплянок тощо) створюють умови для переходу частини популяцій до осілого побуту і до розширення ареалів. Наведені в огляді Дашкової [1988] дані свідчать про суттєве збільшення знахідок кажанів в різноманітних штучних конструкціях, кількість яких зростає з роками: дуплянках, будівлях, підвалах тощо.

Формування осілих субпопуляцій в антропогенному ландшафті стає звичайним. Такі факти в Україні відмічені для таких мігрантів, як вечірници *Nyctalus noctula* [Влащенко 1999] та лилик *Vespertilio murinus* [Тищенко, у друці], зимівля яких відмічена, відповідно, в Харкові й Києві. Типовим мешканцем міст протягом всіх сезонів вже давно став пергач *Eptesicus serotinus* [Лихотоп та ін. 1990], якого раніше Абеленцев і Попов [1956] називали також «греським лиликом». Зараз цей вид поширений по всій Україні, і Власов [1995] відмічає подальше розширення ареалу на північ. Унікальний темп розселення демонструє нетопир *Pipistrellus kuhlii*: колись відомий лише з Криму, цей вид розширив ареал вже на половину території України [Загороднюк і Тищенко 1999; Загороднюк і Негода 2001].



Рівень організації	Особини, колонія	колонія, популяція	популяція вид
Характер міграцій	кормові польоти	перельоти для зміни сховищ	інвазія чи редукція ареалу
Зміни ареалу	локальні переміщення	циклічні зміни ареалу	формування нових ареалів
Еволюційний ефект (масштаб)	онтогенез (життя особини)	адаптоонтогенез (життя колонії)	мікроеволюція (життя виду)

Рис. 1. Співвідношення основних типів міграційної активності кажанів, рівень охоплення нею популяцій та її еволюційні ефекти. [Relationships between three main types of moving activity of bats, levels of biosystem integration, and their evolutionary effects].

## **Визначення**

Основою розуміння теми є понятійний апарат, дотепер не усталений, хоча і широко вживаний [Кузякін 1950; Абеленцев і Попов, 1956; Курсков 1981, Бігон та ін. 1989; Hutson 1999]. Всі наведені тут визначення оригінальні, узгоджені з наявними довідниками [Маркевич і Татарко 1983; Крапивний и др. 1990; Павлинов 1999; Талпош 2000], проте більшість понять в цих словниках відсутні, або ж їх тлумачать як особливість інших груп: птахів (міграція), паразитів (інвазія), людей (номадизм), гризунів (гібернація).

Центральним в цьому ланцюгу є поняття «міграцій», які поділяють на три основні типи: циклічні сезонні (вертикальні в горах і широтні на рівнині), кочові (номадизм); нециклічні розселення (розширення ареалів) [McCullough 1985]. Розрізняють також інші прояви міграційної активності кажанів, пов'язаної із репродукцією, онтогенезом, сплячкою, жируванням тощо [Клаудсли-Томпсон 1982; Павлинов 1999].

*Ареал* — (від лат *area* = площа, ділянка) — географічна область, в межах якої пошиrena популяційна система. Розрізняють, зокрема, ареал виду, роду, родини; зимовий і літній ареали, ареал репродуктивний тощо. Ареали можуть бути суцільними і розрівненими тощо. Їх межі визначаються поширенням просторового і трофічного ресурсу і міграційною здатністю тварин. Див. також: *гібернація, міграція, перельоти*.

*Біонавігація* — (від біо... і лат. *navigatio* = плавання) — здатність до вибору напряму руху під час сезонних міграцій та пошуку сховища (хомінг). Забезпечується орієнтацією за допомогою органів чуття та інстинктами. Засоби біонавігації — навігація за наземними орієнтирами, за магнітним полем, ступенем поляризації світла, використанням ехолокації. Див. також: *міграція, перельоти, кочівлі*.

*Гібернація* — (від лат. *hibernatio* = зимівля) — зимова сплячка, явище глибокого сну, який супроводжується суттєвим зниженням метаболізму і температури тіла до температури сховищ. Гібернація є адаптацією до переживання несприятливих умов, і її загальною рисовою є економія енергетичних ресурсів. Перехід до гібернації часто супроводжується міграціями. Див. також: *гіпотермія, міграція, сплячка*.

*Гіпотермія* — (від лат. *hypothermia* = охолодження) — явище зниження температури тіла і загального рівня метаболізму з метою економії ресурсів. Цим поняттям позначають стан кажанів в час зимової сплячки, при якому температура їх тіла знижується до рівня температури повітря у сховищах. У стан короткочасної гіпотермії кажани входять щодня в часі відпочинку. Див. також: *гібернація, сплячка*.

*Експансія* — (від лат. *expansio* = розселення) — заселення популяцією нових географічних регіонів, що веде до формування нових субпопуляцій (з популяційної точки зору) і нових осередків географічного ареалу виду (зокрема, і нових підвидів). Загалом явище є ознакою прогресу виду в освоєнні нових територій, проте воно може бути наслідком кризи в основному ареалі. Див. також: *міграція, кочівлі, гібернація*.

*Інвазія* — (від лат. *invasio* = вторгнення) — значне нециклічне переселення частини популяції в нову географічну область, яка не входила в ареал виду, внаслідок погіршення умов існування в історичному ареалі або внаслідок збільшення чисельності виду. Інвазія — короткочасний процес, який за масштабами і тривалістю часто подібний до сезонних міграцій. Див. також: *експансія, міграція, переселення*.

*Кочівлі* — звичайно незначні сезонні переміщення популяції чи певної її частини за градієнтом доступності корму і сідал та у зв'язку з пошуком нових оселищ в межах літнього ареалу. При кочівлях зимовий і літній ареали перекриваються, а нерідко і збігаються. Кочівлі охоплюють локальні популяції і збігаються з поняттям локальних міграцій. Див. також: *експансія, міграція,nomадизм, розселення*.

*Міграція* — (від лат. *migratio* = переселення) — значимі для популяції просторові переміщення тварин до місць гібернації чи продовження активності. Розрізняють добові й сезонні міграції, а також переселення, що ведуть до зміни ареалів. Для кажанів наших широт характерні сезонні міграції, як вертикальні (в горах), так і широтні, пов'язані зі зміною сховищ. Див. також: *експансія, кочівлі, перельоти*.

*Мічення* — техніка закріплення індивідуальних міток на тілі кажанів, що дозволяє слідкувати за їх просторовими переміщеннями і аналізувати добові, сезонні чи багаторічні переміщення, динаміку статової і вікової структури популяції, темпи і дальність переміщень у пошуках корму і сховищ. Для мічення використовують обручки, ошийники, фарбу, радіопередавачі. Див. також: *міграція, переселення*.

*Номадизм* — (від гр. *nomades* = кочівники) — те саме, що *кочівлі*.

*Перелови* — відлови мічених (маркованих) кажанів в місцях їх мічення.

*Перельоти* — сезонні переселення, що охоплюють значну частину популяції. Звичайно їх розглядають як прояв дальніх сезонних міграцій, пов'язаних зі зміною літніх місць оселення на зимові. Перельоти базуються на безумовних рефлексах і проходять за стандартними міграційними шляхами. Див. також: *ареал, кочівлі, міграція*.

*Переселення* — поняття, що загалом еквівалентне поняттю «міграція» (*migratio* = переселення). Загалом поняття є популяційним, і його звичайно не вживають для опису долі чи поведінки окремих особин чи колоній. Розрізняють два основні типи переселень: циклічні сезонні (кочівлі, перельоти тощо) та нециклічні багаторічні переселення (інвазії, експансії тощо). Див. також: *експансія, кочівлі, міграція*.

*Розселення* — те саме, що «експансія», освоєння нових географічних районів популяцією. Нерідко це поняття ототожнюють з розселенням молоді з виводкових колоній. У такому розумінні розселення (=«дисперсія») виявляється не міграційним поняттям, а поняттям, пов'язаним із освоєнням території, зниженням конкуренції, пошуком нових сховищ, змішуванням (панміксією). Див. також: *ареал, експансія, кочівлі*.

*Сплячка* — сезонне явище, фізіологічний стан, у якому тварини переживають періоди нестачі кормів, вологи тощо. Для сплячки характерне різке зниження обмінних процесів з метою уповільнення витрат резервів організму. Розрізняють літню (у посуху) і зимову сплячку (при морозах): естивацію і гібернацію. Для кажанів поняття вживають при описі зимівлі. Див. також: *гібернація, гіпотермія, міграція*.

## **Методи дослідження міграцій**

Міграція — явище, що проявляється на різних рівнях (індивідуальному, популяційному, екосистемному) і реалізується як складна адаптація до зміни умов існування, закріплена на генетичному, фізіологічному, поведінковому та інших рівнях. Явище міграцій тісно пов'язане із трофікою, просторовою нішевою, польотними якостями, рефлексами, навігаційними здібностями, всім побутом кажанів.

Очевидно, що спеціальних («міграційних») методів досліджень існувати не може, проте спільним для всіх проявів міграційної динаміки є динаміка населення кажанів у просторі. Відповідно, всі підходи до аналізу просторової динаміки і загалом просторово-часової організації популяцій та їхніх угруповань будуть базуватись на аналізові переміщень кажанів, як на індивідуальному рівні, який потім екстраполюють на популяційний, так і на популяційному або на рівні фауністичних угруповань.

Головними підходами до аналізу просторової динаміки кажанів є: (1) прямі спостереження міграцій та динаміки скупчень у сховищах, (2) мічення тварин з подальшим стеженням за ними та іншими формами повернення інформації, (3) порівняння сезонних аспектів локальних фаун та їх аналіз з точки зору динаміки угруповань, (4) диференціальний аналіз ареалів з врахуванням їх сезонних та історичних змін. Найбільшого розвитку у дослідженнях міграцій кажанів набули методи індивідуального мічення [Покровський і Шадилов 1962], проте на практиці кожний дослідник аналізує весь комплекс даних, здобутих як шляхом прямих спостережень, так і шляхом мічення, аналізу сезонних і багаторічних аспектів фауни тощо. Лише один з цих 4-х підходів сам по собі не є ефективним.

### **Прямі спостереження**

До цього типу досліджень відносяться всі прямі спостереження кажанів та проявів їх міграційної активності. Найтиповим прикладом прямих спостережень є спостереження прольоту кажанів, коли вони у великій кількості з'являються і місцях, де більшу частину року вони відсутні. Найчастіше такі реєстрації стосуються осінніх міграцій в середині пролітних шляхів або ж появи на місцях гібернації. Такі появі, які до своєму характером нагадують інвазії, описані для островів лісів в степовій зоні України, зокрема, для Асканії-Нова [Формозов 1927, Поліщук 2001], Чорноморського [Зубко 1937; Абеленцев 1980; Селюнина 1998] та Дунайського заповідників [Федорченко і Ткач 1998]. Відомі також появі міграційних груп у будівлях міста Львова [Полушина 1998] та Харкова [Влащенко 1999].

