

**НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ  
ІНСТИТУТ ЗООЛОГІЇ ім. І.І. ШМАЛЬГАУЗЕНА**

**ВЛАЩЕНКО Антон Сергійович**



УДК 599.0-19.42.32.426. 502.574.3

**ЛІСОВІ ВИДИ РУКОКРИЛИХ (CHIROPTERA: MAMMALIA) СХІДНОЇ ЄВРОПИ В  
УМОВАХ АНТРОПОЦЕНУ: МОНІТОРИНГ ТА ПРИРОДООХОРОННИЙ  
МЕНЕДЖМЕНТ**

03.00.08 – зоологія

**АВТОРЕФЕРАТ**

дисертації на здобуття наукового ступеня  
доктора біологічних наук

Київ - 2021

Дисертацією є рукопис.

Робота виконана в Харківському національному педагогічному університету імені Г.С. Сковороди (м. Харків).

- Науковий консультант:** доктор біологічних наук, старший науковий співробітник  
**Дзевєрін Ігор Ігорович**  
Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України,  
завідувач відділу еволюційної морфології
- Офіційні опоненти:** доктор біологічних наук, професор,  
**Рековець Леонід Іванович**  
Природничий університет м. Вроцлав (Польща),  
професор кафедри екології хребетних і палеонтології
- доктор біологічних наук, професор,  
**Волох Анатолій Михайлович**  
Таврійський державний агротехнологічний університет  
імені Дмитра Моторного,  
професор кафедри геоекології та землеустрою
- доктор біологічних наук, професор,  
**Серебряков Валентин Валентинович**  
КВНЗ «Вінницька академія безперервної освіти»,  
професор кафедри екології, природничих та  
математичних наук

Захист дисертації відбудеться «20» квітня 2021 року о 10-00 годині на засіданні спеціалізованої вченої ради Д 26.153.01 Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України за адресою: 01030, м. Київ, вул. Богдана Хмельницького, 15.

З дисертацією можна ознайомитись у науковій бібліотеці Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України (м. Київ, вул. Богдана Хмельницького, 15).

Автореферат розісланий «19» березня 2021 р.

Вчений секретар  
спеціалізованої вченої ради

Д 26.153.01, канд. біол. наук



Ю. К. Куцоконь

## ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

**Актуальність теми.** Сучасна геологічна епоха – антропоцен, є періодом, який можна охарактеризувати як час безпрецедентно швидких темпів змін у навколишньому середовищі, спричинених діяльністю людства (Waters et al., 2016; Zalasiewicz et al., 2019). Три ключові фактори цих змін це: глобальне потепління, урбанізація та деградація природного середовища. Ці фактори, а особливо два останніх, негативно впливають на біологічне різноманіття Землі та змушують тварин або пристосовуватися, та відтворювати чисельність популяцій (Radchuk et al., 2019), або призводить до їхнього швидкого вимирання. Однак деякі види хребетних тварин помірних широт, що здатні до активного польоту (комахоїдні птахи та рукокрилі), можуть отримувати користь від глобального потепління та освоєння урбанізованих ландшафтів, сформованих на місці природних середовищ (Ильин, 2000; Lundy et al., 2010; Godlevska, 2015; Sachanowicz et al., 2018).

Рукокрилі, або кажани (Chiroptera), залишаються найменш вивченими ссавцями у більшості регіонів Землі. Багато видів із них знаходяться під загрозою зникнення та мають пріоритетний природоохоронний статус (Frick et al., 2016; 2019). Вперше дослідники та природоохоронці звернули увагу на проблему зменшення чисельності популяцій рукокрилих у країнах західної Європи у 1970-і (Stebbing, 1988; Battersby, 2010; Racey, 2013). У наступні 20-30 років, до кінця 2000-х, майже в усіх країнах Європейського континенту були підписані угоди щодо охорони популяцій рукокрилих та впроваджені практичні заходи щодо їхньої охорони (Battersby, 2010; Voigt & Kingston, 2016). У XX сторіччі загальний перелік загроз, що негативно впливають на європейські види рукокрилих і призводить до зменшення чисельності популяцій, а також локального вимирання видів, складався з таких факторів як деградація природних біотопів, промислове забруднення, пряме знищення рукокрилих людьми (Stebbing, 1988; Mickleburgh et al., 2002). У XXI сторіччі до цього переліку додалися ще загибель на об'єктах інфраструктури (швидкісні автомагістралі та вітрові електростанції) (O'Shea et al., 2016) та масова загибель від інфекції, що випадково поширена людиною (синдром білого носу у США) (Blehert et al., 2009). Нова потенційна загроза для комахоїдних видів рукокрилих - це зменшення чисельності комах великих розмірних класів у світовому масштабі (Hallmann et al., 2017; Sanchez-Bayo and Wyckhuys, 2019). Незважаючи на значний перелік загроз для популяцій рукокрилих існують приклади відновлення або навіть збільшення чисельності видів та швидкого розселення на нові території. Наприклад, завдяки заходам з охорони рукокрилих у країнах Європейського Союзу лише за 20 років, до 2020 р., зафіксовано відновлення чисельності деяких європейських видів рукокрилих та їхніх локальних природних популяцій (Van der Meij et al., 2014; Froidevaux et al., 2017; Kokurewicz et al., 2019). Для інших видів описані приклади зростання чисельності на території Євразії та швидкого просування меж їхніх ареалів на сотні та навіть тисячі кілометрів (Sachanowicz et al., 2006; Hukov et al., 2020).

На відміну від іншої групи літаючих хребетних – птахів, для рукокрилих значно менше детально описаних прикладів і багаторічних моніторингових програм. Тому рукокрилі здебільшого залишаються поза великими оглядами щодо адаптації тварин до умов антропоцену та зміни клімату (напр.: Radchuk et al., 2019). У цій роботі на основі даних багаторічного моніторингу та досліджень рукокрилих, що охоплюють території декількох країн Східної Європи, ми намагаємося продемонструвати, в яких ландшафтах відбуваються найбільш швидкі зміни видового складу та чисельності популяцій лісових видів рукокрилих, а в яких ці показники залишаються стабільними.

У цій дисертаційній роботі поєднані результати активних польових досліджень і моніторингу рукокрилих у лісових та урбанізованих ландшафтах, а також сучасних лабораторних методів і методів аналізу даних.

**Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами.** Дисертація виконана ініціативно, а також у рамках науково-дослідних тем з державною реєстрацією: «Дослідження умов існування і популяційної структури кажанів (Chiroptera, Mammalia) в Східній Європі» (НДР: 0114U004383) (2014–2017 рр.), та «Моніторинг рідкісних та ключових видів, рідкісних та типових угруповань живих організмів у лісових екосистемах лівобережного лісостепу» (НДР: 0114U007184) (2014–2019 рр.), «Вивчення механізмів підтримання біорізноманіття на різних рівнях організації біологічних систем» (НДР: 0119U 002295 (2017-2022 рр)).

Окремі етапи роботи виконано в рамках проектів, підтриманих міжнародними природоохоронними та українськими благодійними та дослідницькими фондами, а саме: 2006–2007 рр., “Key Role of Bat Hibernation Sites in Deep Rock Crevices for Their Conservation on a Territory without Natural Caves, North-eastern Ukraine” за підтримки Scholarship Program of The Bat Conservation International (USA); 2007–2008 рр. “Kharkov Bat Education Programme” за підтримки Global Grassroots Bat Conservation Fund of Bat Conservation International (USA); 2009 р. “Radioecology of Bats in Chernobyl Exclusion Zone” за підтримки Centre for Ecology and Hydrology, Natural Environment Research Council (UK), project 5/LA/0589; 2010–2011, 2012–2014, 2017–2018 рр., “Conservation and monitoring of *Nyctalus lasiopterus* in the Eastern Part of the species distribution range” за підтримки Rufford Small Grants for Nature Conservation (UK); 2010 р., "Development of new system of summer bat population monitoring on the territory of nature reserves of Ukraine" за підтримки Bat Conservation International та Sigma Xi (Grants-in-Aid of Research Program); 2010 р., “Estimation of Impact of Wind Energy Turbines on Migration Bats in the South of Ukraine, the Pilot Project” за підтримки Global Grassroots Bat Conservation Fund of Bat Conservation International (USA); 2010–2011 рр “Fauna of bats as an indicator of the most valuable natural complexes in Chernobyl Exclusion Zone worthy of legislative protection” за підтримки Rufford Small Grants for Nature Conservation (UK); 2010–2011 рр. “Bats and Fungi in the Eastern Europe: the first step for WNS signs search in the territory” за підтримки The Youth Activity Fund of the Explorers Club (USA); 2011–2012 рр. “The International Year of Forests in the Northeastern Ukraine: Establishing of Long-Term Program on Forest Biodiversity Conservation” за підтримки Rufford Small Grants for Nature Conservation (UK); 2013–2014 рр. “*Nyctalus lasiopterus* in the Eastern Europe: inventory of current status, proposals to revise the species status in IUCN Red List and conservation Hungary, Ukraine, Russia” за підтримки EUROBATS Projects Initiative; 2014 р. “Trans-border collaboration in bat migration research in Eastern Europe and the Black Sea region” за підтримки EUROBATS Projects Initiative; 2013–2014 рр. “Kharkov bat education program, Ukraine II” за підтримки EUROBATS Projects Initiative; 2012 р. “Bat Migration and Development of Wind Energy in Ukraine” за підтримки Bat Conservation International (USA); 2010–2015 рр. “iBats Ukraine” (Indicator Bats Programme) (coordinator of Kharkiv region) за підтримки The Darwin Initiative (UK); 2015–2016 рр. “Shared House: Development of Long-Lasting Conservation Strategy of Urban Bat Habitats in Developing Countries of the Eastern Europe” за підтримки Rufford Small Grants for Nature Conservation (UK); 2017–2018 рр. “Bats across borders: study of south-eastern bat migration way in Eastern Europe” за підтримки EUROBATS Projects Initiative (EU); 2017 р. “Nocturnal noshing – become fat and happy: pre-hibernation foraging activity of *Nyctalus noctula* bat in a new hibernation region» за підтримки British Ecological Society (UK); 2013–2020 рр. проект

Центр реабілітації рукокрилих Фельдман Екопарк за підтримки Міжнародного благодійного фонду «Фонд Олександра Фельдмана».

**Мета та завдання дослідження.** Мета роботи – оцінити структуру популяцій лісових видів рукокрилих Східної Європи в умовах антропоцену в контексті розробки заходів із їхньої охорони.

Для досягнення мети було поставлено такі завдання:

- 1) визначити видовий склад і особливості структури угруповань рукокрилих лісових ландшафтів Східної Європи;
- 2) провести інвентаризацію місць зимівлі лісових видів рукокрилих Північного-Сходу України та впровадити систему моніторингу;
- 3) дослідити видовий склад і особливості сезонної динаміки угруповань рукокрилих урбанізованих ландшафтів (на прикладі міста Харкова);
- 4) охарактеризувати закономірності просторового розміщення статеві-вікових груп лісових видів рукокрилих Східної Європи в різні сезони року, та описати популяційну динаміку (на прикладі *N. noctula*);
- 5) дослідити території та місця сезонних міграцій рукокрилих на території країн Чорноморського басейну (Україна, Румунія, Туреччина, Грузія);
- 6) оцінити видовий склад і біомасу комах, якими живляться модельні види рукокрилих (для території Харківської області);
- 7) оцінити існуючі та потенційні загрози популяціям лісових видів рукокрилих Східної Європи в умовах антропоцену;
- 8) розробити програму моніторингу й охорони рукокрилих у містах України та оцінки патогенів, які поширюють ці ссавці.

*Об'єкт дослідження* – лісові види рукокрилих Східної Європи.

*Предмет дослідження* – видовий склад, поширення, структура угруповань, популяційна структура, сезонні міграції рукокрилих та перспективи їхнього збереження в умовах антропоцену.

*Методи дослідження* – загальноприйняті польові зоологічні та екологічні методи збору даних, статистична обробка даних та візуалізація у програмах ГІС, лабораторні методи аналізу важких ізотопів водню, генетичні методи ідентифікації живих організмів, методи ідентифікації патогенів.

**Наукова новизна одержаних результатів.** Вперше системно досліджено та описано характеристики угруповань рукокрилих лісових та урбаністичних ландшафтів, а також сезону динаміку змін у структурі цих угруповань для території України та Росії. Підтверджено гіпотезу П.П. Стрелкова (1997) щодо значущості лісових ландшафтів Східної Європи для відтворення популяцій мігруючих видів рукокрилих Східної та Центральної Європи. Вперше отримано та проаналізовано результати багаторічного моніторингу чисельності рукокрилих у зимових скупченнях для території Східної України.

Вперше для екосистем листяних лісів Східної України оцінено взаємозв'язки структури ландшафтів та лісових біотопів зі складом угруповання та щільністю населення рукокрилих.

Виявлено, які види рукокрилих зі складу фауни Східної Європи найбільш успішно адаптуватися до змінених ландшафтів антропоцену, та навпаки, показано, які лісові види зберігають стабільні мікро-популяції лише у добре збережених у природному стані лісових масивах. Встановлено сезонні зміни у видовому складі та щільності популяцій рукокрилих у різних ландшафтах: з'ясовано, що міста (урбаністичні ландшафти) є центрами змін

видового складу та популяційної структури цих тварин у багаторічній динаміці, проте ці ландшафти не забезпечують достатню кількість кормових об'єктів рукокрилих (комах) і не є центрами розмноження більшості видів.

Завдяки впровадженню системи мічення (кільцювання) та подальшого моніторингу рукокрилих, вперше для території сучасної України отримані дані щодо вікової та просторової структури популяції цих тварин.

Уперше для території Східної Європи запроваджено такі сучасні методи наукових досліджень, як 1) використання стабільних ізотопів водню (для дослідження популяційної структури й популяційної динаміки) та 2) метабаркодинг для аналізу складу живлення рукокрилих.

На основі отриманих результатів експерименту зі штучного годування рукокрилих у неволі розроблена оцінка потенційного споживання біомаси комах рукокрилими, у природному середовищі. Вперше для території України показано, що обсяги споживання (для чотирьох видів рукокрилих) на рівні однієї області становлять від 30 до 400 тонн комах щорічно. Розрахований нами коефіцієнт конверсії маси диких комах до маси посліду обґрунтований для подальшого широкого застосування.

Оновлено наукові дані щодо шляхів міграції рукокрилих у регіоні Чорного моря, показана відносна кількість дальніх мігрантів і осілих особин для модельного виду *N. noctula* на основі аналізу стабільних ізотопів водню.

Показано важливість розвитку зоозахистного руху для збору наукових даних щодо поширення самих рукокрилих і патогенів, яких поширюють ці ссавці.

**Практичне значення одержаних результатів.** Отримані в ході дослідження матеріали використані під час підготовки «Проекту організації території національного природного парку «Гомільшанські ліси», охорони, відтворення та рекреаційного використання його природних комплексів й об'єктів» (Затверджено наказом Міністерства охорони навколишнього природного середовища України № 478 від 28.11. 2011). Результати, отримані на природно-заповідних територіях, включені в Літописи природи об'єктів ПЗФ України та прилеглих країн: НПП «Гомільшанські ліси» (2008, 2011, 2014 рр.), НПП «Галицький» (2010 р.), НП «Смоленське Поозер'я» (2010, 2013 р.), Заповідник «Брянський ліс» (2013 р.), Воронезький заповідник (2013 р.), Окський заповідник (2013 р.), НПП «Великий луг» (2010, 2011, 2014 рр.), Чорноморський заповідник (2010 р.), НПП «Голосіївський» (2011 р.), Природний заповідник «Горгани» (2011 р.), НЗ «Острів Хортиця» (2017 р.). Результати також використані під час розробки, обґрунтування та створення таких об'єктів ПЗФ України як: НПП «Слобожанський», НПП «Дворічанський», Чорнобильського біосферного заповідника та заповідного урочища «Яремівське».

За результатами проектів (2011–2015 рр.) щодо інвентаризації статусу *N. lasiopterus* у Східній Європі зібрано дані для обґрунтування зміни природоохоронного статусу цього виду рукокрилих за класифікацією Міжнародного союзу охорони природи (IUCN). У 2016 році статус виду змінено з «потенційно під загрозою» (Near Threatened) на «уразливий» (Vulnerable A4c; C2a(i)) (Alcalde et al., 2016).

Результати роботи включені до практичних посібників з польової практики студентів біологічного факультету Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна (Атемасова та ін., 2008; 2019).

Запропоновано та удосконалено методiku організації порятунку кажанів у містах, яку реалізовано у проекті «Центр реабілітації рукокрилих Фельдман Екопарк» (ЦРР ФЕ) у Харкові, що дало змогу врятувати та повернути у природне середовище понад 12000 особин рукокрилих у населених пунктах України.

За результатами міжнародного проекту “Trans-border collaboration in bat migration research in Eastern Europe and the Black Sea region” за участю автора розроблено та впроваджено алгоритм роботи вітрової електростанції (Румунія) з обмеженням включення турбін за швидкості вітру нижче 6,5 м/с, що дало змогу зменшити загибель кажанів під час міграції на 78 % (Măntoiu et al., 2020).

**Особистий внесок здобувача.** Дисертація є власною науковою працею здобувача, яка підсумовує матеріал, зібраний самостійно на 85 %, у період з 1999 по 2020 рр.. Загалом у зборі первинного матеріалу задіяно більше 30 людей (співробітники різних установ, студенти, юннати, волонтери). Планування досліджень, аналіз отриманих даних і їхня інтерпретація, а також обробка літературних даних проведені автором самостійно. Особисто проведені експедиції зі збору польового матеріалу до таких об'єктів ПЗФ як: НПП «Гомільшанські ліси», урочище «Яремівське», НПП «Галицький», НП «Смоленське Поозер'є» (2010, 2013 рр.), Воронезький заповідник (2013 р.), Окський заповідник (2013 р.), НПП «Великий луг» (2010, 2011, 2014 рр.), Чорноморський заповідник (2010 р.), НПП «Голосіївський» (2011 р.), НЗ «Острів Хортиця» (2017 р.) та в інші природні території та об'єкти. Автор особисто організував і брав участь у експедиціях на територіях 6 країн (Україна, Росія, Грузія, Туреччина, Румунія, Угорщина). Загалом біометрично оброблено понад 30000 рукокрилих 32 видів.

Робота виконувалася на базі Харківського національного педагогічного університету імені Г.С. Сковороди, ХНУ імені В.Н. Каразіна, НПП «Гомільшанські ліси», Центру реабілітації рукокрилих Фельдман Екопарку (ЦРР ФЕ), ННЦ «Інститут експериментальної та клінічної ветеринарної медицини», Інституту Зоопарків та вивчення дикої природи Лейбніцівської асоціації (Берлін, Німеччина), Ягеллонського університету (Краків, Польща) та Грейфсвальдського університету (Грейфсвальд, Німеччина).

Аналіз стабільних ізотопів гідрогену проведено в Інституті Зоопарків і вивчення дикої природи Лейбніцівської асоціації (Берлін, Німеччина) у відділі еволюційної екології, під керівництвом доктора К. Фокта (PD Dr. Voigt, Christian) та за участю К.О. Кравченко

Дослідження вірусних, бактеріальних і грибних патогенів рукокрилих проведено у ННЦ «Інститут експериментальної та клінічної ветеринарної медицини» (Харків, Україна) під керівництвом д.в.н. Д.В. Музики), Інституту Зоопарків і вивчення дикої природи Лейбніцівської асоціації (Берлін, Німеччина) та в Університеті міста Печ (Печ, Угорщина).

Аналіз складу живлення рукокрилих проводили у лабораторіях Центру еволюційної гомогеноміки Університету Копенгагена (Данія) – керівник д-р А. Альберті, та Берлінському центрі досліджень геноміки для біорізноманіття (Німеччина) – керівник д-р К. Маззоні.

Побудова математичних моделей, модифікації статистичних методів і геоінформаційний аналіз здійснено спільно із К.О. Кравченко, д-р В. Радчук, к.б.н. Є.О. Яцюком, М.А. Моїсеєнко за активної участі автора в інтерпретації результатів.

Гіпотезу щодо причин змін міграційного статусу *N. noctula* сформульовано та протестовано у співавторстві із К.О. Кравченко (Kravchenko et al., 2020).

**Апробація результатів дисертації.** Основні положення роботи представлено на понад 40 міжнародних (Польща, Румунія, Німеччина, Бельгія, Чехія, Росія, Україна) та національних наукових і науково-практичних конференціях, міжнародних семінарах і внутрішніх семінарах українських (ХНУ імені В.Н. Каразіна, 2012–2018 рр.; ЛНУ імені І. Франка, 2016 р.; ПНУ імені В. Стефаніка, 2016 р.), німецьких (Інститут вивчення Дикої природи та зоопарків, 2018 р. Берлін; Грейфсвальдський університет, 2019 р., Грейфсвальд) і польських (Ягеллонський університет, 2019 р., Краків) наукових установ.

Основні конференції – це XV і XVI міжнародні Теріологічні школи-семінари (Україна, Канівський природний заповідник, 2008 р.; Поліський природний заповідник, 2009 р.); III міжнародна конференція молодих науковців «Біологія: від молекули до біосфери» (Україна, Харків, 2008 року); XV Міжнародна конференції з вивчення рукокрилих (Чеська Республіка, Прага, 2010 р.); X Всеросійська нарада з рукокрилих (Росія, Пенза, 2010 р.); XXII Загальнопольська конференції з рукокрилих (Польща, Криніца-Здруй, 22-24 березня 2013 р.); Конференція молодих дослідників-зоологів присвячена 200-літтю з дня народження К.Ф. Кеслера (Україна, Київ, 2015 р.); Міжнародна наукова конференція з букових пралісів (2-9 червня 2013 р., Львов, Україна); I Загальнопольська Конференція «Молодих вчених теріологів» (25–26 травня 2013 р., Вроцлав, Польща); III Міжнародна нарада з рукокрилих у Берліні (International Berlin Bat Meeting: Bats in the Anthropocene) (1-3 березня 2013, Берлін, Німеччина); XXIII Загальнопольська конференція з рукокрилих (28-30 березня 2014, с. Сипнево, Польща); Міжнародна нарада з рукокрилих у Берліні (International Berlin Bat Meeting “Movement Ecology of Bats”) (13–15 березня 2015 р., Берлін, Німеччина); II Загальнопольська конференція «Молодих вчених теріологів» (23-24 травня 2015, Вроцлав, Польща); I Польсько-український теріологічний семінар (1-3 лютого 2016, Познань, Польща); IV Загальнопольська конференція «Молодих вчених теріологів» (29 травня 2016 р., Вроцлав, Польща); Міжнародний симпозіум по впливу світлового забруднення на рукокрилих (International Symposium on the Effects of Light Pollution on Bats) (23–24 листопада 2016 р., Берлін, Німеччина); Загально-німецька конференція з вивчення рукокрилих (Tagung Deutscher Fledermausforscher) (6–8 січня 2017 р., с. Валлендар, Німеччина); V Міжнародна нарада з рукокрилих у Берліні (International Berlin Bat Meeting: Are bats special?) (24–26 лютого 2017 р., Берлін, Німеччина); V Загальнопольська конференція «Молодих вчених теріологів» (18–21 травня 2017 р., Познань, Польща); XXVI Загальнопольська конференція з рукокрилих (18–19 листопада 2017 р., Гданськ, Польща); IX Міжнародний зоологічний конгрес на базі Музею Григорія Антіпи (The Ninth International Zoological Congress of "Grigore Antipa" Museum (CZGA 2017) (22–25 листопада 2017 р., Бухарест, Румунія); Щорічна звітна конференція Британського Екологічного Товариства (EAB 2017 “Ecology Across Borders”) (11–14 грудня 2017 р., Гент, Бельгія); Загальнонімецька конференція з рукокрилих (Deutsches Treffen fur Fledermausforschung) (12–14 січня 2018 р., Берлін, Німеччина); III Щорічний науковий симпозіум «Єдине Здоров'я» (16–20 квітня 2018 р., Київ, Україна); XXVII Загальнопольська конференція з рукокрилих (16–18 листопада 2018 р., с. Біловежа, Польща); X Міжнародний зоологічний конгрес на базі Музею Григорія Антіпи (CZGA 2018) (21–24 листопада 2018 р., Бухарест, Румунія); Друга міжнародна нарада з рукокрилих у Харкові (Kharkiv Bat Meeting) Центру реабілітації рукокрилих Фельдман Екопарку (4–7 квітня 2019 р., Харків, Україна); Загальнонімецька конференція з рукокрилих (Deutsches Treffen fur Fledermausforschung) (10–12 січня 2020 р., Берлін, Німеччина).

**Публікації.** Результати дисертаційного дослідження опубліковані у 73 наукових працях, написаних на п'яти мовах, із них 29 – наукові статті у міжнародних виданнях (журнали з першого та другого квартилей SCImago Journal Rank – 8, Impact Factor – 10, Scopus – 14 статей) та провідних фахових виданнях, рекомендованих МОН України, 39 – тези доповідей на наукових конференціях.

**Структура та обсяг роботи.** Робота складається зі вступу, 8 розділів, висновків та списку використаних джерел, містить 22 таблиці, 123 рисунки, та додатки. Роботу викладено на 387 сторінках, з яких 260 сторінок основного тексту. Список використаних джерел складається з 407 назв.



**Подяки.** Особливу подяку за допомогу в підготовці роботи автор висловлює науковому консультантові д.б.н. І.І. Дзеверіну; також друзям, колегам і членам родини, а саме: к.б.н. Кузнецовій Ю.О., Кравченко К.О., к.б.н. Влащенко С.В., к.б.н. Яцюку Є.О., к.б.н. Воронцовій І.А., к.б.н. Прилуцькій А.С., к.б.н. Наглову О.В., к.б.н. Гащаку С.П., Моїсеєнко М.А., Ковальову В.В., Ключко О.О., Тимофєєвій О.В., Парфілову О.О., Роденко О.Є., Гукову В.С., д.в.н. Музиці Д.В., д.б.н. Чаплигіній А.Б., Крилову П.С. к.б.н. Голтвянському А.В., Кіосі Є.О., к.б.н. Прилуцькому О.В., Товстусі І.А., Головченко О.М. та Влащенко Є.А.; а також усім юннатам, студентам та волонтерам, які брали участь у дослідженнях та порятунку рукокрилих. Окрему подяку висловлюю народному депутатові О.Б. Фельдману та співробітникам Міжнародного благодійного фонду «Фонд Олександра Фельдмана» та Фельдман Екопарку: В.В. Дмитренко, Є.Ю. Звонкову, А.А. Рошупкіну, Ю.В. Павіченко за багаторічну підтримку ініціативи з порятунку та вивчення рукокрилих у Харкові.

Колегам та друзям з інших установ з країн: к.б.н. Газаряну С.В. (Росія-Німеччина), к.б.н. Крускопу С.В., к.б.н. Панютиній О.О., к.б.н. Васенькову Д.В. (Росія), д-ру Радчук В., д-ру Фокту К., проф. Керцу Г. (Німеччина), проф. Ласковському Р., проф. Веселовському Т. (Польща) та багатьом іншим.

Також щирі подяки моїм вчителям і наставникам, які вже покинули цей світ: к.б.н. Стрелкову П.П., к.б.н. Кожуриній Є.І. і к.б.н. Кривицькому І.О.

Адміністраціям і співробітникам заповідників та національних парків за неоціненну допомогу в організації дослідницької роботи на їхніх теренах.