Іншим джерелом інформації про сезонні міграції є спостереження за формуванням і зникненням виводкових та зимівельних колоній [Крочко 1982; Полушина і Боровець 1988; Покиньчереда 1997 та ін.]. Невелика, проте вагома інформація надходить від колег, що працюють на орнітологічних стаціонарах [Дикий 1999; Миропольський 2001], хоча звичайно у працях і звітах орнітологів згадки про кажанів відсутні [Полуда та ін. 1999].

### **Сезонні аспекти фауни**

В основі підходу — порівняння реконструйованих за всією сумою даних списків фауни, складених для різних сезонів. Такий тип аналізу є одним з найбільш поширеніших (зокрема, у збірці «Європейська ніч кажанів в Україні» [1998] та в цьому зведенні [Жила та ін. 2001; Киселюк 2001]). Звичайно результати такого аналізу попередні, оскільки базуються не на спеціальних пошуках, а на накопичений сумі знань. Цей метод ефективний для попередньої оцінки фауни і доступний для всіх зоологів, зокрема і тих, які не мають досвіду роботи з цією групою ссавців. Описи сезонних аспектів локальних фаун є важливим джерелом інформації, необхідної для подальшої реконструкції загальної картини динаміки фауни на великих територіях.

Техніка проведення таких досліджень різна: це і накопичення суми знань про склад фауни, і фенологічні спостереження, огляд скринь, анкетування, дослідження з використанням детекторів. При накопиченні «критичної маси» фактів можна впевнено говорити про час появи і зникнення на зиму окремих видів, тривалість перебування кожного з них у складі угруповань протягом року, аналізувати історичні зміни фауни, що важливо для дослідження багаторічної динаміки ареалів. Звичайно такі огляди складають для добре досліджених територій, якими є заповідники і біостанції.

### **Картування ареалів**

Оскільки міграційна активність є просторовою динамікою, ефективним підходом до її дослідження є картування ареалів. Якщо попередній підхід базується на аналізі точкових досліджень, то картування передбачає аналіз розподілу тварин у великому просторі. Джерелами інформації виступають дві групи фактів: (1) поступово накопичені знання і (2) активно зібрани дани.

Перша група фактів — масив опублікованих даних про локальні фауни та колекційні зразки. У зв'язку з наявністю великої частки морфологічно близьких видів роль музейних зразків для аналізу просторового розподілу фауни виявляється дуже вагомою [Zagorodniuk 1998, 1999], а в деяких випадках такі дані стають єдиним джерелом фактів для аналізу груп, як у випадку з нетопирами [Загороднюк і Негода 2001] і вуханями [Zagorodniuk 2001].

Надзвичайно ефективною за результатами є побудова карт населення для різних сезонів і різних вікових чи статевих груп. Зокрема, найдальші перельоти здійснюють найбільш північні популяції нічниць [Roer 1962], нетопирів [Strelkov 1969], підковиків [Harmata 2000]. Картування ареалів і міграційних шляхів у певних випадках дає різні картини для різних статей і вікових груп. У нетопирів, зокрема, літні ареали самців і самиць майже не перекриваються [Strelkov 1969, Стрелков 1999], що свідчить про значно більшу міграційну «здатність» самиць порівняно з самцями.

## Мічення

Основним методом дослідження міграцій є мічення тварин [Покровський 1959; Roer 1995; Талпош 2000; Годлевська 2001]. Найпоширенішим типом міток є металеві обручки з індивідуальними номерами, які широко застосовують і в Україні [Абеленцев та ін. 1968–1970; Крочко 1988; Черемисов 1990; Покиньчереда і Довганич 1998; Волох і Кармишев 2001], і за кордоном [Kowalski et al. 1957; Курсков 1959; Beron 1963; Palašthy 1987; Harmata 1987, 1996; Masing et al. 1999]. Техніку і переваги цього методу описано у спеціальних працях [Панютін 1980; Barclay 1988; Masing et al. 1999].

Незважаючи на трудомісткість і коштовність цього методу, дослідників приваблюють об'єктивність результатів, можливість аргументації довгострокових досліджень і співпраці з іноземними колегами. Метод ефективний при аналізі локальних переміщень [Стрелков 1971, 1974], при якому кажанів можна мітити будь-якими мітками. Для вивчення дальніх міграцій (перельотів) звичайно використовують обручки з номерами [Коновал і Годлевська 2001]. Аналіз літератури свідчить, що обсяги повернення інформації дуже незначні: звичайно до 5 % для всіх мічень та на порядок менше — для «дальніх повернень» (тобто без переловів на місцях мічення).

## Категорії міграційного статусу кажанів

Для опису локальних фаун і характеристики систематичних груп важливим стає застосування формалізованого ієархічного переліку категорій міграційного статусу кажанів. Запропоновані раніше описи міграційного статусу кажанів України [Загороднюк та ін. 1998, 1999] були попередніми і для того рівня узагальнень не передбачали чіткого окреслення категорій «осілий», «кочовий» тощо. Роер, Гайслер і Ганак [Roer, 1960; Gaisler & Hanak 1969] пропонують 3 категорії: осілий (stationary), облігатно-кочовий (vagrant) та факультативно мігруючий (migrant). Тут пропонується прояви сезонних міграцій об'єднати у дві групи: «осілі» (S) та «мігранти» (M), і кожну з цих груп поділити на дві підгрупи відповідно до дальності міграцій (рис. 2).

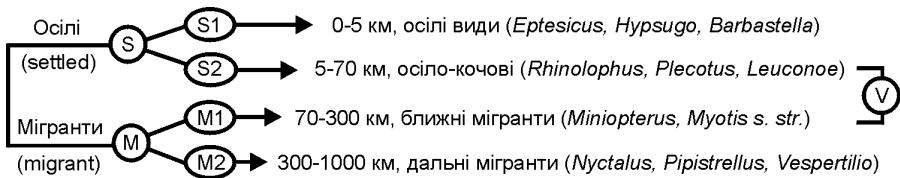


Рис. 2. Категорії міграційного статусу кажанів фауни України. Групу S2+M1 можна розглядати як окрему, кочову (V). [Categories of the migration status for the bats distributed in Ukraine. Group S2+M1 can be considered as a separate vagrant group].

До першої групи «S» відносяться види, що ведуть осілий спосіб життя або здійснюють недалекі кочівлі при зміні літніх сховищ на зимові. Серед них — кажани-спелеобіонти та синантропи (підковики, вухані, широковухи, пергани). До другої групи «M» відносяться типові мігранти, що восени здійснюють міграції за межі свого літнього ареалу. Це переважно дендрофільні види (лилики, вечірниці, нетопири). У детальніших класифікаціях можна виокремити групи S2+M1 у окрему «кочову» («V»).

## Подяка

Щиро дякую Томашеві Поставі за постійну інформаційну підтримку моїх досліджень та важливі для розуміння теми роз'яснення особливостей біології кажанів. Дякую також активу Київського осередку УЦОК — Ярославові Петрушенку, Лені Годлевській, Володимирові Тищенку, Оксані Коновал та Вадимові Негоді — за обговорення висловлених у статті думок.

## Література

- Абеленцев В. И.** Об осеннем пролете рукокрылых на юге Украины // Рукокрылые (Chiroptera). — Москва: Наука, 1980. — С. 195. — (Материалы Всесоюзного совещания).
- Абеленцев В. И., Колюшев И. И., Крочко Ю. И., Татаринов К. А.** Итоги кольцевания рукокрылых в Украинской ССР за 1939—1967 гг. Сообщение 1 [Myotis, Leuconoe] // Вестник zoологии. — 1968. — № 6. — С. 59—64. — Сообщение 2 [Rhinolophus, Miniopterus, Plecotus, Barbastella] // Вестник zoологии. — 1969. — № 2. — С. 20—24. — Сообщение 3 [Nyctalus, Pipistrellus, Eptesicus] // Вестник zoологии. — 1970. — № 1. — С. 61—65.
- Абеленцев В. И., Попов Б. М.** Ряд рукокрыл, або кажани — Chiroptera // Підоплічко І. Г. (ред.). Fauna України. — Київ: Вид-во АН УРСР, 1956. — Том 1: Ссавці, випуск 1. — С. 229—446.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.** Глава 5. Миграции и расселение организмов в пространстве и во времени // Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. — в 2-х томах. — Москва: Мир, 1989. — Том 1. — С. 234—280.
- Власов А. А.** О расширении ареала позднего кожана на юго-западе Центрального Черноземья // Вестник zoологии. — 1995. — Том 29, N 1. — С. 84—85.