Також висловлюю подяку партнерам і співорганізатором польових досліджень у Туреччині: д-ру С. Пакушу та д-ру В. Юзкану з Університету Фракії (Едірне, Туреччина); в Угорщині: д-ру П. Естоку; в Румунії: Д. Мантоиу, д-ру Р. Попеску та О. Хохулі; у Грузії: Н. Леонідзе та д-ру В. Ванстилану.

## ОСНОВНИЙ ЗМІСТ РОБОТИ

### СТАН ВИВЧЕНОСТІ ТА ОХОРОНА ЛІСОВИХ ВИДІВ РУКОКРИЛИХ ЄВРОПИ В АНТРОПОЦЕНІ (аналітичний огляд)

**Біологічне різноманіття та рукокрилі в умовах антропоцену (сучасна геологічна епоха).** Спираючись на огляд сучасної літератури описано геохронологічні межі антропоцену у найбільш загальноприйнятому розумінні, а саме із середини 1940-х років ХХ сторіччя (з моменту випробування ядерного вибухового пристрою на території США, Waters et al., 2016). Показано, що основною рушійною силою змін на Землі в період антропоцену є людство. Одним із ключових викликів антропоцену є зменшення біологічного різноманіття, темпи якого в сотні разів перевищують темпи, відомі для минулих геологічних епох. Водночас саме людство у широкому розмінні, як причина змін, що відбуваються в антропоцені, має прогнозувати їх і приймати рішення щодо подальшого розвитку. Тому саме від рішень людей (на всіх рівнях) залежать подальші перспективи збереження біологічного різноманіття Землі.

**Охорона рукокрилих в Європі та світі, витоки, історія, сучасний стан проблеми і природоохоронний менеджмент.** Перші дані щодо масового зменшення популяцій рукокрилих на території країн Західної Європи походять із 1970-х. Ці дані стали основою для підписання Конвенції щодо охорони Європейських популяцій рукокрилих (EUROBATS) і пріоритетного охоронного стану цих тварин у Європі. Секретаріат Угоди EUROBATS координує ключові напрями охорони рукокрилих, видає плани дій, які потім імплементуються у національне законодавство переважно країн-членів ЄС і асоційованих

членів. Так рішення щодо включення всіх видів рукокрилих України до національної Червоної книги є прикладом імплементації міжнародних зобов'язань з охорони тварин у національне законодавство нашої країни. Сукупність практичних дій (створення штучних сховищ, охорона надземних і підземних сховищ та ін.) щодо охорони рукокрилих на території країн ЄС за останні 20 років призвели до відновлення чисельності деяких видів і локальних популяцій рукокрилих.

**Класифікація екологічних груп європейських видів рукокрилих та причини чутливості лісових видів до змін навколишнього природного середовища.** У підрозділі представлено поділ видів рукокрилих, що слугували основою вибіркою (17 видів), на екологічні групи: лісові (9 видів), генералісти (3), синантропні (3) та види відкритих ландшафтів (2 види). На умовній шкалі від видів, що виключно використовують ліси як оселища та синантропів, можна розмістити з одного боку *N. lasiopterus* та *N. leisleri* (лісові), а з іншого – *P. kuhlii* (виключно синантропи). Загальна кількість видів Ряду Рукокрилі у світі оцінюється натепер, як не менше 1400 видів. На території Європейського континенту відомо щонайменше 52 види. Видовий склад рукокрилих території України та Європейської частини Росії загалом налічує майже 30 видів, проте третина з них поширені лише на Заході України або на Кавказі. На території східноєвропейської рівнини відомо 17–18 видів.

**Огляд прикладів зменшення чисельності та, навпаки, успішного розселення рукокрилих у 20, 21 сторіччях у Європі.** Описані приклади зменшення чисельності та локального вимирання двох видів «лісових-спеціалістів»: *N. lasiopterus* і *N. leisleri*. Показана чутливість лісових видів до антропогенних змін у лісових екосистемах. Навпаки, види, що класифіковано як синантропні (*Pl. austriacus*, *P. kuhlii*, *E. serotinus* та *H. savii*), демонструють тренд збільшення чисельності та розширення меж ареалів. Окремим прикладом є зміна міграційного статусу *N. noctula*, який залишається лісовим у період розмноження, проте зимує у містах. Ця стратегія дала змогу *N. noctula* збільшити чисельність і успішно освоїти нові території зимівлі.

**Рукокрилі як об'єкт біологічних і біомедичних досліджень у сучасному світі.** Стисло описано ключові біологічні особливості рукокрилих, що суттєво відрізняють їх від інших ссавців: гетеротермію, тривалість життя, імунітет, політ, ехолокацію, та важливість вивчення цих особливостей для подальшого застосування на практиці.

## МАТЕРІАЛ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

**Стисла характеристика територій та місць проведення досліджень.** Стисла характеристика територій і місць проведення досліджень. Польові дослідження, результати яких представлено в роботі, проведені на території п'яти країн Східної Європи (рис. 1) у період 1999–2020 рр. Рукокрилих вивчали на території майже 20 об'єктів ПЗФ України та Росії. Поглиблені багаторічні дослідження та моніторингові програми вели у місті Харків і на території Харківської області. Відповідно до розподілу за кліматичними та природними зонами Східної Європи, охоплений дослідженнями регіон на півночі та на північному сході знаходиться у зонах південної тайги та мішаних бореальних лісів: Новгородська, Смоленська та Нижегородська області. Південніше на межі зони бореальних лісів і лісостепової зони знаходяться Київська область України, Брянська та Рязанська області Росії.

Екосистеми широколистяних лісів лісостепової зони слугували місцем проведення поглиблених багаторічних досліджень (Харківська та Сумська області України, Білогородська та Воронежська Росії). Південні області України (Миколаївська, Херсонська,

Запорізька, Донецька та Луганська) знаходяться у степовій зоні, яка в сучасному вигляді майже повністю втратила природний вигляд і перетворена на сільськогосподарський ландшафт.

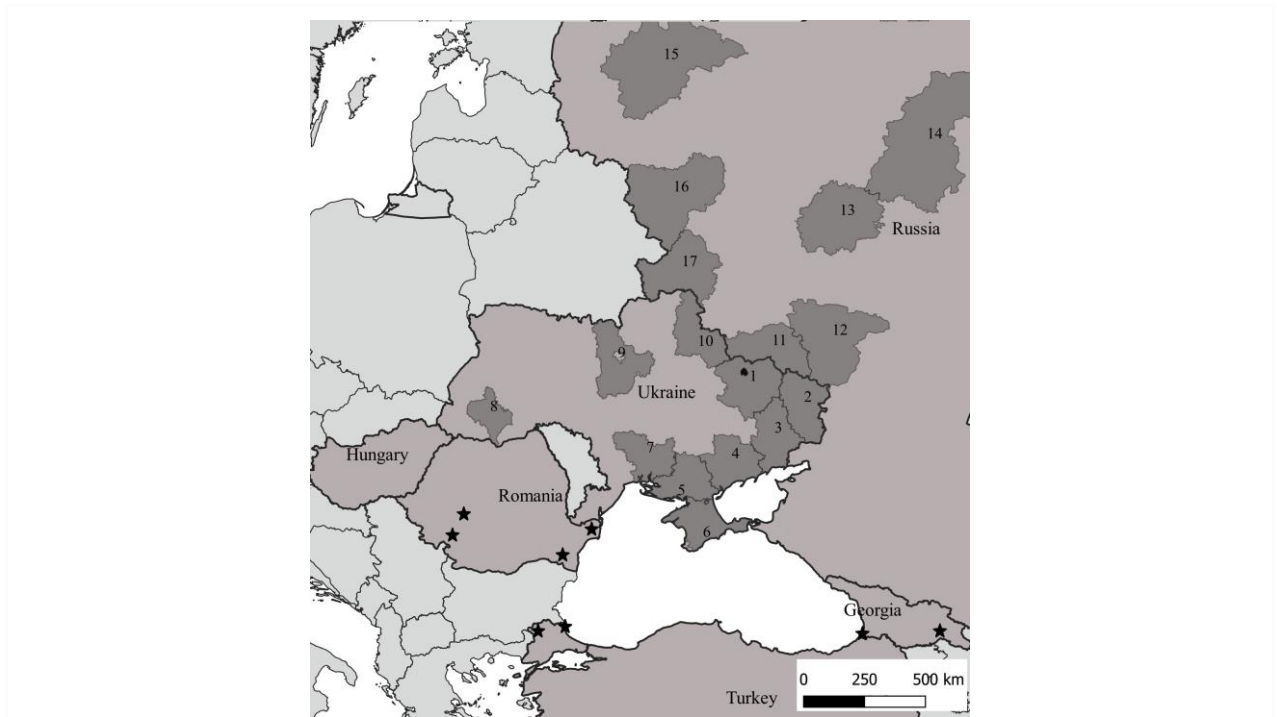


Рис. 1. Територія, охоплена дослідженнями: Ukraine – Україна, Russia – Росія, Georgia – Грузія, Turkey – Туреччина, Romania – Румунія, Hungary – Угорщина: назви країни, на території яких були проведені польові дослідження та збір даних. Темно-сірим виділені області на території України та Росії, на території яких проводили експедиційні дослідження, 1 – Харківська, 2 – Луганська, 3 – Донецька, 4 – Запорізька, 5 – Херсонська, 6 – АР Крим, 7 – Миколаївська, 8 – Івано-Франківська, 9 – Київська, 10 – Сумська; 11–17 - області на території Росії. Зірками помічені місця проведення експедиційних досліджень на території Грузії, Туреччини та Румунії.

На території Румунії дослідження проведено у понтійських степах (західне узбережжя Чорного моря) та у районах південних Карпат. Гірські території були охоплені дослідженнями в Україні (Івано-Франківська область та АР Крим) та у Грузії. Найбільш південні точки проведення досліджень знаходяться в субтропічній зоні – Турецька Фракія та Аджарська АР у Грузії (рис. 1).

**Методи збору даних та аналізу.** Основний метод відлову рукокрилих – стандартизована методика за допомогою павутинних тенет (Влащенко & Гукасова, 2009; Прилуцкая, 2014; Vlaschenko et al., 2016a). Її застосовували у березні–листопаді) у місцях, де є можливість спіймати кажанів, що літають, а саме: лісові та урбанізовані ландшафти, входи до місць зимівлі (штольні), поряд зі сховищами. Загалом цим методом спіймано понад 10000 особин за період 2000–2019 рр. Другий методичний підхід – збір рукокрилих у місті, коли вони потрапили до будівель і людських помешкань (понад 15000 особин з 1999 р.) (Kravchenko et al., 2017; Nukov et al., 2020).

Обстеження та моніторинг зимових скупчень рукокрилих проводили у двох системах покинутих штолень (Липцівські, Тетлежанські) на території Харківської області

(Влащенко & Наглов, 2006; Vlaschenko et al., 2016a; Vlaschenko & Naglov, 2018). Під час проведення обліків узимку тварин не турбували, фіксували розташування особин на схематичних картах штолень. Реєстрували кількість особин у скупченнях і положення тварин. Цим методом обліковано понад 1800 особин у 1999–2019 рр. Також для обліків активності кажанів застосовано інфрачервону фото-пастку Bushnell Trophy CAM HD Aggressor (штольня «Победа», с. Тетлега) навпроти стіни пісковика із щілинами (17–19.09.2017). Фото-пастка записувала відео-ролики та фото-знімки у темряві у 720 HD якості з інтервалом 1 с.

Проводили записи ультразвукових сигналів рукокрилих за допомогою детекторів (Tranquility Transect, Британія та Pettersson D240X, Швеція на цифровий диктофон ZOOM H2) у м. Харків на трансекті та на точках (водойми в межах міста). Запис ехолокаційних сигналів рукокрилих на автомобільній трансекті проводили за методикою міжнародної програми iBats (Walters et al., 2012). Записано дев'ять трансект (2010–2015 рр.) загальною тривалістю 893 хвилини.

У кожної спійманої особини визначали вид, стать, вік, репродуктивний статус (для дорослих особин обох статей), зважували, вимірювали передпліччя, кільцювали (помічено кільцями понад 20000 особин), брали проби хутра та/чи посліду. Після біометричної обробки рукокрилих випускали у природне середовище наступного вечора. Дослідження проводили відповідно до норм національного законодавства, без вилучення тварин із природного середовища. Всі заходи з тимчасового перетримання тварин відповідали міжнародним (Gannon et al., 2007) і національним стандартам поводження з тваринами під час вивчення біорізноманіття. Жодна тварина не загинула та не була травмована дослідниками чи їхніми діями під час проведення досліджень.

Статистичні розрахунки та візуалізацію результатів проводили в пакеті R та програмах Microsoft Excel і Statistica. Для оцінювання успішності та ефективності відловів рукокрилих у павутинні тенета використовували індекс кількості особин рукокрилих, спійманих у павутинні тенета за годину – b/h index (bats per an hour index) сумарно для ділянки (Gukasova & Vlaschenko, 2011), за ніч та окремо для різних видів. Аналіз ультразвукових сигналів рукокрилих проводили в програмах BatSound 4.0. і Bat Explorer відповідно до протоколу аналізу спектра програм iBats із використанням посібників та аудіоматеріалів “World of Bats”, розроблених Michael Barataud. Під час визначення видів враховували параметри кожного ехолокаційного сигналу: пікова частота (кГц), мінімальна і максимальна частота (кГц), тривалість імпульсу (мсек), тривалість інтервалу між імпульсами (мсек), а також форму сигналу.

Картографічний матеріал оброблено та представлено у програмі QGIS із використанням супутникових знімків (Lansat). Детальну оцінку структури ландшафту проводили для 7 обстежених лісових ділянок на території Харківської області у двох шкалах (масштабах): рівень радіусу 500 метрів навколо точки встановлення павутинних тенет (буфери) та для кожної досліджуваної ділянки загалом (складні багатокутники на основі створених буферів).

Аналіз вмісту ізотопів важкого водню у хутрі рукокрилих для оцінювання їхнього походження та міграційних шляхів (Sullivan et al., 2012; Voigt et al. 2012; Voigt et al. 2014; Lehnert et al., 2014) проводили в лабораторії Інституту Зоопарків та вивчення дикої природи Лейбніцівської асоціації (ІЗВДП) (Берлін, Німеччина). Загальна кількість зібраних та оброблених проб – понад 2000.

Дослідження вірусних, бактеріальних і грибних патогенів рукокрилих проведені у ННЦ «Інститут експериментальної та клінічної ветеринарної медицини» (Харків, Україна), ІЗВДП (Берлін, Німеччина) та в Університеті міста Печь (Печь, Угорщина), загалом понад

200 проб і зразків. Аналіз складу живлення рукокрилих проводили у лабораторіях Центру еволюційної гомогеномики Університету Копенгагена (Данія) (Alberdi et al., 2020) та Берлінському центрі досліджень Геномики для Біорізноманіття (Німеччина). Загальна кількість проб – 178.

Експеримент із годування рукокрилих у неволі проводили на базі ЦРР ФЕ. Спочатку рукокрилих годували навішуваннями комах: різної маси (1–5 г), різних стадій (імаго, личинки), кормових і комах з природного середовища; послід збирали, сушили та зважували, загалом 464 зразків. Другий етап полягав у зборі посліду від кажанів, що були спіймані у природному середовищі (122 зразки). Поєднання результатів експерименту в неволі з даними, зібраними під час польових досліджень, дало змогу розрахувати масу комах, що кажани споживають у природі. Останнім кроком дослідження була екстраполяція обсягів загальної маси комах, спожитої чотирма видами рукокрилих у Харківській області.

## ІНВЕНТАРИЗАЦІЯ ТА МОНІТОРИНГ СТРУКТУРИ УГРУПОВАНЬ ЛІСОВИХ ВИДІВ РУКОКРИЛИХ В УМОВНО ПРИРОДНИХ ЕКОСИСТЕМАХ

**Інвентаризація та моніторинг структури літніх угруповань лісових видів рукокрилих.** У період 2007–2013 рр. (протягом липня) проведено разову або подвійну інвентаризацію літніх угруповань рукокрилих на 17 ділянках на території України та Росії (з них 7 на території Харківської області). Загалом спіймано майже 4000 особин рукокрилих від 0 (жодної особини) до 13 видів рукокрилих на кожній ділянці. На всіх ділянках виявлено 13 видів рукокрилих із 15 видів відомих для Європейській Росії та Східної України (Стрелков & Ильин, 1990; Влащенко, 2006; Смирнов & Вехник, 2012) за умови, що *P. pipistrellus/pygmaeus* вважається одним видом (*P. pygmaeus* s.s.).

У складі угруповань за відносною часткою переважали мігруючі лісові види з родів *Nyctalus*, *Pipistrellus* та *Vespertilio*, найчисленнішим був *N. noctula* з часткою від 40 до 70%. Види «дальні мігранти» домінували в угрупованнях із часткою від 65,3 до 98,3 % (залежно від ландшафтної структури ділянки) за рахунок збільшення частки осілих видів (з роду *Myotis*). Для чотирьох видів далеких мігрантів (*V. murinus*, *P. nathusii*, *P. pygmaeus* та *N. leisleri*) встановлено зміни частки у складі угруповання з півдня на північ, зокрема зростання на півночі частки *V. murinus* – від 1 до 17,5 %. Частка *N. leisleri* є найбільшою (17 %) на широті 51–52° п.ш.. Частка двох видів з роду *Pipistrellus* змінюється у протилежних напрямках, так *P. nathusii* є більш численними в північних регіонах, а *P. pygmaeus* – у південних. Найвищий показник b/h індексу (щільності популяцій) встановлений на півдні обстеженої території – у лісостеповій зоні. У Поліссі, де ліси покривають більшу частину земель, рукокрилі розповсюджені більш рівномірно, а значення b/h індексу є меншим. Встановлено, що більшість видів рукокрилих використовують лісові екосистеми для розмноження (від 75 до 100 % видів, знайдених на кожній із ділянок). Ми підтверджуємо висновок П.П. Стрелкова (1997), що лісові райони Східної Європи є основним регіоном розмноження більшості мігруючих видів рукокрилих Східної та Центральної Європи.

Аналіз взаємозв'язку локальної структури літніх угруповань рукокрилих лісових екосистем в залежності від ландшафтної структури досліджуваної ділянки зроблено для 7 ділянок на території Харківської області (рис. 2).

Відповідно до результатів розрахунків індексу Чао1 (табл. 1), лише для однієї ділянки (№2 NES, рис. 2) теоретично розраховано на один вид більше, ніж було спіймано. Стосовно ділянки 6 значення Чао1 було на 0,5 більше, ніж фактично спіймано. Структура

угруповань рукокрилих на досліджених ділянках представлена на рис. 2б. На п'яти ділянках чисельно домінувала *N. noctula* (від 50 до 84 %), а на двох інших – *Pl. auritus* та *M. brandtii* відповідно (рис. 2б).

Таблиця 1.

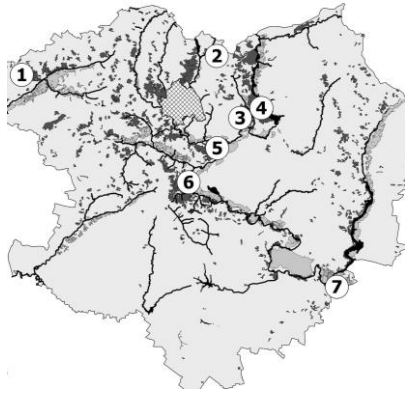
Результати розрахунків індексу Чао1 (Chao1) для 7 лісових ділянок досліджень на території Харківської області.

	Обстеженні ділянки						
	1 KOZ	2 NES	3 TET	4 PEC	5 MOK	6 HOM	7 YAR
Число видів	3	6	8	7	8	10	10
S.Chao1.	3	7	8	7	8	10.5	10
S.E.	0.4	2.2	0.46	0.0	0.46	1.27	0.23

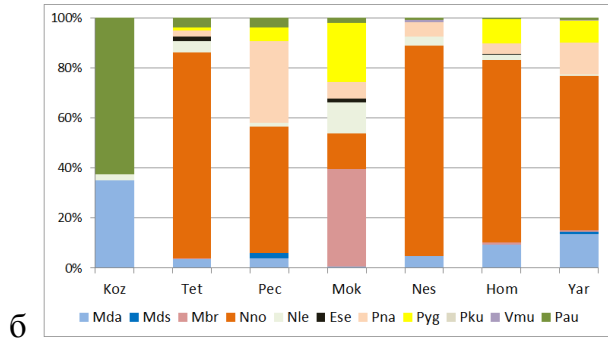
Примітки: KOZ - Козиївка, NES - Нескучне, TET - Тетліга, PEC - Печеніги, MOK - Мохнач, HOM - НПП "Гомільшанські ліси", YAR - Яремівка (рис. 2а).

Розміщення видів рукокрилих у взаємозв'язку з ландшафтом для рівня ділянки представлено на рис. 2д, *M. brandtii*, *N. leisleri* та *P. pygmaeus* виявили найвищий зв'язок із лісовими та заплавними річковими ландшафтами, а *M. dasycneme* та *P. nathusii* – з озерами. *M. daubentonii* виявився найбільш зв'язаним із порушеними природними біотопами (суцільні зруби та сільськогосподарські ландшафти), що може бути пов'язано з похибкою, яку вносить ділянка 1 (KOZ). При оцінці взаємозв'язку видів рукокрилих з різними за віком ділянками дубового лісу (рис. 2е) три види (*M. brandtii*, *N. leisleri* та *P. pygmaeus*) зв'язані найбільшою мірою з ділянками дубового лісу віком понад 150 років (ті самі що виявили найбільший зв'язок із лісовими ландшафтами на рівні ділянки). Два види: *N. noctula* та *P. nathusii*, також продемонстрували взаємозв'язок з старовіковими лісами.

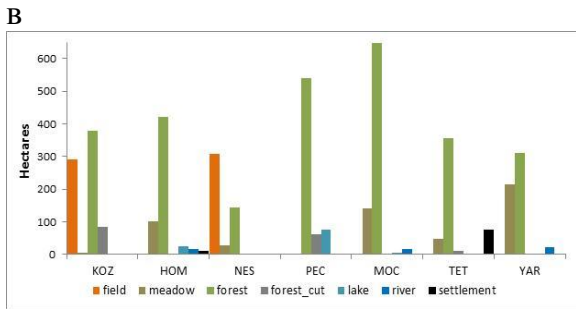
Найбільший показник щільності населення рукокрилих (b/h індекс) отримано для ділянки 4 (PEC, дубовий ліс на березі водосховища), а найменше – для ділянки 1 (KOZ). Показник індексу статистично відрізнявся (Kruskal-Wallis тест з поправкою Bonferroni) тільки на цих двох ділянках. Фактично значення b/h індексу підтвердило, що ділянка 1 KOZ найбільш порушена антропогенною діяльністю та віддалена від водойм (). Вона має не лише найнижче видове різноманіття рукокрилих, але й найменшу щільність населення рукокрилих. На інших лісових ділянках виражених закономірностей зв'язків щільності населення рукокрилих і структури ландшафту не виявлено. Наприклад, ділянка 5 (ділянка MOK) має найбільшу частку старовікового лісу, проте займає лише 5 місце за значенням b/h індексу, який є близьким до ділянки острівного лісу у сільськогосподарському ландшафті (ділянка NES).



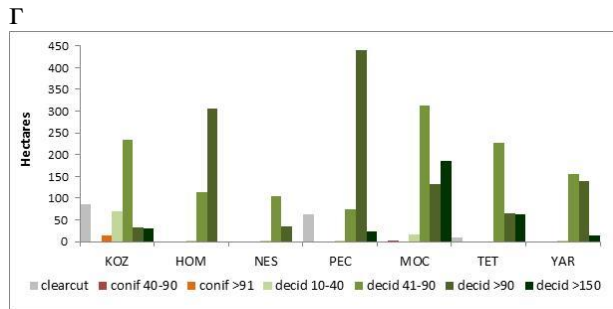
а



б

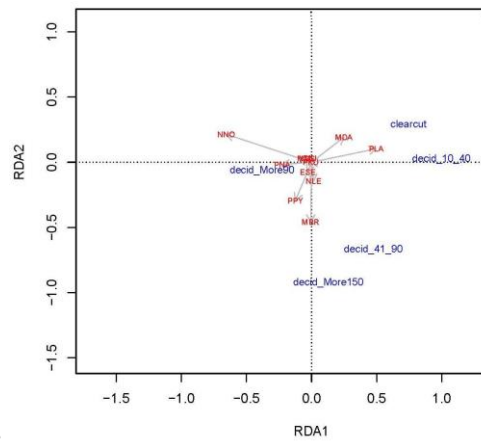
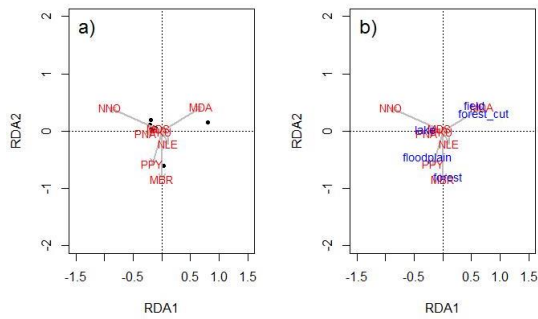


в



г

д



е

Рис. 2. Розміщення 7 лісових ділянок на території Харківської обл. (а) (1 – KOZ, 2 – NES, 3 – TET, 4 – PEC, 5 – MOK, 6 – HOM, 7 – YAR), (б) структура угруповань рукокрилих (Mda – *M. daubentonii*, Mds – *M. dasycneme*, Mbr – *M. brandtii*, Nno – *N. noctula*, Nle – *N. leisleri*, Ese – *E. serotinus*, Pna – *P. nathusii*, Pyg – *P. pygmaeus*, Pku – *P. kuhlii*, Vmu – *V. murinus*, Pau – *Pl. auritus*), (в) ландшафтна структура (field – сільськогосподарські поля, meadow – луки, forest – ліс, forest\_cut – лісові зруби, lake – озера, river – річки, settlement – поселення), (г) вікова структура лісів (clearcut – зруби, conif 40–90 – хвойний ліс у віці 40–90 років, conif > 91 – хвойний ліс більше 91 року, decid 10–40 – листяний ліс 40–90 років, decid 41–90 – листяний ліс 41–90 років, decid > 90 – листяний ліс 90–150 років, decid > 150 – листяний ліс більше 150 років), (д-е) візуалізація розрахунків моделі (Redundancy Analysis – RDA) для рівня ділянки (д) та віку лісів (е).

Підсумовано результати порівняння змін у структурі літніх угруповань рукокрилих лісових екосистем у часі (середина ХХ– початок ХХІ сторіччя) на прикладі чотирьох ділянок: власні дослідження – Воронежський біосферний заповідник (Росія) (Vlaschenko et al., 2016), НПП «Гомільшанські ліси» (Влащенко, 2005) і лісовий масив Харківський лісопарк (Україна) та за публікаціями – Приокско-терасний біосферний заповідник (Росія) (Альбов та ін., 2009). Показано, що найбільших змін видовий склад рукокрилих і співвідношення видів із різних екологічних груп зазнали на території Харківського лісопарку (ліс на межі з містом). З території Лісопарку зникли або зменшили чисельність і перестали розмножуватися види «лісові спеціалісти», проте з'явилися та стали звичайними синантропні види. Водночас на територіях лісових заповідників, що віддалені від міст, видовий склад рукокрилих залишається стабільним на часових відрізках у 50 і більше років, у тому числі збереглися види «лісові спеціалісти» (*N. leisleri* та *N. lasiopterus*). На прикладі Харківського лісопарку ми демонструємо, що саме міста є центрами змін фауни рукокрилих, з яких відбувається розселення видів у ландшафти, що оточують міста, а не навпаки.