- Влащенко А.** О нахождении рыжей вечерницы (*Nyctalus noctula*) на зимовке в Харькове // Вестник зоологии. — 1999. — Том 33, N 4–5. — С. 76.
- Волох А. М., Кармышев Ю. В.** Некоторые результаты кольцевания летучих мышей в Горном Крыму // Вестник зоологии. — 2001. — Том 35, N 2. — С. 99–101.
- Годлевська Л., Коновал О.** Методи мічення рукокрилих з метою аналізу їх просторової динаміки // Міграційний статус кажанів в Україні. — Київ, 2001. — [ця збірка].
- Дашкова Г. А.** Новое в экологии крылановых фауны СССР за 1964–1984 гг. // Рукокрылые (морфология, экология, эхолокация, паразиты, охрана). — Київ: Наукова думка, 1988. — С. 148–151.
- Дикий І. В.** Знахідка на території Західної України нічниці ставкової (*Myotis dasycneme*) // Вестник зоологии. — 1999. — Том 33, N 3. — С. 20.
- Європейська ніч кажанів '98 в Україні /** За ред. І. Загороднюка. — Київ: Укр. теріол. тов-во, 1998. — С. 1–198. — (Праці Теріологічної Школи, випуск 1).
- Жила С., Шквирия М., Негода В.** Сезонна динаміка населення кажанів Поліського заповідника // Міграційний статус кажанів в Україні. — Київ, 2001. — [ця збірка].
- Загороднюк І., Негода В.** Нетопири: *Pipistrellus* та *Hypsugo* // Міграційний статус кажанів в Україні. — Київ, 2001. — [ця збірка].
- Загороднюк І., Покиньчереда В., Домашлінець В.** Сезонні міграції кажанів на території України // Європейська ніч кажанів '98 в Україні. — Київ, 1998. — С. 18–20. — (Праці Теріологічної школи, випуск 1).
- Загороднюк І., Покиньчереда В., Тищенко В., Ковальова І.** Ряд рукокрилих — Chiroptera // Ссавці України під охороною Бернської конвенції. — Київ, 1999. — С. 23–108. — (Праці Теріологічної Школи, випуск 2).
- Загороднюк І., Тищенко В.** Уточнення щодо кажанів у Бернських списках // Ссавці України під охороною Бернської конвенції. — Київ, 1999. — С. 182–184. — (Праці Теріологічної школи, випуск 2).
- Загороднюк І., Ткач В.** Сучасний стан та історичні зміни чисельності кажанів (Chiroptera) на території України // Доповіді НАН України. — 1996. — N 5. — С. 136–142.
- Зубко Я. П.** Нарис фауни Chiroptera південного сходу Одеської області // Збірник праць Зоологічного музею (Ін-т зоол. та біол. АН УРСР). — 1937. — № 20. — С. 121–128.
- Калабухов Н. И.** Анализ о животных при температуре ниже 0°. I. Действие низких температур на летучих мышах (Chiroptera) // Бюллетень Московского о-ва испытателей и любителей природы (Отдел. биол.). — 1933. — Том 12, № 2. — С. 243–255.
- Калабухов Н. И.** Зимняя спячка млекопитающих // Калабухов Н. И. Спячка животных. — (Издание 3-е, дополненное). — Харьков: Изд-во Харьковск. ун-та, 1956. — С. 44–73.
- Киселюк О.** Сезонні аспекти хіроптерофауни північно-східних макросхилів Карпат // Міграційний статус кажанів в Україні. — Київ, 2001. — [ця збірка].
- Клаудсли-Томпсон Дж.** Миграции животных. — (Перевод с английского). — Москва: Мир, 1982. — С. 1–135.
- Годлевська Л., Коновал О.** Методи мічення рукокрилих з метою аналізу їх просторової динаміки // Міграційний статус кажанів в Україні. — Київ, 2001. — [ця збірка].
- Крапивный А. П., Радкевич В. А., Тихонова Н. И.** Краткий зоологический словарь. — 2-е изд., переработанное и дополненное. — Минск: Вышэйшая школа, 1990. — С. 1–240.
- Крочко Ю. И.** Сезонные ритмы рукокрылых Карпатского заповедника // Сезонная ритмика природы горных областей. — Ленинград, 1982. — С. 172–173. — (Тезисы докладов I Всесоюзного совещания по горной экологии).
- Крочко Ю. И.** Миграции рукокрылых Украинских Карпат // Вопросы охраны и рационального использования растительного и животного мира Украинских Карпат. — Ужгород: Изд-во Радянське Закарпаття, 1988. — С. 173–179.

- Кузякин А. П.** Летучие мыши. — Москва: Советская наука, 1950. — С. 1–443.
- Курсков А. Н.** Рукокрылые Белоруссии. — Минск: Наука и техника, 1981. — С. 1–135.
- Курскоу А. Н.** Папярэдня рэзультаты кальцаўання кажану у Беларусі // Весці АН БССР. Сер. біял. навук. — 1959. — № 1. — С. 118–120.
- Лихотоп Р. И., Ткач В. В., Барвинский Н. И.** Рукокрылые г. Киева и Киевской области // Материалы по экологии и фаунистике некоторых представителей рукокрылых. — Киев: Ин-т зоол. АН УССР, 1990. — Препринт N 90.4. — С. 10–27.
- Маркевич О. П., Татарко К. И.** Російсько-українсько-латинський зоологічний словник: термінологія і номенклатура. — Київ: Наукова думка, 1983. — С. 1–412.
- Миропольський В.** Осіння знахідка *Eptesicus nilssonii* на Кіївщині // Міграційний статус кажанів в Україні. — Київ, 2001. — [ця збірка].
- Павлинов И. Я. (ред.)**. Млекопитающие / Аверьянов А. О., Борисенко А. В., Варшавский А. А. и др. — Москва: Издательство АСТ, 1999. — С. 1–416. — (Большой энцикл. словарь).
- Панютин К. К.** Рукокрылые // Итоги мечения млекопитающих (Выпуск 3). — Москва: Наука, 1980. — С. 23–46. — (Вопросы териологии).
- Покиньчереда В., Довганич Я.** Кільцовання рукокрилих в Карпатському заповіднику // Європейська ніч кажанів '98 в Україні. — Київ, 1998. — С. 96–99.
- Покиньчереда В. Ф., Покиньчереда В. В.** Видовий склад та чисельність рукокрилих на зимівлі в окремих підземних порожнінах Карпатського біосферного заповідника // Міжнародні аспекти вивчення та охорони біорізноманіття Карпат. — Рахів, 1997. — С. 154–157.
- Покровский В. С.** К организации дела мечения млекопитающих в СССР // Миграции животных. — Москва, 1959. — Выпуск 1. — С. 5–15.
- Покровский В. С., Щадилов Ю. М.** О состоянии изученности миграций летучих мышей СССР (по данным кольцевания) // Миграции животных. — Москва: Наука, 1962. — Выпуск 3. — С. 10–20.
- Поліщук І.** Літня фауна кажанів Асканії-Нова: дослідження з ультразвуковим детектором // Міграційний статус кажанів в Україні. — Київ, 2001. — [ця збірка].
- Полуда А. М., Давиденко И. В., Землянских И. И. и др.** Орнитологический стационар «Лебедивка»: 21-й и 22-й сезоны // Вестник зоологии. — 1999. — Том 33, № 4–5. — С. 119–122.
- Полушина Н.** Состояния популяций рукокрылых Западного Подолья // Європейська ніч кажанів '98 в Україні. — Київ, 1998. — С. 106–116. — (Праці Теріологічної Школи, випуск 1).
- Полушина Н. А., Боровец Е. Я.** О зимовке рукокрылых в Страдчанской пещере // Изученность териофауны Украины: ее рациональное использование и охрана (Сборник научных трудов). — Киев: Наукова думка, 1988. — С. 46–48.
- Попов Б. М.** О сезонных миграциях летучих мышей // Природа. — 1941. — № 2. — С. 87–90.
- Селюнина З.** Рукокрылые Черноморского биосферного заповедника // Європейська ніч кажанів '98 в Україні. — Київ, 1998. — С. 80–83. — (Праці Теріологічної Школи, випуск 1).
- Стрелков П. П.** Экологические наблюдения за зимней спячкой летучих мышей (*Chiroptera, Vespertilionidae*) Ленинградской области // Труды Института зоологии АН СССР. — Ленинград, 1971. — Том 58. — С. 251–303.
- Стрелков П. П.** Опыт кольцевания рукокрылых в зимних убежищах // Стрелков П. П., Кузякин А. П. (ред.). Материалы первого всесоюзного совещания по рукокрылым (*Chiroptera*). — Ленинград: ЗИН АН СССР, 1974. — С. 21–30.
- Стрелков П. П.** Соотношение полов в сезон вывода потомства у взрослых особей перелетных видов летучих мышей (*Chiroptera, Vespertilionidae*) Восточной Европы и смежных территорий // Зоологический журнал. — 1999. — Том 78, № 12. — С. 1441–1454.
- Талпош В. С.** Зоология. Словник-довідник (поняття, терміни). — Тернопіль: Навчальна книга — Богдан, 2000. — 240 с.

- Тищенко В.** Зимові знахідки *Vespertilio murinus* та *Nyctalus noctula* у Києві // Вестник зоології. — 2002. — [у друці].
- Федорченко А., Ткач В.** Рукокрилые дельты Дуная // Європейська ніч кажанів '98 в Україні. — Київ, 1998. — С. 87–89. — (Праці Теріологічної Школи, випуск 1).
- Формозов А. Н.** О перелетах летучих мышей (Chiroptera, Vespertilionidae) // Доклады АН СССР. — Москва, 1927. — Том 17. — С. 272–274.
- Черемисов А. И.** Зимовка рукокрылых в пещерах Крыма // Тезисы докладов V Съезда Всесоюзного териологического общества. — Москва: Типограф. ВАСХНИЛ, 1990. — Том 2. — С. 122–123.
- Barclay R. M. R.** Marking and observational techniques // Kunz T. H. (ed.). Ecological and behavioral Methods for the study of bats. — Washington D.C., London: Smithsonian Institution Press, 1988. — P. 59–76.
- Beron P.** Obraczkowanie nietoperzy w Bulgarii w latach 1940–1961 // Acta Theriologica. — 1963. — Vol. 7, Z. 4. — [цит. за: Абеленцев та ін. 1970].
- Gaisler J., Hanak V.** Summary of the results of bat-banding in Czechoslovakia, 1948–1967 // Lynx (Novitates Mammaliologicae). — Praha, 1969. — Fasc. 10 (Series nova). — P. 25–34. — (Proceedings of the First International Bat Conference, September 6 to 9, 1968).
- Harmata W.** Results of bat-banding in Poland in the years 1954–1974 // Myotis. — 1987. — Bd. 25. — P. 113–116.
- Harmata W.** Wyniki obrączkowania nietoperzy w Polsce w latach 1975–1994 // Actualne problemy ochony nietoperzy w Polsce. — Krakow: Centr. Inform. Chiropt., 1996. — P. 25–40. — (Mater. IX Ogólnopolsk. Konf. Chiropterolog. Krakow 1995).
- Hutson A. M.** Transboundary movements and the conservation of bats in Europe // Proceedings of the Symposium on animal migrations (Gland, Switzerland, 13 April, 1997). — 1999. — P. 51–58.
- Kowalski K., Krzanowski A., Wojtusiak J.** Sprawozdanie z akcji obrączkowania nietoperzy w Polsce w latach 1939–1953 // Acta theriologica. — Warszawa, 1957. — Vol. 5 (1). — P. 109–158.
- Masing M., Poots L., Randla T., Lutsar L.** 50 years of bat ringing in Estonia: methods and the main results // Plecotus et al. — 1999. — No. 2. — P. 20–35.
- McCullough D.** Long range movements of large terrestrial mammals // Contrib. Mar. Sci. — 1985. — Vol. 27, Suppl. — P. 444–465. — [цит. за: Волох, 2002].
- Palašthy J.** Výsledky obrúčkovania netopierov (Chiroptera) v okrese Prešov (Východné slovensko) // Zborník Východné slovenského múzea. — 1987. — PV 28. — P. 91–108. — [cit.: Danko 1995].
- Roer H.** Vorläufige Ergebnisse der Fledermäus-Beringung und Literaturübersicht // Bonner Zoologische Beiträge. — 1960. — Bd. 11, Sonderheft. — S. 234–263.
- Roer H.** Ergebnisse der Fledermäus-Beringung in Europa // Die Umschau. — 1962. — Bd. 62, N 15. — S. 464–466. — [цит. за: Абеленцев та ін. 1968].
- Roer H.** 60 years of bat banding in Europe. Results and tasks for future research // Myotis. — 1995. — Bd. 32–33. — P. 251–261.
- Strelkov P. P.** Migratory and stationary bats (Chiroptera) of the European part of the Soviet Union // Acta zoologica cracoviensia. — 1969. — Vol. 14 (16). — P. 393–439.
- Zagorodnyuk I.** Bats in the Lviv Natural History Museum: description and comparative analysis of the collection // Наукові записки Державного природознавчого музею НАН України. — Львів, 1998. — Том 14. — С. 77–82.
- Zagorodniuk I. V.** Taxonomy, biogeography and abundance of the horseshoe bats in Eastern Europe // Acta zoologica cracoviensia. — 1999. — Vol. 42 (3). — P. 407–421.
- Zagorodniuk I.** Species of the genus *Plecotus* in the Crimea and neighbour areas of the Northern Black Sea Region // Woloszyn B. W. (ed.). Proceedings of the VIII<sup>th</sup> European Bat Research Symposium. — Krakow: PLATAN Publ. House, 2001. — Vol. 2. — [in press].