Розробка та впровадження правил ведення лісового господарства (в Україні), необхідних для збереження лісових видів рукокрилих, а саме обмеження санітарних та суцільних рубок у листяних лісах старіших за 90 років, є важливим кроком для довгострокового забезпечення та відновлення популяцій лісових видів рукокрилих.

**Інвентаризація та моніторинг структури зимових скупчень лісових видів рукокрилих.** За результатами власних досліджень (Vlaschenko & Naglov, 2018) і реалізації програми довгострокового моніторингу зимових скупчень рукокрилих у покинутих штольнях (Харківська обл.) встановлено зимівлю чотирьох лісових видів рукокрилих (*M. daubentonii*, *M. brandtii*, *M. dasycneme* та *Pl. auritus*) (рис. 3а).

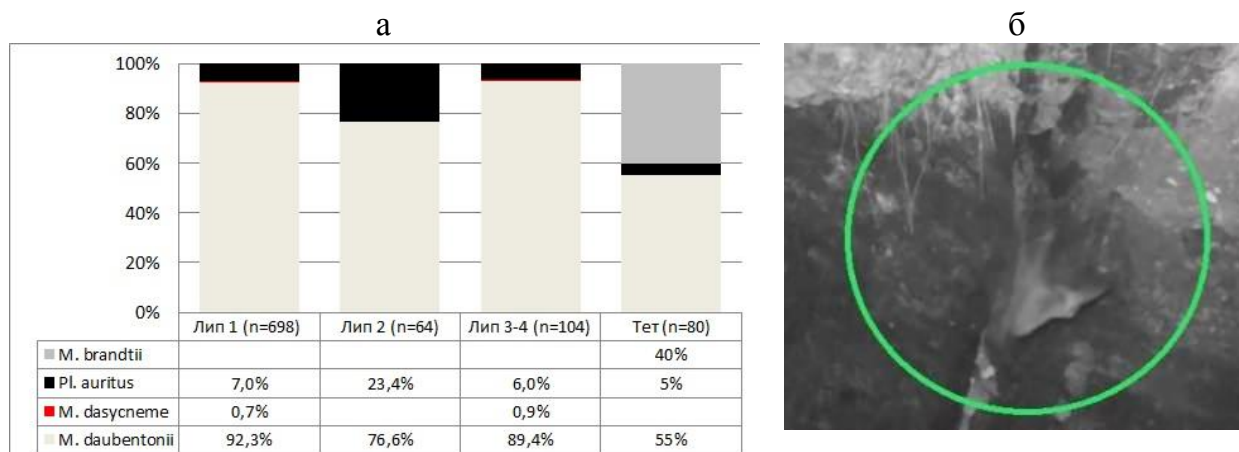


Рис. 3. **(а)** Співвідношення видів рукокрилих на зимівлі у штольнях Харківської області (Лип – Липцьківські, Тет – Тетлежські штольні), **(б)** – *P. auritus* підлітає до щілини всередині штольні, знімок за допомогою фотопастки.

Тварини починають переселятися до місць зимівлі у серпні та залишаються там до квітня. Чисельність рукокрилих варіює з року в рік і впродовж зимових місяців. За результатами багаторічного моніторингу не встановлено збільшення чи зменшення чисельності рукокрилих у штольнях, що були обстежені. На основі отриманих даних з динаміки чисельності було сформовано робочу гіпотезу, що оскільки рукокрилі ховаються



у глибоких щілинах стін пісковика та не доступні для обліку, то їхня реальна чисельність значно більша, ніж обліковується. Завдяки фото-пастці (рис. 3б) ця гіпотеза була підтверджена, встановлено, що кажани ховаються у глибоких щілинах пісковика та можуть бути обліковані дослідниками. За результатами інвентаризації всіх відомих покинутих підземних об'єктів (довжини понад 30 м) на території Східної України встановлено дві системи штолень, де описані найчисленніші зимові скупчення рукокрилих: Липцевські та Тетлежанські штольні (Харківська область). Екстраполяція даних обліків свідчить, що чисельність кажанів на зимівлі у штольнях може сягати 1000 особин у кожній системі.

## СТРУКТУРА УГРУПОВАНЬ ТА МОНІТОРИНГ РУКОКРИЛИХ В УРБАНІЗОВАНОМУ ЛАНДШАФТІ

(на прикладі міста Харків, Україна)

Багаторічна динаміка фауни та структура угруповань рукокрилих міста Харкова. Територія міста Харків була модельною ділянкою для дослідження та опису процесів і механізмів адаптації кажанів до умов сучасних міст (чи, навпаки, уникнення). За результатами багаторічних досліджень рукокрилих у місті Харкові показано, що урбанізовані території як елементи штучно створених скельних ландшафтів є основними центрами змін у фауні рукокрилих Східної Європи. Встановлено, що на території міста кожні 20–40 років з'являється новий вид рукокрилих, переважно синантропний, що розширює ареал. Загалом з 14 видів фауни рукокрилих Харківській обл. на території м. Харкова (райони міської забудови) знайдено чи спіймано 9 видів та ще два записані ультразвуковими детекторами, (не враховуючи *T. teniotis*).

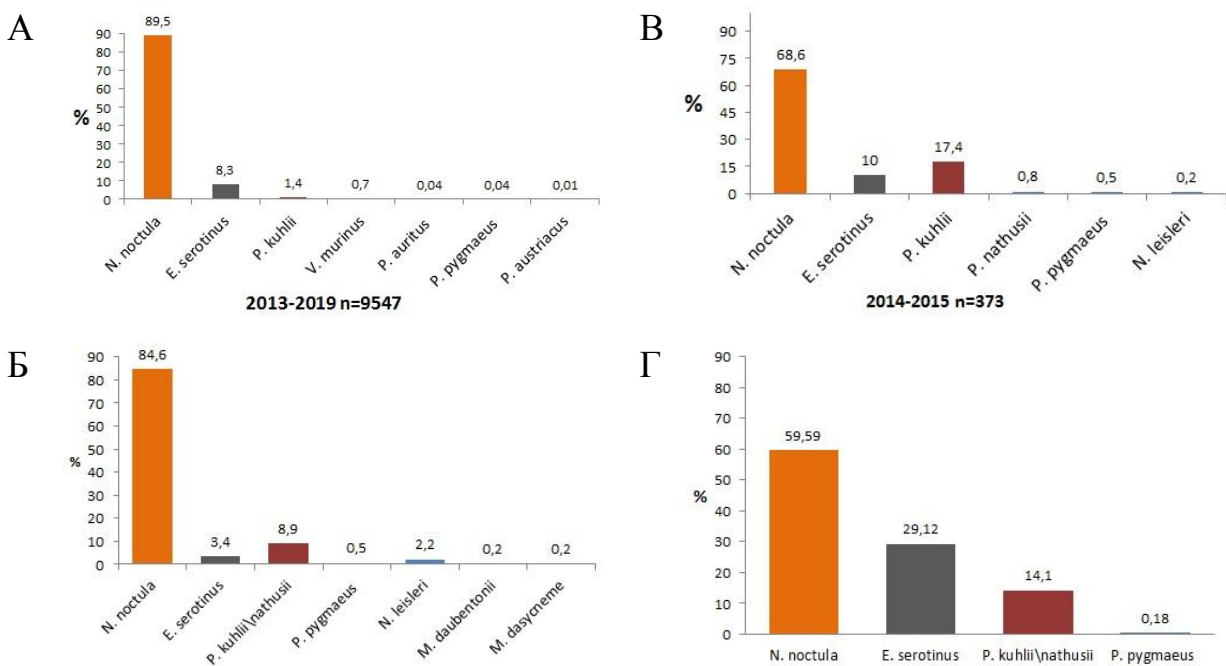


Рис. 4. А-Г. Співвідношення видів рукокрилих у Харкові за результатами багаторічних зборів, відловів та обліків за допомогою ультразвукового детектора; А – збори тварин у місті, Б – детекторні обліки над водоймами загалом (2014–2015 рр.), В – відлови павутинними тенетами на території Харківського зоопарку, Г – детекторні обліки на території Харківського зоопарку (2015 р.).

За результатами зборів та обліків рукокрилих по місту найбільш численним видом у структурі угруповання був *N. noctula* (від 60 до 90 %). Друге місце за чисельністю, за результатами різних методів обліку, поділяють *E. serotinus* та *P. kuhlii*, інші види мали частки у вибірках від 2 % та менші (рис. 4).

**Сезонна динаміка фауни та структури угруповань рукокрилих міста Харкова, просторове розміщення.** Частка видів значно змінюється впродовж сезонів, так у середині літа, в період розмноження (травень-липень), більшість видів залишають місто та масово повертаються до нього в перших числах серпня. Фактично, міські території (чи урбанізовані ландшафти) рукокрилі мінімально використовують (за винятком *P. kuhlii*) у періоди життєвого циклу, коли потрібно багато корму – комах; і навпаки, в періоди життєвого циклу, коли кажанам не потрібно багато їжі, вони масово переселяються до міст. За результатами багаторічного моніторингу знахідок рукокрилих у місті обґрунтовано систему періодів життя рукокрилих: весняна міграція (кінець березня – квітень), період розмноження (травень – липень), період осінньої міграції, або вселення до міст (серпень – перша половина вересня), період осінньої тиші (жовтень – середина листопада), гібернація (кінець листопада – середина березня).

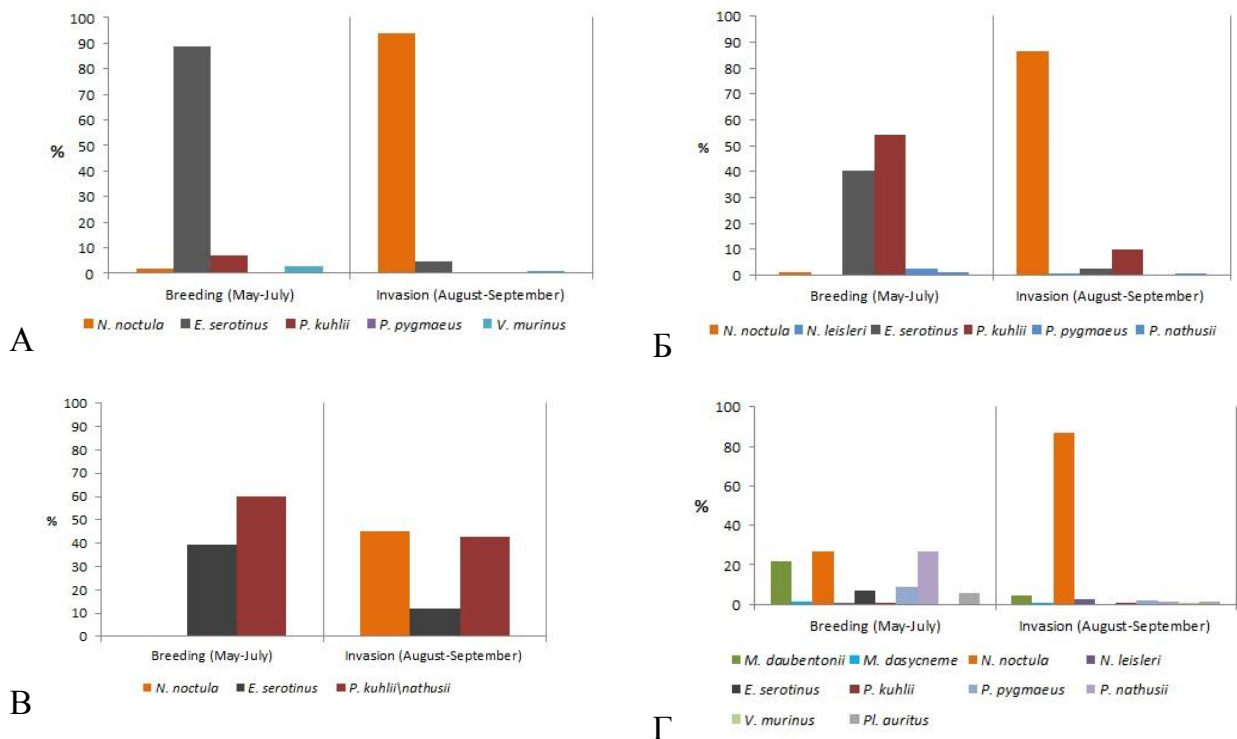


Рис. 5. А-Г Співвідношення видів рукокрилих у Харкові за результатами багаторічних зборів, відловів та обліків за допомогою ультразвукового детектора у два сезони: Breeding – розмноження (травень-липень) та Invasion – осінньої інвазії (серпень-вересень); А – збори тварин у місті (n=2795, 2015–2018 pp); Б – відлови павутинними тенетами на території Харківського зоопарку (n=373, 2014–2015 pp.); В – детекторні обліки на території Харківського зоопарку (2015 p.); Г – відлови павутинними тенетами на території Харківського лісопарку (n=870, 2010–2014 pp.).

На рисунках 5.А-Г представлено сезонні зміни у структурі угруповань рукокрилих у м. Харків (включно з Харківським лісопарком) у періоди розмноження та осінньої міграції. В усіх випадках визначено відсутність або мінімальну присутність *N. noctula* в період розмноження та значне зростання чисельності цього виду в період осінньої міграції.

**Акустичний моніторинг рукокрилих у місті Харків.** В ході обробки записів з Харкова ідентифіковані секвенції п'яти видів рукокрилих – *N. noctula*, *E. serotinus*, *P. rugmaeus*, *N. leisleri* та *M. daubentonii*, однієї групи близьких видів – *P. nathusii/kuhlii*. Через подібність характеристик ехолокаційних сигналів *P. kuhlii* та *P. nathusii* (Zsebök et al., 2012) до аналізу вони включені разом (PNAT/ПКУН) (рис. 4.В). Окремо фіксували ультразвукові секвенції рукокрилих, які неможливо було визначити до виду (*Vespertilionidae* sp.). Методом акустичного моніторингу на трансектах виявлено не всі види рукокрилих, які відомі для території міста до 2015 року (рік запису останньої трансекти). Так не було записано звуків *M. dasycneme*, *V. murinus* та *P. auritus*. Водночас записано звуки порівняно рідкісного лісового виду *N. leisleri*, який на території міста до того року було спіймано/знайдено лише тричі (2015, 2016, 2020 рр). Серед секвенцій рукокрилих, визначених до виду, чисельним домінантом була *N. noctula*, другим за відносною чисельністю видом за результатами записів на трансекті є *P. nathusii/kuhlii* (ймовірно, саме *P. kuhlii*) (рис. 4.В). Дані записів трансект підтверджують поділ року на сезони життя рукокрилих за результатами зборів у місті. Показано зростання кількості рукокрилих у серпні та значне зниження чисельності у вересні.

**Охорона рукокрилих у містах, підсумки роботи Центру реабілітації рукокрилих.** Встановлено, що розвиток зоо-захисного руху, як в Україні, так і у інших країнах колишнього СРСР сприяє розвитку мережі центрів порятунку та реабілітації рукокрилих, а також поширення гуманного ставлення до них. Ці зміни у ставленні до кажанів та організації їхнього порятунку, безумовно, позитивно впливають на подальше співіснування рукокрилих з людьми в умовах урбанізованих і сільських ландшафтів.

## ПОПУЛЯЦІЙНА СТРУКТУРА ТА ПОПУЛЯЦІЙНА ДИНАМІКА ЛІСОВИХ ВИДІВ РУКОКРИЛИХ

**Співвідношення статей у рукокрилих в період розмноження та зимівлі.** Описано співвідношення статей видів, що трапляються найчастіше у нашій вибірці в період розмноження (лісові біотопи – рис. 6) та в період зимівлі (залишені штольні), а також для території міста Харків в обидва періоди (рис. 7). Показано, що статеві-вікова структура популяцій рукокрилих з територій, що були досліджені найдетальніше (Україна та Росія), може бути узагальнена відповідно до загальноприйнятих уявлень про сезонне розділення самців і самиць рукокрилих. У місцях розмноження (лісові масиви) переважали самиці, а в місцях зимівлі – самці, які залишаються там (або поряд) до настання осінньої міграції, під час якої самиці та молоді тварини повертаються до цих місць і залишаються на зимівлю. Під час зимівлі для більшості видів визначено однакове представництво статей. Ми робимо узагальнення, що території міст рукокрилі використовують так само, як скельні чи гірські ландшафти, відповідно до наявності там самців та самок, що не розмножуються (окрім *P. kuhlii*).

У період зимівлі (обліки в штольнях) серед *M. daubentonii* та *Pl. auritus* співвідношення самок і самців близьке до 1 : 1, у *M. daubentonii* співвідношення статей варіює впродовж сезону зимівлі, проте статистично не відрізняється від рівного; в період переселення до місць зимівлі (серпень – початок вересня) переважала частка самців серед *M. daubentonii*, а навесні частка самців переважала серед *Pl. auritus*, що відображає різні вимоги самців і самиць до умов сезонів року.

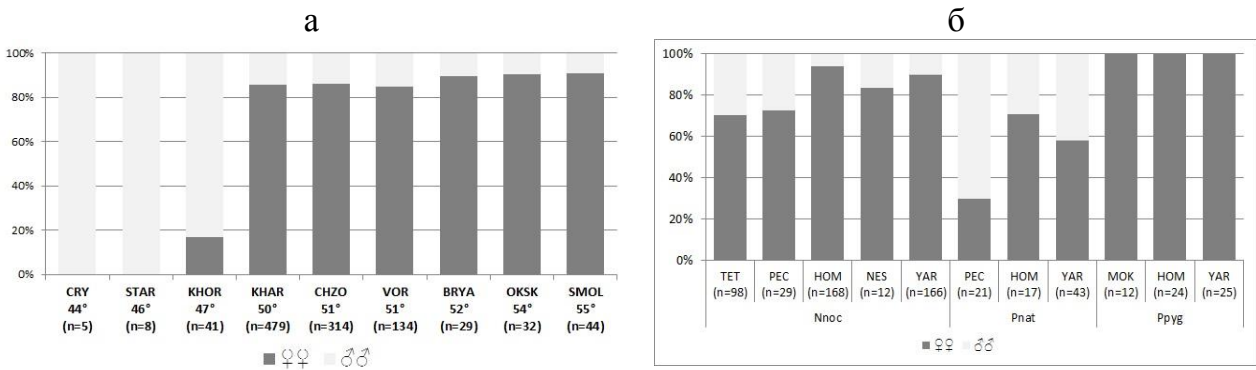


Рис. 6. Зміни співвідношення статей дорослих *N. noctula* з півдня на північ: **(а)** за результатами наших досліджень (2007–2017 рр.) у період розмноження; CRY – Крим, STAR – Старобердянський заказник (Запорізька обл.), KHOR – о. Хортиця, KHAR – Харківська обл., CHZO – Чорнобильська зона відчуження (Київська обл.), VOR – Воронезький заповідник, BRYA – Зап. «Брянський ліс», OKSK – Рязанська обл., SMOL – Смоленська обл.; **(б)** – співвідношення статей дорослих особин видів далеких мігрантів на території Харківської обл. для обстежених лісових ділянок (розшифровка скорочень ділянок див. рис. 2); Nnoc – *N. noctula*, Pnat – *P. nathusii*, Ppyg – *P. pygmaeus*; n – кількість особин.

Для видів рукокрилих далеких мігрантів ареал типово складається з північної (виводкової) частини, де відбувається розмноження, та значно переважає частка самиць серед дорослих особин, і південної (зимової), де переважає частка самців, які не здійснюють далеких міграцій і мешкають осіло в місцях зимівлі. Для видів далеких мігрантів ці дві частини ареалу можуть бути розділені у просторі сотнями кілометрів (Стрелков, 1999), що показано нами на прикладі *N. noctula* (рис. 6а) у широтному градієнті понад 1000 км.

Відмінність у просторовому розміщенні самців і самиць пов'язана з їхніми різними потребами до біотопічних умов у період розмноження. Так самиці мають більші енергетичні витрати в період вагітності та лактації у порівнянні із самцями. Відповідно до цих потреб самиці в період весняної міграції перелітають до найбільш продуктивних біотопів (із максимальною чисельністю комах), де і проводять репродуктивний період. Ці закономірності підтверджені нами на прикладі м. Харків (рис. 7). У районах міської забудови в період розмноження рукокрилих за багато років знайдено та спіймано лише 2 дорослих самця *N. noctula*. (рис. 7а). Подібний розподіл статевих груп у період розмноження отримано навіть для синантропних видів *E. serotinus* (рис. 7б) та *P. kuhlii* (рис. 7в), – у центрі міста переважають самці.

**Популяційна структура та популяційна динаміка.** На основі аналізу стабільних ізотопів водню у хутрі *N. noctula* з Харкова встановлено, що у 2004–2015 рр. частка особин мігрантів із далеких відстаней усіх статевих-вікових груп значно зменшилася. Багаторічний аналіз статевих-вікових груп *N. noctula* свідчить, що молоді самці переважали на ранньому етапі колонізації цим видом Харкова, а за 20 років відбувся поступовий перехід до більш збалансованого розподілу за віком і статтю. Ймовірність особин бути віднесеними до категорії мігрантів на далекі відстані зменшувалася протягом 12-річного періоду дослідження незалежно від статі. Водночас серед молодих тварин ці зміни

відбувались більш помітно та були статистично значущими. Серед дорослих особин зменшувався діапазон значень ізотопів водню (рис. 8).

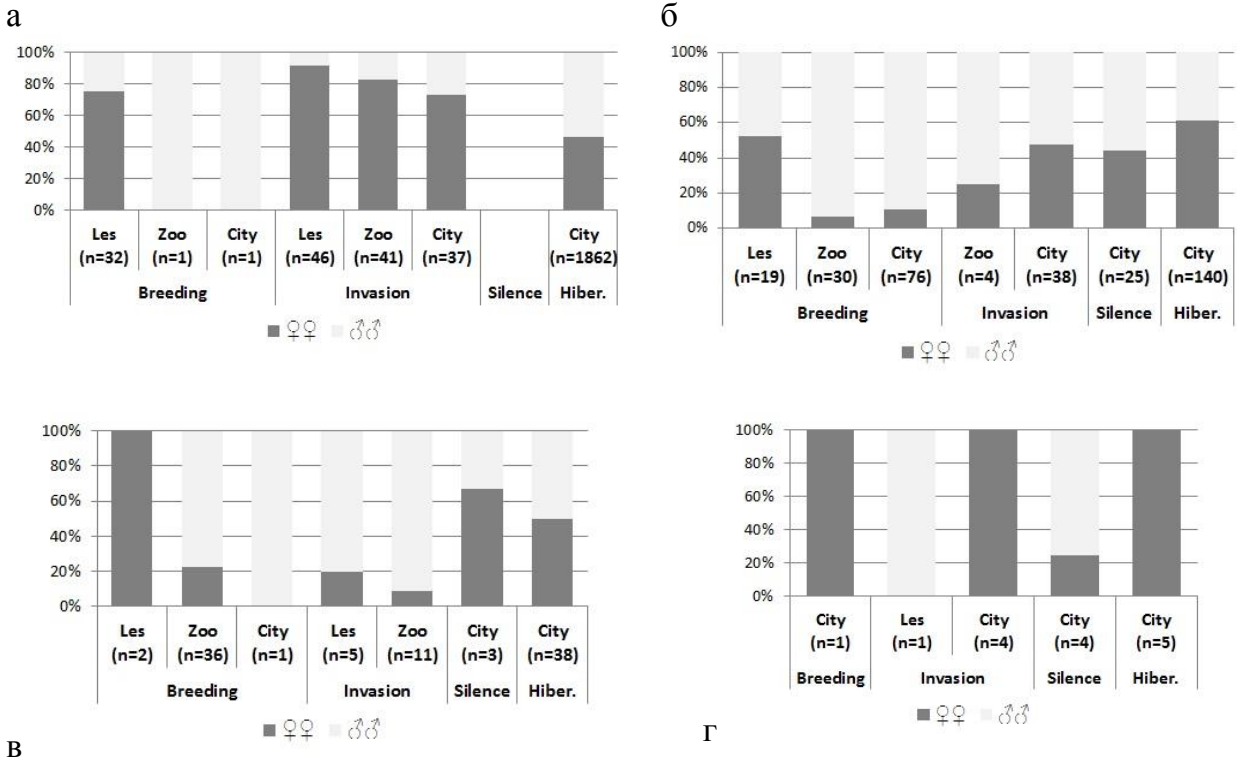


Рис. 7. а-г. Співвідношення статей серед дорослих особин на території міста Харкова та околиць для: а) *N. noctula*, б) *E. serotinus*, в) *P. kuhlii*, г) *V. murinus*; за результатами зборів у місті (City, 2015–2018 рр.) та відловів у Лісопарку (Les, 2010–2014 рр.) й зоопарку (Zoo, 2014–2015 рр.) у такі періоди: розмноження – травень-липень (Breeding), осіння міграція – серпень-вересень (Invasion), осіння тиша – жовтень (Silence), зимівля – листопад-березень (Hiber.); n – кількість особин.

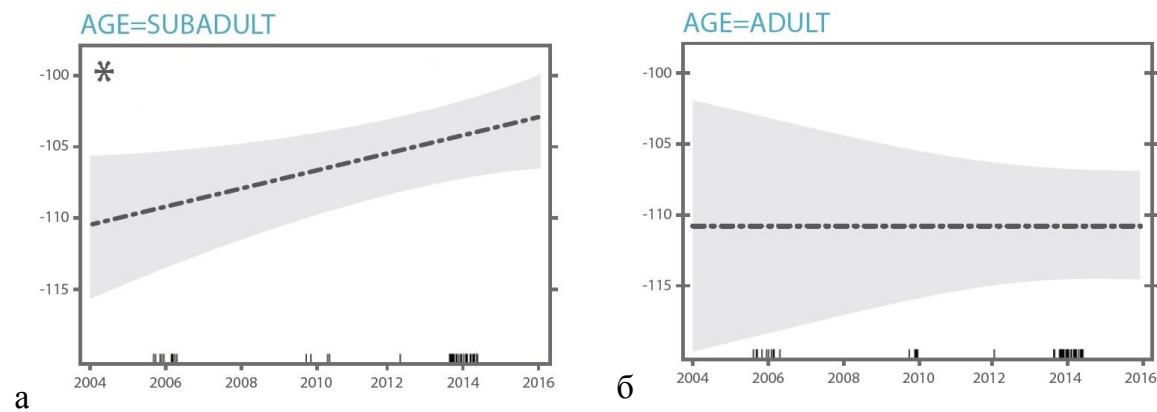


Рис. 8. Значення вмісту стабільних ізотопів водню у хутрі *N. noctula* що зимують у Харкові за роками у 2004–2016 рр. (n=413) для різних вікових груп: а – для молодих особин (Age=Subadult) (зірочкою помічено статистично значущий результат LM: F-statistic: 2.672 on 5 and 134 DF; p-value: 0,02458), б –

для дорослих особин (Age=Adult); -100 – -115 значення вмісту стабільних ізотопів у проміле.

Крім того, визначено, що самиці в 2,8 разу частіше були мігрантами на далекі відстані, ніж самці. Таким чином ми підтверджуємо гіпотезу щодо того, що зміна зимуючого статусу відбувалася в *N. noctula* за описаною схемою зсуву поколінь (Kravchenko et al., 2020).