## МЕТОДИ МІЧЕННЯ РУКОКРИЛИХ З МЕТОЮ АНАЛІЗУ ЇХ ПРОСТОРОВОЇ ДИНАМІКИ

Лена Годлевська (Інститут зоології НАН України, Київ),  
Оксана Коновал (Міжнародний Соломонів університет, Київ)

**Methods of marking of bats for the analysis of their spatial dynamics.** — Lena Godlevska & Oksana Konoval. — Review of the most spread methods for bats' marking is presented. Generally each method can be considered to one from five types: ringing, light tags' use, necklaces' use, radiotelemetry, and some other methods, that are used for animals' marking with more or less regularity. The main method for long-termed observations (including seasonal migration studying) is the ringing. To avoid negative consequences ringing has to be carried with bands of high quality and with keeping some rules.

### Вступ

Мічення диких тварин — один із способів вивчення їх біології. За допомогою мічення вивчають часову і просторову динаміку їхніх популяцій та окремих груп, тривалість життя, особливості соціальної організації, біології; хронологію вікових змін, які відбуваються у різних видів тварин, чисельність тощо. Мічення кажанів може мати різні задачі, і умовно його можна ділiti за двома основними критеріями, що відповідають різним дослідницьким цілям: за бажаною для дослідників тривалістю носіння мітки та за кількістю особин, яких необхідно помітити.

### 1. Типи мічення і міток

В залежності від цілей і завдань мічення дослідник орієнтується на використання того чи іншого типу міток. На даний час всі методи мічення кажанів можуть бути розподілені на такі групи: використання кілець, світломічення, радіотелеметрія, ошийники, інші [Barclay 1988].

## 1.1. Кільцовання

**Загальні зауваги.** Найбільш розповсюдженим методом мічення є застосування крилових міток. Для цього використовують декілька типів кілець: пластикові, металеві, нумеровані і ненумеровані, світловідбиваючі, кольорові і непофарбовані. Кільце закріплюють на дистальній частині передпліччя. Вушка кільця обережно затискається до стану, коли між ними залишається просвіт близько 0,7 мм. В такому стані кільце зафіковано і, одночасно, не заважає тварині вільно змінювати положення крила відносно тіла. Оскільки кожний вид кажанів характеризується індивідуальним розміром тіла, розмір кільця потрібно підбирати дляожної особини індивідуально.

**Металеві кільця.** Вперше мічення кажанів для подальшого спостереження застосовано А. Аленом (Allen) в США на початку 20-го ст., який закріплював кільце на задній кінцівці кажана, не пробиваючи перетинку й не дозволяючи кільцу зісковзнути. Пізніше в США Мор (Mohr) пробував мітити кажанів кільцями, що закріплювалися навколо гомілки, для чого у міжстегновій перетинці робили отвір. Згодом в США почали використовувати крилові кільця. В Європі кільцовання кажанів вперше застосовано М. Айзентраутом (Eisentraut) в Німеччині у 1932 році, який використовував спеціально розроблені крилові кільця з обточеними краями і видовженими лапками, що закріплювалися навколо передпліччя [Bels 1952]. Після цього «крилове» мічення спеціальними або пташиними кільцями почали масово використовувати по всій Європі. Хоча досі стоїть питання щодо переваг одного типу кілець над іншим [Peiter 1998], сьогодні майже всі європейські дослідники використовують «айзентраутівський» тип кілець, які виготовляють з легкого і стійкого металевого сплаву, що дозволяє маркувати найдрібніших кажанів.

**Пластикові кільця.** Пластикові смугасті кільця використовували для індивідуального мічення утримуваних в неволі птахів. Зараз їх широко використовують для польового мічення як птахів, так і кажанів [Barclay 1988]. На відміну від металевих, пластикові кільця мають меншу вагу й менш піддаються пошкодженню гризінням. Такі кільця можуть бути різних розмірів і кольорів. Використання більш ніж одного кольору дозволяє мітити окремих особин чи групи, що дозволяє ідентифікувати їх на відстані. Застосування кольорових кілець ефективне для вивчення соціальної організації, статевої поведінки, батьківських відносин, поведінки всередині сховища.

**Світловідбиваючі кільця.** Світловідбиваюча кольорова липка стрічка може бути застосована до металевих і пластикових кілець для різних особин, статей чи видів з метою їх спостереження під час польоту або у сховищі. Світловідбиваюча стрічка значно збільшує помітність міток.

Зараз нерідко використовують світловідбиваючі фарби або лаки, які наносять на кільце під час виготовлення. Вкриті спеціальним лаком або фарбою кільця добре помітні у світлі ліхтаря при огляді сховищ.

## 1.2. Ошийники

Для мічення великих видів рукокрилих (зокрема з підряду *Macrochiroptera* [Barclay 1988]) застосовують ошейники. Правильно одягнутий ошейник не завдає тварині дискомфорту. Ідентифікаційні позначки на ошейнику можна прочитати з великої відстані. Крім того, помічена таким чином тварина не може псувати ошейник, тому така мітка зберігається довго.

## 1.3. Світлові мітки

Світлові мітки використовують для вивчення мисливської поведінки, а також доборових міграцій видів. Використовуючи цю техніку, дослідники прослідкували рукокрилих на відстань до 13 км [Barclay 1988]. Світлове мічення також застосовують при вивченні ехолокаційних сигналів видів (наприклад, запис вільно літаючих особин, видова приналежність яких напевно відома). На сьогодні використовуються три типи світлових міток.

**Мітки з елементами живлення.** Мітка такого типу являє собою маленьку електричну лампочку, яка світиться за рахунок елементу живлення. Зараз замість лампочки з успіхом використовують світлодіоди, що є енергетично вигіднішими та мають меншу вагу порівняно з електролампою.

**Хімічні світлові мітки.** Недорогі люмінесцентні мітки можуть бути виготовлені з використанням циалюмію, який складається з фосфорної сполуки і пероксидного реагенту. Реагенти постачаються у запаяних пластикових трубках<sup>1</sup>. Пероксид ізольований у тонкостінній капсулі так, що при згинанні трубки капсула лопається і починається люмінесцентна реакція. Рідину, що утворюється в результаті цього, розливають у маленькі скляні або желатинові капсули для отримання легких міток з яскравим світлом. Їхня вага менша 0,5 г, і їх кріплять за допомогою нетоксичного клею (напр., хірургічний клей — чистий латекс в н-гексані) до хутра або до ділянки шкіри з вистриженим хутром. З часом мітка видаляється кажаном під час грумінгу.

Хоча штучне освітлення урбанізованих територій та місячне світло або комахи, що люмінісциують, і навіть яскраві зірки зменшують бачення міченого в таких способі кажана, залежно від розміру мітки та співвідношення хімічних реагентів світлову мітку можна добре бачити неозброєним оком з відстані до 200 м (або й більше, коли спостереження ведуть на відкритому просторі з ви-

<sup>1</sup> На сьогодні в Україні циалюмій продають у вигляді хімічних світильників.

користанням біноклю). Для переслідування міченіх кажанів Барклай [Barclay 1988] пропонує розташовувати кількох спостерігачів з раціями на відстані один від одного. Для запобігання непорозумінь при відстежуванні особин різних вікових груп, статі, або й різних видів рекомендують працювати тільки з однією групою (видом) протягом однієї ночі<sup>2</sup>.

**Бета-світло.** Бета-світло є ще одним типом світлових міток, які являють собою скляні капсули, зроблені зі скла, що містить фосфор з невеликою кількістю тритіуму всередині. Низький рівень бета-випромінювання примушує фосфор продукувати світло певного кольору, що залежить від типу фосфору. Скло абсорбує бета-випромінення, і бета-світло не є джерелом радіації. Особливістю цих міток є довгий термін їх використання (10–15 років). Проте у більшості країн використання бета-світла контролюється державними структурами, тому потрібно мати дозвіл, щоб працювати з ними.

Бета-світло використовували для вивчення малих та середнього розміру наземних ссавців (напр., миші та кролі). Попередні дослідження з використанням бета-світла малих розмірів на маленьких гладеньконосих кажанах (біля 10 г) не були вдалими, оскільки світло недостатньо яскраве для переслідування кажанів на великих відстанях [Barclay 1988].

## 1.4. Радіотелеметрія

Радіотелеметрія — порівняно дорогий метод мічення. На сьогодні його з успіхом використовують навіть для мічення дрібних кажанів, оскільки радіомітка має вагу близько 0,5 г. Таку мітку, подібно до хімічних світлових міток, приkleюють до кажана і видаляють згодом, коли строк дії мітки закінчується. Залежно від типу батарейки термін дії радіопередавача різний — від кількох годин до кількох тижнів [Bradbury & Bradbury 1988].

Радіотрекінг дозволяє успішно відслідковувати міграційні шляхи, знаходити проміжні (шляхові) і стаціонарні сховища, відловлюючи та помічаючи кажанів, наприклад, при вильоті з зимових сховищ або на полюванні [Barclay & Brinham 1998; Clawson 1987]. На рис. 1 наведено фотографію, зроблену американськими колегами при пошуку материнських колоній та вивчення міграційних шляхів нічниці *Myotis sodalis*, вага якої сягає лише 6–9 г. Для мічення вибирали найбільших особин. Вага такого VHF-передавача — 0,5–0,8 г, термін роботи — 15–28 діб.

<sup>2</sup> Хоча желатинові капсули є дешевими і зручними у використанні, є свідчення того, що кажани можуть прокушувати желатин і помирати від отруєння рідиною [La Val et al. 1977, цит. за: Barclay 1988]. Проте П. Ресей і С. Свіфт [Rasey & Swift 1985, цит за: Barclay 1988] не виявили ознак її токсичності. В кожному разі маленькі скляні капсули можуть бути більш бажані у використанні, в крайньому разі при дослідженні рідкісних або зникаючих видів [Barclay 1988].



Рис. 1. Індіанський кажан (*Myotis sodalis*), міченій кільцем і передавачем (за: <http://www.batmanagement.com/Projects/kings/overview>)

## 1.5. Інші методи

Декілька інших методів мічення кажанів, включаючи тимчасове мічення, використовують з більшим або меншим успіхом.

**Тимчасове мічення** (менше року). До нетривалого мічення відносять маркування кажанів шляхом прикріплення пластикових або картонних дисків (рис. 2). П. Стрелков [1971] застосовував такі мітки при вивченні переміщень кажанів під час сплячки у підземному сховищі. При розміщенні кажана на видному місці прикріплений до тварини паперовий кружок з номером дозволяє реєструвати екземпляр на відстані, не перебиваючи сплячки.

Відбілювання або фарбування хутра є потенційно придатним для досліджень короткого терміну. Використовуючи навіть один колір, можна помітити значну кількість тварин, змінюючи рисунок і місце нанесення фарби [Никитина 1980]. Така мітка зберігається лише до першої линьки.

**Ампутація пальців.** Цей тип мічення широко використовували для мічення дрібних ссавців [Никитина 1980]. Однак видалення фаланг у рукокрилих є шкідливим. Дитинча тримається кігтями задніх лапок за матір або за стінки сховища, тому втрата навіть одного пальця різко зменшує його шанси вижити [Панютин 1980]; дорослим кажанам пальці необхідні для лазіння, прикріплення до субстрату та грумінгу. В Україні, наскільки нам відомо, мічення кажанів шляхом ампутації пальців застосовано тільки раз: К. Татариновим для маркування підковиків [Абеленцев та ін. 1969].

**Надсікання вушниць.** Надсікання вух є небажаним: цілісність вух є критичною при ехоорієнтації та полюванні у всіх Microchiroptera.

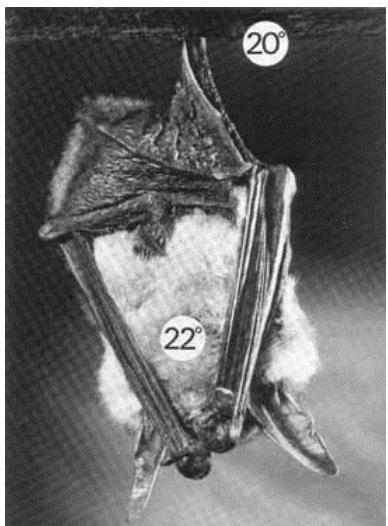


Рис. 2. Нічниця велика, помічена пластиковим нумерованим диском, у стані гібернації (за Gebhard, 1991).

**Компостер.** Деякий час було поширене мічення кажанів компостером, що відбивав у розтягнутій перетинці крила дрібні дірочки, які утворювали комбінації букв і чисел (татуювальне компостирування). Ранки від компостера швидко загоювались, залишаючи світливий шрам у вигляді номеру. Мічення проводили на плагіопатагії (за V пальцем, або між IV та V пальцями крила [Bonnaccorso & Smythe 1972]. Попри відносну безпеку для тварин, ця техніка повільна і вимагає брати кажана в руки, щоб роздивитись мітку [Курсков 1981]. Клейман і Девіс [Kleiman & Davis 1974, цит. за: Barclay 1988] описали компостирування для ідентифікації особин лабораторної колонії, але відмітили, що такі мітки потрібно регулярно відновлювати.

**Тавро.** Ще одним методом, який пропонують для мічення тварин, але поки не застосовували для рукокрилих, є метод холодного таврування. Охоложену рідким азотом або сухим льодом мітку прикладають до попередньо вистриженої ділянки тіла, результатом чого є утворення депігментованих ділянок шкіри та (або) хутра [Шлыгин 1975, цит. за: Нікитина 1980].

**Радіоактивні мітки.** Мітки з тонкого радіоактивного дроту (напр., з тантала-182, кобальту-60) прикріплювали до кільця або прямо до уropатагію чи імплантували під шкіру передпліччя. Такий метод було використано для визначення положення особин протягом періоду гібернації або в денних сховищах, а також для спостереження зальоту і вильоту [Barclay, 1988]. В країнах колишнього СРСР метод маркування радіоактивними мітками застосовували для дрібних ссавців [Нікитина 1980].

**Зауваги до методик мічення.** Просторова динаміка населення рукоокрилих включає не тільки сезонні зміни, а й короткотривалі переміщення (зокрема, добові). Хоча для вивчення цього і можна використовувати короткочасні мітки, для вивчення сезонної міграційної активності та довготривалого спостереження підходить тільки кільцовання.

На сьогодні радіотелеметрія як метод вивчення міграцій є досконалішою і гуманнішою. За короткий час можна з'ясувати не тільки міграційний шлях тварин, але й локалізувати сховища, що використовуються протягом міграції та по прибутті на місце. Час впливу мітки на звіра обмежений днями, але це потребує більших зусиль і ресурсів, а, окрім того, не дозволяє вести багаторічне спостереження. Отже, кільцовання залишається основним методом вивчення сезонних та довгострокових змін хіроптерофауни.

## 2. Недоліки кільцовання

В будь-якому разі кільцовання завдає непокоєння кажанам протягом самого свого процесу. Одним з недоліків кільцовання як методу мічення є необхідність повторного вилову тварин для ідентифікації. Існують також інші фактори негативного впливу, пов'язані з кільцованням.

**Невірний вибір місця й часу кільцовання.** Непокоєння кажанів, пов'язане з кільцованням, під час енергетично-критичного періоду (сплячки) може бути настільки сильним, що обмежує виживаність особин. Багато дослідників визначили зимове кільцовання рукоокрилих в помірних широтах основною причиною скорочення популяцій рукоокрилих [Barclay 1998]. Кільцовання на материнських колоніях також недопустиме, оскільки таке кільцовання часто веде до покидання сховища. Саме через це EUROBATS планує прийняти жорсткі обмеження до часу та місця кільцовання.

**Невірно підіbrane кільце** може завдавати значного дискомфорту і подразнень, які стають «воротами» для інфекцій, що врешті може стати причиною загибелі тварини. Розмір кільця повинен відповідати розмірам виду і бути безпечним для тварини [Masing et al. 1990].

**Непідготовленість кільцовальників.** Цей фактор А. Хатсон [Hutson, 1999] ставить на другому місці щодо негативного впливу кільцовання після невірного вибору кілець і зазначає, що не тільки кільцовання взимку стало причиною виявленого у 1960-х роках скорочення чисельності видів, що мітилися. До кільцовання було заличено чимало волонтерів, що протягом всього зимового часу відвідували печери, використовуючи керосинові та газові світильники, що ставало причиною постійного турбування, змін мікроклімату підземель і отруєння повітря сховищ. Крім цього, під час кільцовання тварин перетримували протягом тривалого часу у неволі.

**Післямова.** Мічення кажанів є необхідним методом вивчення динаміки фауни не тільки з позицій проведення фундаментальних досліджень, але й для вирішення природоохоронних питань. Проте необхідно враховувати можливі негативні наслідки мічення, які можуть порушити природний плин життя кажанів, як особин, так і цілих колоній. Це може стати не тільки загрозою їхнього існування, але й джерелом невірних результатів або навіть стати формою проведення нікому непотрібної роботи.

## Література

- Аблєнцев В. И., Колюшев И. И., Крочко Ю. И., Татаринов К. А. Итоги кольцевания рукокрылых в Украинской ССР за 1939–1967 гг. Сообщение II // Вестник зоологии. — 1969. — N 2. — С. 20–24.
- Курсков А. Н. Рукокрылые Белоруссии. — Минск: Наука и техника, 1981. — 136 с.
- Никитина Н. А. Способы мечения млекопитающих // Итоги мечения млекопитающих. — Москва, 1980. — Выпуск 3. — С. 11–22.
- Паниютин К. К. Рукокрылые // Итоги мечения млекопитающих. — Москва, 1980. — Выпуск 3. — С. 23–46.
- Стрелков П. П. Экологические наблюдения за зимней спячкой летучих мышей (Chiroptera, Vesperilionidae) Ленинградской области // Труды Ин-та зоологии АН СССР. — 1971. — Том 58. — С. 251–303.
- Шлыгин А. Н. К методике мечения млекопитающих с помощью хладагентов // Иммобилизация животных в СССР. — Воронеж, 1975. — С. 112–113.
- Barclay R. M. R. Marking and observational techniques // Ecological and behavioural methods for the study of bats (edited by T. H. Kunz). — Washington D. C., London: Smithsonian Institution Press, 1988. — P. 59–76.
- Barclay R. M. R., Brinham R. M. Hide and Seek: In Search of Forest Bats // Bats. — 1998. — Vol. 16, N 1. — P. 3–7.
- Bels L. Fifteen years of bat banding in the Netherlands // Publicaties van het Natuurhistorisch Genootschap in Limburg. — 1952. — R. 5. — P. 3–99.
- Bonnaccorso F., Smythe N. Punch-marking bats: an alternative to banding // Journal of Mammalogy. — 1972. — Vol. 53, N2. — P. 389–390.
- Bradbury J. V. Lek mating behavior in the hammer-haeded bat // Z. Tierpsychol. — 1977. — Vol. 36. — P. 137–183.
- Bradbury W. W., Bradbury J. W. Radiotelemetry: Techniques and analysis // Ecological and behavioral methods for the study of bats (edited by T. H. Kunz). — Washington D. C., London: Smithsonian Institution Press. — 1988. — P. 105–124.
- Clawson R. L. Indiana Bats: Down for the Count // Bats. — 1987. — Vol. 5, N 2. — P. 3–5.
- Kleiman D. G., Davis T. M. Punch-mark renewal in bats of the genus *Carollia* // Bat Research News. — 1974. — Issue 15. — P. 29–30.
- Hutson A. M. Transboundary movements and the conservation of bats in Europe // Proceedings of the Symposium on Animal migrations (Gland, Switzerland, 13 April, 1997). — 1999. — P. 51–58.
- Gebhard J. Unsere Fledermuse. — Basel, 1991. — 72 s.
- Masing M., Poots L., Randla T., Lutsar L. 50 years of bat ringing in Estonia: methods and the main results // Plecotus et al. — 1999. — N 2. — P. 20–35.
- Peiter A. Počkozuje kroužkování netopýrů? // Vesptilio. — 1998. — N 3. — P. 101–110.