За результатами переловів окільцованих кажанів встановлені такі максимальні значення віку: 8 років для *M. daubentonii*, *M. brandtii*, *M. nattereri*, *N. noctula*; 9 років для *M. dasycneme* і 12 для *E. serotinus* відповідно. Описана вікова структура популяції *N. noctula*, що зимує у м. Харків (рис. 9). Показано, що найбільша кількість особин обох статей належала до вікового класу до 2-х років, найстаріша особина (8 років) – самець; у старших вікових класах (від «до 4» до «до 6 років») було більше самиць. Вікова структура популяції, що описана нами, є близькою до вже описаної вікової структури *N. noctula*, що зимує в Києві (Godlevska & Gol'din, 2014; Gol'din et al., 2019), але є певні відмінності. У вибірці з Києва (n=113 особин) найстарша особина (самиця) мала вік 7 років. Загалом тварин з перших двох вікових класів (до 2-х років) в обох вибірках було 50–60 % як для самиць, так і для самців. Тварини зі старших вікових класів (3–5 років) в обох вибірках представлені поодинокими особинами. На цьому етапі моніторингу вікової структури *N. noctula*, що зимує у містах України, можна зробити висновок, що переважна більшість популяції представлена молодими тваринами (віком до 3 років), а найстарші особини доживають лише до 7–9 років. Подібну вікову структуру *N. noctula*, але для літніх колоній, описано для території Східної Німеччини, лише з більшим максимальним віком, – 10 для самиць і 7 для самців (Steffens et al., 2004).

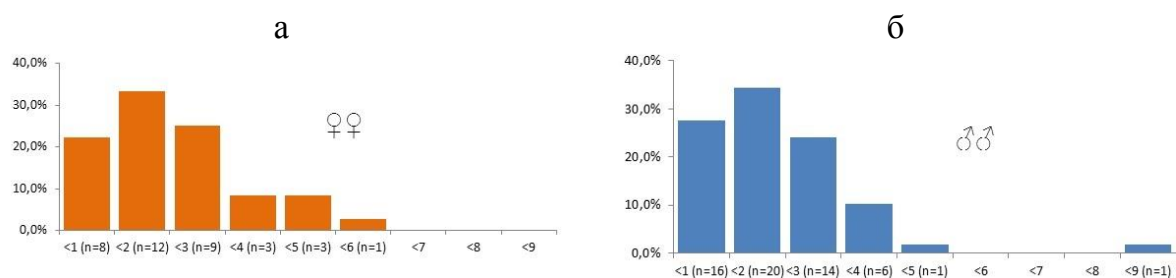


Рис. 9. а,б Вікова структура популяції *N. noctula*, що зимує в м. Харків: а) самиці, б) самці; <1, ... <9 – вікові категорії (років); n – число особин у кожному з вікових класів.

## МІГРАЦІЇ ЛІСОВИХ ВИДІВ СХІДНОЇ ЄВРОПИ

Дальні та середні за дистанцією перелови окільцованих рукокрилих. За результатами переловів окільцованих тварин встановлена структура просторових переміщень деяких видів рукокрилих. Отримано один перелов *N. noctula* з далекої відстані (800 км) між місцем розмноження (північ України) та місцем зимівлі (Угорщина), а також 51 локальний перелов (відстані понад 0,5 км (рис. 10) для п'яти видів (*N. noctula* – 35 особин, 209,7 км максимальна відстань; *M. daubentonii* – 11 ос., 24,8 км; *E. serotinus* – 1 ос., 14,5 км; *P. nathusii* – 1 ос., 1,1 км; *P. pygmaeus* – 3 ос., 1,2 км). За результатами локальних

переловів *N. noctula* у м. Харків та околицях ми дійшли висновку, що цей вид сформував у цій місцевості осілу популяцію, що підтверджує також дані щодо динаміки вмісту важкого водню в хутрі *N. noctula* з м. Харкова (рис. 8). Тварини, що народжуються в лісах в околицях міста, переміщуються на зимівлю до районів міської забудови (рис. 10).

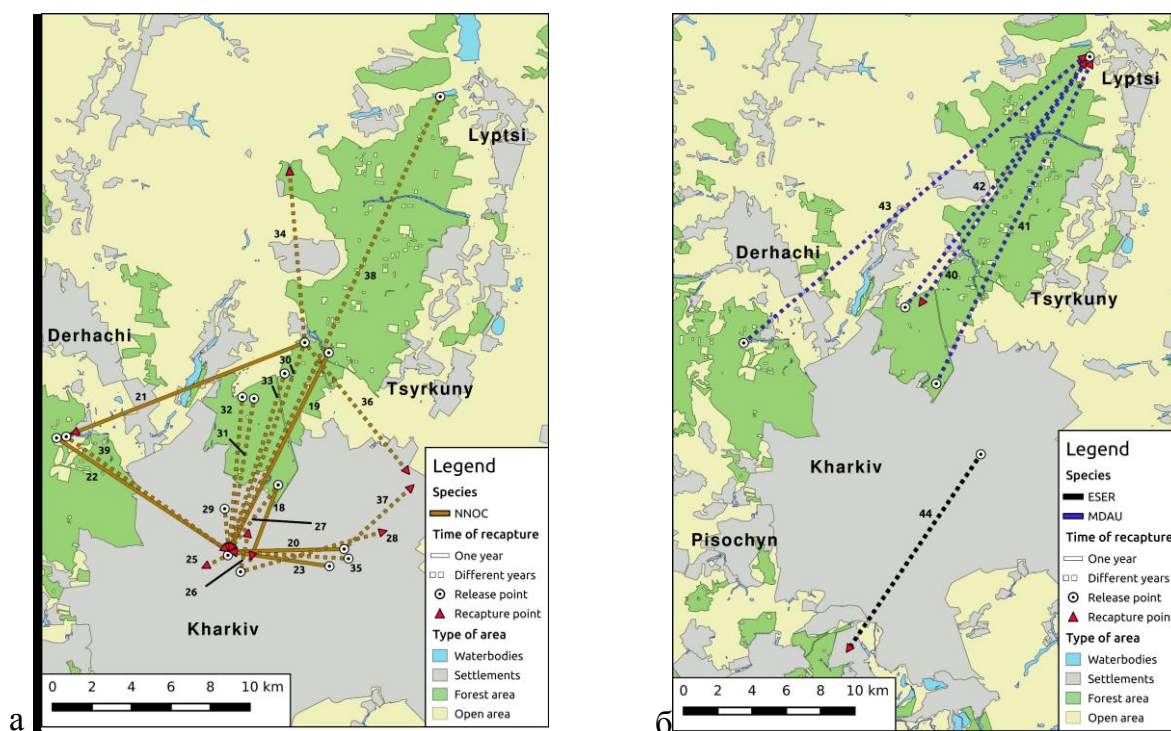


Рис. 10. а-б. Детальна візуалізація переловів окільцьованих рукокрилих на території міста Харкова та околиць: **а** – перелови *N. noctula*, **б** – перелови *E. serotinus* та *M. daubentonii*. One year – перелов в один рік, Different years – у різні роки, Release point – місце випуску, Recapture point – місце перелову, Waterbodies – водні об'єкти, Settlements – людські поселення, Forest area – ліси, Open area – відкриті ландшафти (Vlaschenko et al., 2020).

**Інвентаризація та моніторинг місць зупинки рукокрилих під час міграції (південь України та території країн Чорноморського басейну).** Представлені результати інвентаризації відомих місць зупинки рукокрилих під час осінньої міграції на Півдні України, а також результати досліджень міграцій рукокрилих на території Румунії, Туреччини (Європейська частина) та Грузії. Підтверджена масова осіння міграція рукокрилих на півдні Херсонської, в Запорізькій області та в Гірському Криму. Водночас у деяких точках, де масову міграцію описано в минулому, підтвердити її не вдалось (с. Гола Пристань, Херсонської області). Показано, що розвиток вітроенергетики (без проведення фахової оцінки впливу на рукокрилих) на півдні України загрожує мігруючим рукокрилим. Підтверджено наявність міграції рукокрилих на Західному узбережжі Чорного моря (Румунія, Туреччина), проте не підтверджено на Східному (Грузія). За допомогою аналізу хутра *N. noctula* на вміст стабільних ізотопів водню встановлено, що на території традиційних місць зимівлі видів далеких мігрантів (Турецька Фракія, та Румунська Доброджея) все ще зберігається значна частка особин далеких мігрантів з півночі (рис. 11а, в), також вони присутні на Кавказі (Східна Грузія) (рис. 11б).

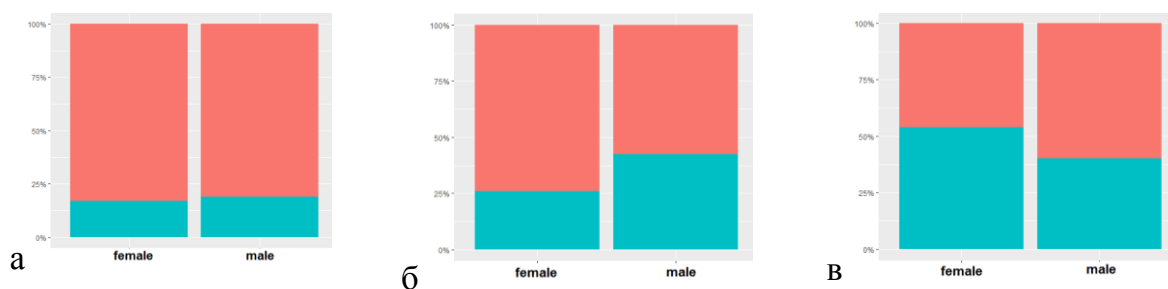


Рис. 11. а,б,в. Співвідношення потенційних далеких мігрантів та особин місцевого походження *N. noctula* за результатами аналізу вмісту важких ізотопів водню у хутрі; а – Крим, витоки р. Біюк-Курасу серпень-вересень 2012 р. (n=235), б – Грузія (м. Руставі) серпень 2014 р. (n=105), в – Туреччина (м. Едірне) жовтень 2014 р. (n=102); червоний колір – тварини місцевого походження, бірюзовий – мігранти з далекої відстані; female – самиці, male – самці.

## ДОСЛІДЖЕННЯ ЯКІСНИХ ТА КІЛЬКІСНИХ АСПЕКТІВ ЖИВЛЕННЯ ЛІСОВИХ ВИДІВ РУКОКРИЛИХ ТА ОБСЯГІВ СПОЖИВАННЯ КОМАХ

**Видовий склад комах у живленні рукокрилих за результатами генетичного аналізу на прикладі *N. noctula* та *M. daubentonii*.** За результатами метабаркодингу у складі живлення *N. noctula* виявлено 79 таксономічних одиниць (operational taxonomic unit), із яких 74 комахи можуть бути кормовою базою цього виду. Найбільш численними серед видів жертв були представники рядів Diptera та Lepidoptera, далі у порядку зменшення – Hemiptera та Coleoptera. Найчастіше у складі корму *N. noctula* трапляються представники роду *Chironomus* із ряду Diptera (рис. 12), друге місце серед представників цього ряду посідає рід *Dicranomyia*. Серед Coleoptera найчисленнішими в нашій вибірці були представники родів *Dolichus* та *Harpalus*, а серед Hemiptera: *Aphrophora* та *Lygus*. Серед представників ряду Lepidoptera найчисленнішими були представники роду *Helicoverpa*, а саме виду *Helicoverpa armigera*, (бавовняна совка загальновідомий вид, що спричиняє шкоду врожаю сільськогосподарських культур).

У складі живлення *M. daubentonii* виявлено представників двох класів Arthropoda: Arachnida та Insecta. Серед Arachnida – вісім таксономічних одиниць, із яких 4 визначено до рівня виду. Серед комах (Insecta) – 150 таксономічних одиниць: 10 Рядів, серед яких за кількістю таксономічних одиниць найчисленнішими є Coleoptera, Diptera та Lepidoptera. За кількістю визначених родів (загалом 65) передують Diptera, Lepidoptera та Coleoptera, а за кількістю видів (загалом 46) – Lepidoptera, Coleoptera та Diptera.

**Кількісна оцінка споживання комах рукокрилими.** За результатами статистичних розрахунків, види кажанів (ANOVA,  $F_{2,416} = 1,53$ ,  $p > 0,05$ ), стать особин (ANOVA,  $F_{2,416} = 0,70$ ,  $p > 0,4$ ) та вік тварин (ANOVA,  $F_{2,416} = 1,43$ ,  $p > 0,2$ ) не мають суттєвого впливу на масу посліду, але статистично значущу різницю отримано для видів комах, якими годували (ANOVA,  $F_{3,416} = 88,02$ ,  $p < 0,001$ ) і маси корму (ANOVA,  $F_{1,416} = 440,49$ ,  $p < 0,001$ ). У випадку з дикими комахами різниця у масі посліду між чотирма рядами комах була незначущою (ANOVA,  $F_{3,34} = 0,61$ ,  $p > 0,1$ ), тоді як маса корму суттєво впливала на масу посліду (ANOVA,  $F_{1,34} = 0,61$ ,  $p < 0,001$ ).



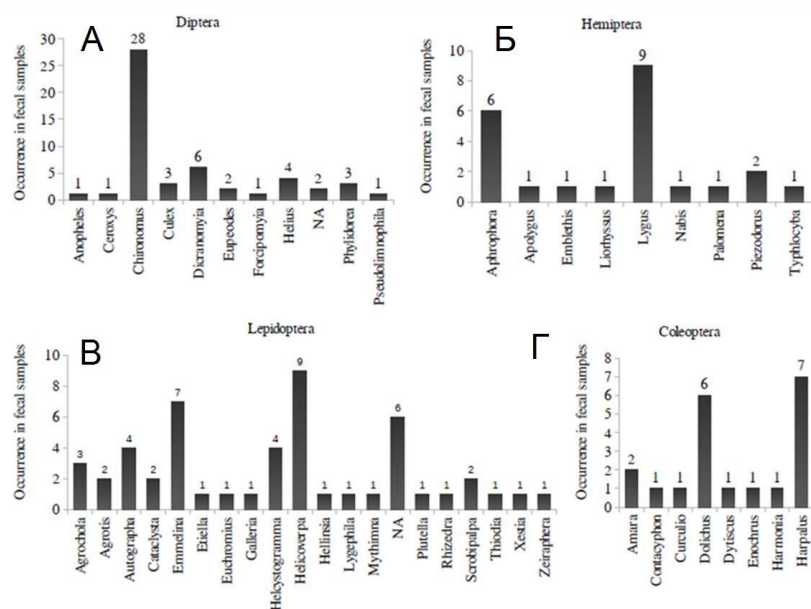


Рис. 12. Присутність таксономічних одиниць на рівні роду у складі живлення *N. noctula* за результатами генетичного аналізу посліду за рядами (А–Г); occurrence in fecal samples – кількість родів у пробах посліду.