## ОГЛЯД ТА ПІДСУМКИ КІЛЬЦЮВАННЯ КАЖАНІВ В УКРАЇНІ

Лена Годлевська (Інститут зоології НАН України, Київ)

**Review and totals of bats' ringing in Ukraine.** — Lena Godlevska. — There is a short review of bats' ringing history in Ukraine, that till now was presented by three waves of activity. As well there is an analysis of all data on number of ringed in Ukraine bats, their species membership and percent ratio of returned to observers rings.

### 1. Започаткування мічення кажанів у світі та у СРСР

Припущення щодо масових перельотів кажанів висловлювалися досить давно цілим рядом дослідників на основі візуальних спостережень або аналізу зимових та літніх знахідок кажанів того чи іншого регіону. З 1916 року мічення кажанів було розпочате в США А. Аленом, та з 1932 року — в Європі, зокрема, М. Айзентраутом в Німеччині.

У колишньому СРСР кажанів почали кільцовати латвійські орнітологи з 1930 р. [Буша 1980], масове кільцовання розпочато 1937 р. у Воронезькому заповіднику В. Лавровим [Лавров 1955] й продовжені там же Л. та Н. Лавровими, І. Барабаш-Никифоровим, Ковалевським, К. Панютіним [Панютин 1968], На території інших областей Росії кільцовання активно проводили К. Панютін, С. Каменева, Г. Лихачев, В. Любимова, П. Стрелков, В. Ільїн [Каменева і Панютин 1960, 1964; Лихачев 1968; Стрелков 1974; Панютин 1980; Оводов и др. 1990; Strelkov 1969].

Після 1937 р. кільцовання розпочате і в інших радянських республіках. На території Білорусії кільцовання започатковано А. Курсковим у 1948 р. в Біловезькій Пущі. З 1956 р. масове кільцовання кажанів в Білорусії проводили на території Брестської, Гродненської, Могилевської та Вітебської областей [Курсков 1962]. Підсумки кільцовання кажанів в Естонії, розпочатого у 1947 р., опубліковано Мазінгом та ін. [Masing et al. 1999].

## **2. Кільцовання кажанів в Україні**

Мічення на території України, що передувало його сучасному етапу, можна розділити на 3 основні періоди, яким відповідають три сплески активності, відбиті у публікаціях на цю тему: (1) кільцовання періоду 1939–1967 рр.; (2) кільцовання у Карпатському природному заповіднику 80-х років; (3) кільцовання в Гірському Криму 1982–1990 рр.

### **2. 1. Кільцовання періоду 1939-1967 років**

Кільцовання кажанів в Україні розпочате у 1939 р. співробітником Інституту зоології АН УРСР Б. Поповим, що залучив до цієї праці працівника зоологічного музею КДУ Н. Губарєва, юннатів К. Татаринова, Г. Терпецького, Г. Дондюка, Ю. Краєвого та ін. Маркування тварин проводили в околицях Києва, Умані і Асканії-Нова, в Самарському лісі. Після війни роботи відновлено 1947 р. В. Абеленцевим, В. Заблоцьким, О. Довганем, А. Луговим, І. Колюшевим, Ю. Крочко, К. Татариновим [Попов 1939; Абеленцев та ін. 1968; Крочко 2001]. Дані по кільцованию у 1939–1967 рр. зведені у праці В. Абеленцева та ін. [1968–1970], до якої також увійшли дані К. Панютіна. Дані та аналіз результатів кільцовання за цей період вміщено і в інших працях [Попов 1939; Колюшев 1958; Татаринов 1964; Крочко 1988].

За результатами, наведеними у зведенні В. Абеленцева та ін., за вказаній період на території України окільцовано 3875 особин 14 видів кажанів. Кільцовання проводили в Київській, Дніпропетровській, Кіровоградській, Запорізькій, Херсонській, Миколаївській, Закарпатській, Івано-Франківській, Львівській, Тернопільській, Рівненській, Хмельницькій, Кримській областях. Найбільше кажанів окільцовано в той час на Закарпатті.

Для маркування, як і в інших країнах колишнього СРСР, застосовували дрібні орнітологічні кільця московського Центру кільцовання, а саме — кільця з написом "Moskva" трьох серій (F, X, Y), також кілька разів були застосовані кільця серії "M" Празького музею. У зазначений період найбільше окільцовано представників *Miniopterus schreibersi* (1160 особин). Судячи з наданої авторами інформації, одна й та ж серія кілець (відповідно одного розміру) застосована для видів, що суттєво розрізняються за своїми розмірами. Зокрема, особин нічниці великої (*Myotis myotis*) та нетопира-карлика (*Pipistrellus pipistrellus*) мітили кільцями серії "X".

### **2.2. Кільцовання у Карпатському заповіднику**

Кільцовання кажанів у Карпатському заповіднику (Рахів) проводилося у 1983–1985 роках, переважно в підземних сховищах під час зимівлі. Використовували орнітологічні кільця московського Центру кільцовання (з написом

Moskva) серії ХВ 396xxx. Докладна інформація про це втрачена, відомо, що було помічено кілька десятків особин 4 видів (*R. ferrumequinum*, *R. hipposideros*, *M. myotis*, *B. barbastellus*). Найбільшу частку серед помічених тварин складали перші три види. Повторні знахідки мічених кажанів зроблено в тих же сховищах після 10-річної перерви, що показало високу прив'язаність кільцеваних видів кажанів до місць зимівлі та динаміку зменшення числа закільцеваних кажанів [Покиньчєрова і Довганич 1998].

### **2.3. Кільцовання в Гірському Криму 1982–1990 років**

1982–1990 рр. А. Волохом організовано групу студентів-спелеологів, що кільцювали кажанів у печерах Криму (Кизил-Коба, Армійська, Гугерджин, Ені-Сала-1, 2, Номерна, Холодна). Для мічення застосовано орнітологічні кільця з написом Moskva серії ХВ і шестизначними номерами, з 1989 р. — серія XD. Всього окільцовано 128 особин 5 видів (*R. ferrumequinum*, *R. hipposideros*, *Plecotus* sp., *B. barbastellus*, *M. mystacinus*). Повернення кілець було на місцях кільцовання [Волох і Кармышев 2001].

### **2.4. Загальна статистика за 1939–1990 рр.**

За весь час дослідження хіроптерофауни в Україні закільцовано більше 4000 особин 15 видів. Основні дані щодо міграцій кажанів в Україні отримано протягом першого періоду кільцовання. З того часу кільцовання проводили несистематизовано, в малій кількості, жоден з напевно перелітних видів (*P. pipistrellus*, *P. nathusii*, *N. noctula* та ін.) не мітився. У табл. 1 наведено сумарні дані щодо кількості закільцеваних кажанів і частоти повторних виловів. Загальний процент повернення кілець є значимим (майже 9 %), проте 8,55 % належать до категорії «переловів» і тільки 0,45 % (17 особин) — до знахідок на віддалі понад 5 км.

## **2. Сучасний стан кільцовання кажанів в Україні**

Сьогодні в Україні для мічення кажанів використовують хіроптерологічні кільця виробництва “Lambournes Manufacture”, люб’язно надані Центром хіроптерологічної інформації (Краков). Використано кільці середнього розміру, з номерами A 00026–00050, A 00101–00125, A 00301–00325, A 01701–01725, A 01801–01900 і написом “Krakow CIC”. Ще кілька сот кілець з тим же написом A00xxx і A01xxx задіяні А. Баштою (дані недоступні).

Кільцовання проведено в 6 областях (Київська, Львівська, Тернопільська, Хмельницька, Чернівецька, Волинська) та у Криму. Дані про закільцеваних кажанів наведено в таблиці 2.

Таблиця 1. Обсяги та результати кільцювання кажанів в Україні у 1939–1990 рр.

	Вид	Загальна кількість	Повернення (кільк. / %)	Перелови (кільк. / %) <sup>3</sup>	Макс. відстань (км.)
	<i>R. ferrumequinum</i>	318	32 / 10,06	29 / 9,12	40
	<i>R. hipposideros</i>	105	3 / 2,86	3 / 2,86	—
	<i>M. schreibersii</i>	1160	76 / 6,55	72 / 6,25	140
	<i>M. blythii</i>	110	2 / 1,82	—	40
	<i>M. myotis</i>	931	86 / 9,24	84 / 9,02	200
	<i>M. daubentonii</i>	60	5 / 8,33	—	200 (?) <sup>4</sup>
	<i>M. mystacinus</i>	1	—	—	—
	<i>P. auritus</i> + <i>austriacus</i>	34	—	—	—
	<i>B. barbastellus</i>	61	2 / 3,28	2 / 3,28	—
	<i>N. leisleri</i>	110	11 / 10	10 / 9,1	80
	<i>N. noctula</i>	644	119 / 17,92	119 / 17,92	—
	<i>P. nathusii</i>	23	1 / 4,35	—	—
	<i>P. pipistrellus</i>	356	17 / 4,78	16 / 4,5	1150
	<i>V. murinus</i>	1	—	—	—
	<i>E. serotinus</i>	81	1 / 4,35	1 / 4,35	—
	Chiroptera gen. sp.	9	—	—	—
	<b>Разом</b>	<b>4003</b>	<b>355 / 8,89</b>	<b>338 / 8,44</b>	

Таблиця 2. Обсяги кільцювання кажанів у сучасний період (дані УЦОК)

№	Вид	Кількість	Місце мічення
1	<i>R. hipposideros</i>	30	Подільські печери, Крим
2	<i>M. bechsteinii</i>	6	Поділля
3	<i>M. daubentonii</i>	22	Київ, Поділля
4	<i>M. brandtii</i>	2	Поділля
5	<i>P. auritus</i>	3	Київ, Подільські печери
6	<i>P. austriacus</i>	1	Крим
7	<i>B. barbastellus</i>	5	Поділля, Крим
8	<i>P. nathusii</i>	11	Шацький національний парк
9	<i>P. pipistrellus</i>	21	Шацький національний парк, Поділля
	<b>Разом</b>	<b>101</b>	

<sup>3</sup> «Переловом» ми вважали знахідки закільцюваних кажанів в тих самих сховищах, де відбувалося мічення або поблизу них (не більше 5 км). До суми не ввійшли дані про кільцювання в Карпатському заповіднику, оскільки такі не збереглися.

<sup>4</sup> В огляді В. Абеленцева та ін. [1968] говориться про знахідку в Умані маркованих у Києві *M. daubentonii* та одночасно відмічається, що «вторично меченні зверкі не попадались».

## Література

- Абеленцев В. И., Колюшев И. И., Крочко Ю. И., Татаринов К. А.** Итоги кольцевания рукокрылых в Украинской ССР за 1939–1967 гг. Сообщение 1 // Вестник зоологии. — 1968, N 6. — С. 59–64. Сообщение 2 // Вестник зоологии. — 1969. — N 2. — С. 20–24. Сообщение 3 // Вестник зоологии. — 1970. — N 1. — С. 61–65.
- Буша И. К.** Современное состояние и история изучения рукокрылых в Латвии // Рукокрылые (Chiroptera). — Москва: Наука, 1980. — С. 106–114.
- Волох А. М., Кармышев Ю. В.** 2000. Кольцевание летучих мышей в Горном Крыму // Вестник зоологии. — 2001. — Том 35. — № 2. — С. 99–101.
- Годлевська Л., Коновал О.** Методи мічення рукокрилих з метою аналізу їх просторової динаміки // Міграційний статус кажанів в Україні. — Київ, 2001. — [ци збірка].
- Каменєва С. П., Панютин К. К.** О перелетах некоторых видов летучих мышей // Охрана природы и озеленение. — Москва, 1960. — N 3. — С. 117–119.
- Каменева С. П., Панютин К. К.** Миграции рукокрылых Европейской части СССР // Вторая научная конференция зоологов пед. институтов РСФСР (15–19 сентября). Тезисы докладов. — Краснодар, 1964. — С. 169–170.
- Колюшев И. И.** Материалы по летучим мышам Закарпатья // Наукovi записки Ужгород. ун-та. — 1958. — Том 31. — С. 27–30.
- Крочко Ю. И.** Миграции рукокрылых Украинских Карпат // Вопросы охраны и рационального использования растительного и животного мира Украинских Карпат. — Ужгород: изд-во Радянське Закарпаття, 1988. — С. 173–179.
- Крочко Ю. И.** Кільцованиння кажанів: злет і згасання інтересу, пошуки альтернатив // Міграційний статус кажанів в Україні. — Київ, 2001. — [ци збірка].
- Курсков А. Н.** Материалы по кольцеванию летучих мышей в Белоруссии // Миграции животных. — Москва: Изд-во АН СССР. — 1962. — Выпуск 3. — С. 21–25.
- Лавров Л. С.** Опыт кольцевания летучих мышей в СССР // Труды бюро кольцевания. — Москва, 1955. — N 8. — С. 157–166.
- Лихачев Г. Н.** Опыт определения возрастного состава популяции ушана и нетопыря Натузиуса (по материалам их мечения) // Миграции животных. — Ленинград: Наука, 1968. — Выпуск 5. — С. 169–181.
- Оводов Н. Д., Стрелков П. П., Денисова Т., Хританков А. В.** Случаи рекордной продолжительности жизни летучих мышей в условиях природы // Рукокрылые (Материалы пятого Всесоюзного совещания по рукокрытым (Chiroptera)). — Пенза, 1990. — С. 96–98.
- Панютин К. К.** Дальнние миграции рукокрылых, окольцованных в Воронежском заповеднике // Миграции животных. — Ленинград: Наука, 1968. — Выпуск 5. — С. 182–184.
- Панютин К. К.** Рукокрылые // Итоги мечения млекопитающих (Выпуск 3). — Москва: Наука, 1980. — С. 23–46. — (Вопросы териологии). — С. 23–46.
- Покиньчереда В., Довганич Я.** Кільцовання рукокрилих в Карпатському заповіднику // Європейська ніч кажанів '98 в Україні. — Київ, 1998. — С. 96–99. — (Праці Теріологічної школи, випуск 1).
- Попов Б. М.** О сезонных миграциях летучих мышей // Природа. — 1941. — N 2. — С. 87–90.
- Стрелков П. П.** Опыт кольцевания рукокрылых на местах зимовок // Материалы первого Всесоюзного совещания по рукокрытым. — Ленинград, 1974. — С. 21–30.
- Татаринов К. А.** Fauna хребетних заходу України. — Львів: Вища школа, 1973. — 257 с.
- Masing M., Poots L., Randla T., Lutsar L.** 50 years of bat-ringing in Estonia: methods and the main results // Plecotus et al. — 1999. — N 2. — P. 20–35.
- Strelkov P. P.** Migratory and stationary bats (Chiroptera) of the European part of the Soviet Union // Acta zoologica cracoviensia. — 1969. — Vol. 14 (16). — P. 393–439.



## КІЛЬЦЮВАННЯ КАЖАНІВ: ДОСВІД ТА ПОШУКИ АЛЬТЕРНАТИВ

Юлій Крочко (Ужгородський державний університет)

**Bat-ringing: experience and search for alternatives. — Julij Krochko.**

### Передмова

Періодичні переміщення — важливий етап у житті кажанів. Як і у птахів, міграції кажанів вивчають шляхом кільцювання. Інтерес до цієї справи на Україні зародився у 1939 р. завдяки ініціативі Б. Попова. Війна припинила цю роботу, проте вже 1947 р. кільцювання кажанів відновлено завдяки зусиллям В. Абеленцева. З цього часу географія пунктів кільцювання кажанів була розширеня Закарпатською областю. Організатором цієї справи був завідувач кафедрою зоології Ужгородського університету І. Колюшев.

В 1957 р. в роботу по кільцюванню активно включився і автор цих рядків, який разом з гуртківцями-зоологами проводив цю роботу до середини 80-х. За цей час нами накопичено великий досвід з кільцювання, і тут викладено деякі думки щодо перспектив розвитку цієї справи в Україні.

### Кільцювання: здобування даних чи травмування тварин

З середини 1970-х років роботи по кільцюванню кажанів стали згоррати. Основна причина цього — низька якість кілець. Усім відомо, що в Радянському Союзі кільцювання кажанів проводили дрібносерійними алюмінієвими пташиними кільцями. Низькоякісне заводське штампування кілець призводило до того, що їх краї були із зазубнями. Такі кільця, як би обережно їх не кріпили, завжди призводили до пошкодження літальної болоні, шкіри чи м'язів передпліччя. Все це спричиняло незручності і біль тварині, яка, намагаючись звільнитись від кільця, часто гризла його, в результаті чого кільце сплющувалось, в'їдалося у м'язи і викликало запальні процеси.

Варто подумати про те, що кільця для кажанів повинні відрізнятися від пташиних: у кажана кільце надіте на передпліччя, що при інтенсивній роботі крил завдає великих незручності. До того ж у кажанів з міцною зубною системою (великий підковоніс, велика нічниця, руда вечірниця, пізній кажан) прочитати номери кілець стає неможливим, і свою функцію кільце втрачає. Безумовно, це не масові явища, але причиною загибелі не одного кажана стали низькоякісні кільця. Кільця слід робити зручнішими, загинаючи їх краї у вигляді «п'ятки» або переходити на інші методи мічення.

Великої шкоди окремим колоніям і популяції загалом в містах інтенсивного мічення завдало кільцювання кажанів під час зимової сплячки. Для того, щоби закільцовувати кажана, його беруть до рук, порушуючи тим самим процес сплячки. Такі раптові переривання ходу сплячки супроводжуються зміною фізіологічного стану організму, а у пошуках «свого місця» у сховищі тваринки витрачають чимало енергії.

Як бути далі: перейти до якісного виготовлення кілець чи до нових методик мічення. Великомасштабне виготовлення якісних кілець зараз є нереальним, оскільки воно дороге. Виготовлення же великих серій кілець кустарним методом вимагає великих матеріальних затрат і часу. Настав час підійти до питання подальшої роботи по міченню кажанів.

## У пошуках альтернативних підходів

Нам здається, що кільцювання, як процес мічення, свою популярність вже втратило. Ми живемо у вік електронної техніки, яка з року в рік розвивається, і варто подумати про нові методи дослідження. Адже знайшли можливим використання інфрачервоної оптики та детекторів для виявлення сховищ і видового складу кажанів. В нашему університеті успішно використовують для огляду щілин та дупел ендоскопи з медичного приставки «ОЛІМПІК», який має гнучкий склопластиковий рукав із джерелом світла.

Роботи в пошуках нових методів мічення слід проводити в напрямку пошуку таких, що не загрожують здоров'ю тварин. Одним з них може бути маркування стійким фарбником на криловій болоні. Ці позначки можуть нести тут ж інформацію, як і кільца, мати індивідуальний номер і код центру мічення. Біофізики та електронщики могли б виступити ініціаторами електронного маркування, результати якого можна читати пристроями.

Для осілих видів кажанів, які здійснюють незначні переміщення, можна робити мічення стійкими фарбами у вигляді крапок на передпліччі або інших ділянках тіла. Окремі колонії чи поселення можна мітити різною кількістю крапок або різними кольорами. І тут чималі можливості дасть використання нових технічних засобів з мікроелектронікою.

## Повернемося до ідеї створення центру мічення

Дотепер накопичилось чимало праць по кільцеванню кажанів в Україні. Основними є праці Б. Попова [1941], В. Абеленцева [1950], В. Абеленцева і Б. Попова [1956], І. Колюшева [1958], В. Абеленцева, І. Колюшева, Ю. Крочка і К. Татаринова [1968–1970], Ю. Крочка [1988], в яких наведено чимало цікавого про міграції кажанів за період 1939–1980 років. Найбільш інтенсивно проводили кільцевання до 1970 р. За цей час в Україні окільцевано 3875 особин 15 видів кажанів, і ці дані ще вимагають аналізу<sup>5</sup>.

Нажаль, ми не володіємо ситуацією по кільцеванню кажанів в Україні в останні роки, оскільки дотепер не створено Центр мічення кажанів<sup>6</sup>. Роботи по кільцеванню можуть бути плідними тільки тоді, якщо в Україні будуть розроблені єдині засади і методика мічення тварин, налагоджена робота з поставки зацікавленим особами засобів мічення та чітка звітність за роботу. Варто провести нараду хіроптерологів і всіх зацікавлених осіб, де був би вироблений єдиний підхід до цієї справи. Адже виготовлення окремими особами кілець кустарним шляхом без їх централізованого обліку не становить наукової цінності, а, навпаки, вносить дезінформацію і хаос у важливу справу дослідження міграцій тварин.

## Література

- Абеленцев В. И.** О летучих мышах Закарпатской и других западных областей УССР // Наукові записки Київського державного університету. — 1950. — Том 9, випуск 6. — С. 59–74.
- Абеленцев В. И., Колюшев И. И., Крочко Ю. И., Татаринов К. А.** Итоги кольцевания рукокрылых в Украинской ССР за 1939–1967 гг. Сообщ. 1 // Вестн. зоологии. — 1968, N 6. — С. 59–64. Сообщ. 2 // 1969. — N 2. — С. 20–24. Сообщ. 3 // 1970. — N 1. — С. 61–65.
- Абеленцев В. И., Попов Б. М.** Ряд рукокрилі, або кажани — Chiroptera // Fauna України. — Київ: Вид-во АН УРСР, 1956. — Том 1 (Ссавці), випуск 1. — С. 229–446.
- Колюшев И. И.** Материалы о летучих мышах Закарпатья // Научные записки Ужгородского государственного университета (Серия биол.). — 1958. — Том 32.
- Крочко Ю. И.** Миграции рукокрылых Украинских Карпат // Вопросы охраны и рационального использования растительного и животного мира Украинских Карпат. — Ужгород: Изд-во Радянське Закарпаття, 1988. — С. 173–179.
- Попов Б. М.** О сезонных миграциях летучих мышей // Природа. — 1941. — № 2. — С. 87–90.

<sup>5</sup> Одними з найбільш часто кільцеваних кажанів були *Miniopterus* та *Myotis*. До 1970 р. окільцевано, відповідно, 1160 та 1101 особин, про що далі наведено окремі повідомлення.

<sup>6</sup> Огляд обсягів кільцевання кажанів тепер підготовлено Л. Годлевською (див. вище). Ідея створення центру неодноразово ініціювалась львівськими колегами, проте вона дотепер не плідна, оскільки обсяги такої роботи мізерні, а практична допомога від такого центру ніяк не буде залежати від попиту на кільца та супутню інформацію. — Прим. ред.



## МИГРАЦИОННАЯ АКТИВНОСТЬ РУКОКРЫЛЫХ В ПЕРИОД ГИБЕРНАЦИИ

Томаш Постава (Институт систематики и эволюции зверей, Краков)

**Migration activity of bats during hibernation.** — Tomasz Postawa. — Investigation of migrant activity of bats was carried out in the cave "Pod Sokolą Góra" during 30 days of middle winter. Automatic census of flying bats by the crossing of control contour established in the cave entrance as well as temperature dynamics was making using infrared rows and loggers "OSNET". Average level of internal migrant activity was about 5 to 15 crossing of entrance, that make about 10 % from about 140 bats hibernated in the cave.

### Введение

Фауна умеренных широт характеризуется не только сезонными миграциями рукокрылых, но и тем, что значительная часть населения рукокрылых остается здесь за зимовку. Зимовка (гибернация) у рукокрылых — это не постоянный сон, а особый способ переживания неблагоприятных условий при минимальных затратах энергии по поддержания метаболизма.

Изучение динамики формирования и исчезновения зимовочных скоплений, проведенное нами в пещере «Под Сокола Гура», показало, что численность скоплений непрерывно меняется даже в постоянно морозный период [Postawa 2001]. Последнее предполагает высокую миграционную активность рукокрылых не только внутри убежища, но и между убежищами в течение всего периода их зимовки [Kuipers & Daan 1970].

### Техника исследования

Исследование зимней миграционной активности проведено в одном из типичных районов формирования зимовочных скоплений рукокрылых. Модельным объектом выбрана пещера «Верчица», расположенная на Краковско-Честоховской возвышенности. В течение 30-дней, с 19 января по 19 февраля

(2001 г.) вход в пещеру контролировали специальной системой. Для этого на входе в пещеру, в метре от поверхности, смонтирован электронный счетчик, фиксирующий пересечение хода в любом направлении с чувствительностью частоты пересечения учетной линии около 0,01 с.

«Учетной линией» был пластиковый контур, по размеру соответствующий листу формата А3. Этот экран был единственным просветом, через который животные могли преодолеть вход в пещеру. Для автоматической записи параметров использованы логеры (записывающие устройства) модели EVENT фирмы OSNET (США). В системе контроля использовано автономное питание напряжением 12 вольт и фотоэлементы с инфракрасным световым лучом. Автоматический контроль температуры воздуха проводился перед входом в пещеру и в трех пунктах внутри пещеры 4 раза в сутки.

Таблица 1. Состав зимовочного скопления рукокрылых в исследованной пещере

Вид (в порядке доминирования)	Особей	Доля
<i>Myotis nattereri</i> — ночница реснитчатая	50–70	~ 45–50 %
<i>Myotis myotis</i> — ночница большая	30–50	~ 25–35 %
<i>Myotis daubentonii</i> — ночница водяная	10–15	~ 8–12 %
<i>Myotis mystacinus</i> — ночница усатая	5–10	~ 3–7 %
<i>Rhinolophus hipposideros</i> — подковонос малый	2–5	~ 1–3 %
<i>Myotis emarginatus</i> — ночница трехцветная	0–1	~ 0–1 %

## Полетная активность

Результаты анализа полученных данных показали высокую полетную активность рукокрылых по время зимовки. Эта полетная активность проявлялась в частых и неслучайных перемещениях рукокрылых через входную часть пещеры. В среднем за сутки регистрировалось около 5–15 пересечений экрана при общей численности зимовочного скопления около 140 особей 6 видов рукокрылых (табл. 1). Отсюда следует, что в течение суток до 10 % зимовочного скопления рукокрылых вылетает за пределы пещеры или прибывает из смежных убежищ. Никакой связи полетной активности с днями недели не отмечено, хотя известно, что в выходные дни и в зимние каникулы в этом пещерном районе частота посещения пещер туристами повышается.

Активность животные имела выраженную суточную динамику. Ее максимум приходится на вечерние часы, примерно в 16–17 часов местного времени, т. е. после наступления темноты. В это время суток температура воздуха на несколько градусов выше среднесуточной, и это время (сумерки) в целом соответствует активности рукокрылых в другие сезоны года.

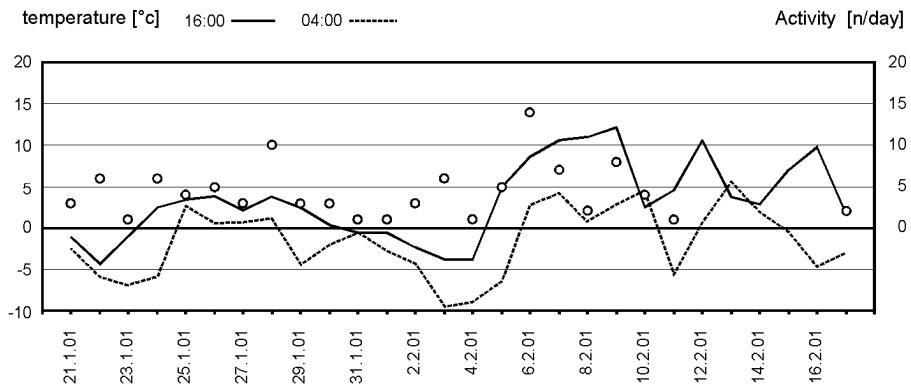


Рис. 1. Динамика полетной активности рукокрылых на входе в пещеру в течение 30 дней наиболее морозного периода зимовки. [Dynamics of flying activity of bats in cave entrance during 30 days with most cool outdoor conditions].

Однако это лишь повышение активности, а не единственное время ее проявления: в ходе эксперимента полетная активность регистрировалась в течение всех суток. Визуальные наблюдения позволяют предположить, что общая активность, регистрируемая приборами, определяется, прежде всего, миграциями мелких видов ночных (*Myotis nattereri*, *M. daubentonii*, *M. mystacinus*), тогда как большие ночные (*M. myotis*) и подковоносы (*Rhinolophus hipposideros*) своих насестов практически не меняют, и их полетная активность минимальна даже в пределах одного убежища.

## Факторы динамики

В целом миграционная активность рукокрылых в ходе эксперимента оставалась на одном уровне, однако, существует некоторая связь этой активности с ходом температур. Эта связь является зеркальной, и в дни понижения температуры активность возрастила (рис. 1). Последнее происходило с некоторой задержкой, которая позволяет считать, что полетная активность вызывается изменением температуры вне пещеры.

Важно отметить, что в самой пещере условия зимовки постоянны: в течение всего опыта температура воздуха здесь составляла около 7,6 °C, а относительная влажность — около 100 %. Внешняя температура в это же время изменялась от -9 до +12 °C, что, видимо, и являлось главным фактором изменения миграционной активности рукокрылых. Причину этого можно видеть в ухудшении условий зимовки в соседних убежищах, большинство из которых

представляют собой относительно небольшие подземные полости с неустойчивым микроклиматом, сильно зависимым от внешних условий.

## **Динамика зимовочных скоплений как закономерность**

Полученные данные позволяют заключить, что зимовочные скопления рукокрылых — это динамичная система, активно реагирующая на изменения внешних условий. В ходе зимовки происходят не только перемещения рукокрылых в пределах убежища, но и миграции из одних убежищ в другие. Такие миграции в ходе зимовки позволяют рукокрылым, особенно холодолюбивым видам, перемещаться из убежищ с ухудшившимися условиями зимовки в убежища с более стабильными условиями. Именно такой миграционный поток приводит к закономерному увеличению зимовочных скоплений рукокрылых в пещерах в наиболее холодные периоды зимовки.

С другой стороны, постоянная миграционная активность — как изо дня в день, так и в течение суток, позволяет рукокрылым контролировать суточный и сезонный ритм, что невозможно делать в условиях подземелья с постоянными микроклиматическими условиями и отсутствием света. Такая «калибровка» ритма является основой поддержания суточного ритма популяционной активности, с одной стороны, и контроля динамики внешних условий, с другой. Такой контроль важен для своевременного прекращения зимовки и перехода к активному периоду жизни весной. Он же, по-видимому, и является причиной частых появленияй животных вне убежищ во время оттепелей.

## **Литература**

- Kuipers B., Daan S.** “Internal migration” of hibernating bats: response to seasonal variation in cave microclimate // Bijdragen tot de Dierkunde. — Amsterdam, 1970. — Vol. 40, N 1. — P. 51–55.
- Postawa T.** A cave microclimate as modeled by external climatic conditions and its effect of a hibernating bat assemblage: a case of the "Pod Sokolą Góra" cave // Region // Woloszyn B. W. (ed.). Proceedings of the VIII<sup>th</sup> European Bat Research Symposium. — Krakow: PLATAN Publ. House, 2000. — Vol. 1. — P. 199–217.