Результати лінійного регресійного аналізу свідчать, що маса посліду від *E. serotinus* та *N. noctula* була вища, ніж від *P. kuhlii* ( $p < 0,01$ ). Найвищу масу посліду зафіксовано після поїдання *Blatta lateralis* ( $p < 0,001$ ), потім у порядку зменшення – *Tenebrio molitor*, *Zophobas morio* та *Acheta domesticus*. Візуальну інтерпретацію даних представлено на рисунку 13.

Щоб розрахувати коефіцієнт конверсії для *N. noctula*, ми взяли значення маси посліду на 1 г корму від усіх комах із природного середовища (0,09), оскільки за результатами ANOVA відмінності між видами комах були незначними. У випадку з представниками роду *Pipistrellus* ми взяли середнє значення маси посліду на 1 г корму від обох видів кормових імаго (0,06).

Ми екстраполювали значення, отримане в експерименті (маса посліду на масу потенційно спожитої їжі) на масу посліду рукокрилих, яких було спіймано у природі. За результатами одна особина *N. noctula* з'їдає  $2,3 \pm 1,8$  г (діапазон 0,2–8,5 г), а *Pipistrellus* –  $0,8 \pm 0,5$  г (0,1 – 2 г). Потенційна чисельність *N. noctula* відповідно до наших оцінок для території Харківської області становить приблизно 40 000 особин; *P. nathusii* та *P. rugmaeus* від 100 000–200 000 до 500 000 або навіть більше 800 000 особин; *P. kuhlii* – від 100 000 до 200 000 особин. Місцеве населення *N. noctula* може щорічно споживати від 10 до 150–200 тонн комах, *P. nathusii* та *P. rugmaeus* – від понад 10 до 190 тонн комах на рік; *P. kuhlii* – від 8 до 40 тонн комах на рік відповідно. Підводячи підсумок, усі ці чотири види кажанів разом споживають щонайменше близько 30 тонн комах щорічно, але максимальне споживання може досягати 400 тонн.

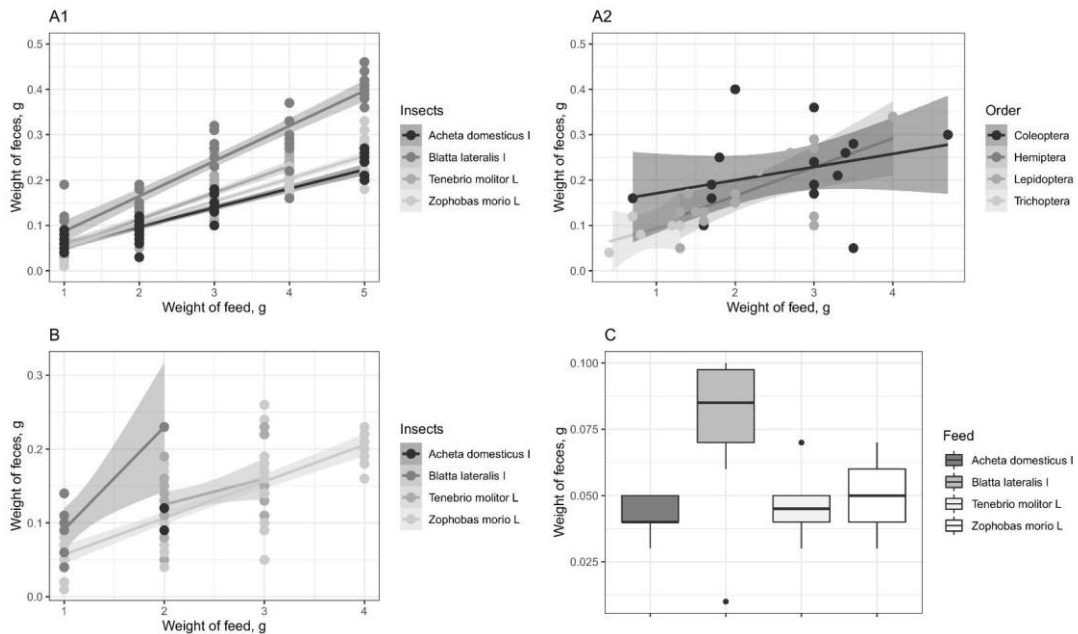


Рис. 13. Візуалізація результатів розрахунків лінійних моделей з 95 % довірчими інтервалами для маси посліду щодо маси корму: *N. noctula* (A1 – кормові комахи, A2 – дикі комахи) та *E. serotinus* (B). Розподіл маси посліду *P. kuhlii* (C) на кормові види (маса корму 1 г). Відзначається стадія метаморфозу: L - личинка та I - імаго.

## ЕПІДЕМІОЛОГІЧНИЙ МОНІТОРИНГ: ВИЗНАЧЕННЯ ВІРУСНИХ, БАКТЕРІАЛЬНИХ ТА ГРИБНИХ ЗБУДНИКІВ ХВОРОБ У РУКОКРИЛИХ

Рукокрилі дуже рухливі тварини, можуть здійснювати переніс різних інфекційні агентів й патогенів на великі відстані, обмінюючись із іншими видами рукокрилих, а можливо, й іншими хребетних. В Україні ступінь вивченості патогенів, що пов'язані із рукокрилим, дуже низька (van Weezer et al., 2015; Yarchenko et al., 2017). Нами проведено дослідження з напрямів: вірусні та бактеріальні агенти, що пов'язані з рукокрилими, та потенційні грибні (мікобіота) патогени, що можуть інфікувати рукокрилих. Результати всеукраїнського дослідження рукокрилих (лише знайдених вже загиблими) за нашою участю на предмет виявлення вірусу сказу описані у роботі van Weezer et al., 2015. Загалом проаналізовано 106 проб мозку *N. noctula* та *E. serotinus*. Жодного позитивного випадку від *N. noctula* не отримано, проте у 7 % особин *E. serotinus* підтверджено наявність вірусу EBLV-1 (van Weezer et al., 2015). З проб посліду, зібраних від рукокрилих на території Харківського лісопарку, виділено два нових ДНК вірусів із групи *Circoviridae* від *N. noctula* and *P. nathusii* (Kemenesi et al., 2018). Віруси з цієї групи поширені серед рукокрилих не лише в Європі, але й в інших географічних регіонах (Li et al., 2010; Wu et al., 2016), проте ці віруси не призводять до захворювань. На базі ННЦ «Інститут клінічної та ветеринарної медицини» з проб від рукокрилих було виділено 5 бактеріальних агентів, зокрема *Proteus vulgaris* – із 38 % проб, а *Citrobacter freundii*, *Citrobacter diversus*, *Enterobacter aerogenes* та *Pseudomonas aeruginosa* – із 22 % проб рукокрилих (Vlaschenko et al., 2018).

За результатами дослідження печерної мікобіоти в чистих культурах виділили представників 13 родів, що належать до 9 родин, і одного представника класу *Coelomycetes*, які належать до типу *Ascomycota*, *Basidiomycota* і *Zygomycota*. За результатами наших досліджень 2010–2012 рр. (Kravchenko et al., 2015) *P. destructans* (вид, патогенний для рукокрилих) не виявлено у жодному з досліджених підземель. Представники рода *Geomyces* виявлені в двох локалітетах – Гуменецькі штольні та печера «Лівобережна» (комплекс Саблінських штолен). У Гуменецьких штольнях наявність *P. destructans* раніше було підтверджено на покровах рукокрилих (Peuchmaille et al., 2011) та зареєстровано нами візуально, але у забраних нами пробах не виявлено.

## ВИСНОВКИ

У дисертації представлені результати вивчення видового складу, поширення, популяційної структури та динаміки, сезонних міграцій та живлення рукокрилих на території країн Східної Європи. Встановлено, що урбанізовані ландшафти є основними територіями змін видового складу та популяційної структури рукокрилих в умовах антропоцену, показана стабільність угруповань рукокрилих у природних ландшафтах, впроваджено програми моніторингу цих тварин.

1. Видовий склад літніх угруповань рукокрилих листяних лісів Східної Європи (Україна та Росія) налічує 13 видів із 6 родів однієї родини (*Vespertilionidae*). У структурі угруповань переважають види – далекі мігранти з родів *Nyctalus*, *Pipistrellus* та *Vespertilio*, наймасовішим видом є *N. noctula*. Встановлено, що більшість видів рукокрилих використовують ці лісові екосистеми для розмноження, що підтверджує гіпотезу П.П. Стрелкова, згідно з якою лісові ландшафти Східної Європи є основним ядром розмноження більшості мігруючих видів рукокрилих Східної та Центральної Європи.

2. Зимові скупчення рукокрилих у закинутих штольнях (Харківська область) представлені чотирма лісовими осілими видами (*M. daubentonii*, *M. brandtii*, *M. dasycneme* та *Pl. auritus*). Тварини починають переселятися до місць зимівлі у серпні та залишаються там до квітня. За роки моніторингу встановлено, що чисельність рукокрилих варіює з року в рік та впродовж зимових місяців. Встановлено, що рукокрилі переховуються у глибоких щілинах стін пісковика та не доступні для обліку, тобто їхня реальна чисельність значно більша, ніж обліковується.

3. На території міста Харкова (райони міської забудови) знайдено чи спіймано 9 видів рукокрилих 5 родів. У структурі угруповання міста чисельним домінантом є *N. noctula*, на другому місці за результатами різних методів обліків перебувають *E. serotinus* та *P. kuhlii*, інші види мали частку від 2 % та нижчі. Урбанізовані території як штучно створені аналоги скельних ландшафтів є основними центрами змін у фауні рукокрилих Східної Європи, на території міст кожні 20–40 років з'являється новий вид, переважно синантропний, що розширює ареал. Встановлено, що урбанізовані ландшафти мінімально використовуються рукокрилими (за винятком *P. kuhlii*) в періоди розмноження (травень-липень) та накопичення жирових запасів перед зимівлею (вересень-жовтень), а в періоди зимівлі та міграцій тварини масово переселяються до міст.

4. Статеві вікова структура популяцій рукокрилих із територій, що були досліджені (Україна та Росія), може бути узагальнена відповідно до загальноприйнятих уявлень про сезонне розділення самців і самиць рукокрилих. У місцях розмноження влітку (лісові масиви) переважали самиці, а в місцях зимівлі – самці, які залишаються там (або поряд) до настання осінньої міграції, під час якої самиці та молоді тварини повертаються туди та залишаються на зимівлю. Під час зимівлі для більшості видів співвідношення статей 1:1.

Ми робимо узагальнення, що території міст використовуються рукокрилими так само як і скельні, чи гірські ландшафти, відповідно до наявності там самців та ялових самок (окрім *P. kuhlii*).

5. Підтверджена масова осіння міграція рукокрилих на півдні України, зокрема в Гірському Криму, проте у деяких точках, де масову міграцію описано в минулому, підтвердити її у сучасний період не вдалось. Підтверджено наявність міграції рукокрилих на західному узбережжі Чорного моря (Румунія, Туреччина), проте не підтверджено на східному (Грузія). За допомогою аналізу хутра *N. noctula* на вміст стабільних ізотопів гідрогену встановлено, що на території традиційних місць зимівлі мігруючих видів рукокрилих (Турецька Фракія та Румунська Доброджея) все ще зберігається значна частка особин далеких мігрантів із півночі, також вони присутні і на Кавказі (Східна Грузія).

6. У складі живлення *N. noctula* за допомогою метабаркодингу виявлено 79 таксономічних одиниць, із яких 74 – комахи. Найбільш численними серед видів жертв були представники рядів Diptera та Lepidoptera, далі у порядку зменшення – Hemiptera та Coleoptera. Розроблений (вперше) коефіцієнт конверсії для перерахунку маси посліду на масу потенційно з'їдених комах, дав змогу розрахувати потенційний обсяг споживання біомаси комах (від 30 до 400 тонн комах щорічно) у кількісному еквіваленті (на прикладі чотирьох видів для території Харківської області). Коефіцієнт конверсії маси диких комах до маси посліду, як мінімум для *N. noctula*, є достовірним для подальшого широкого застосування.

7. Під час проведення лісгосподарської діяльності, а саме рубок лісу безпосереднього вбивства рукокрилих майже не відбувається, проте значно погіршується придатність лісових біотопів для їхнього існування. Навпаки, у містах рукокрилі масово гинуть у антропогенних пастках, під час реконструкцій та ремонтних робіт. Не оцінено масштабу впливу вітроелектростанцій на рукокрилих в умовах України, які в усьому світі вбивають мільйони кажанів на рік. Потенційною загрозою для рукокрилих в найближчому майбутньому може стати скорочення чисельності комах – їхніх кормових об'єктів.

8. Для збереження лісових видів рукокрилих та відновлення їхніх популяцій необхідна розробка та впровадження правил ведення лісового господарства (в Україні), які б значно обмежили чи повністю унеможливили рубки у старих (старше 90 років) листяних лісах. Розвиток вітроенергетики (без проведення фахової оцінки впливу на рукокрилих) на півдні України загрожує мігруючим рукокрилим, що двічі на рік здійснюють сезонні переміщення між місцями зимівлі на півдні (Румунія, Туреччина, Болгарія) та місцями розмноження на півночі (Україна, Росія, Білорусь). Розвиток зоо-захисного руху в Україні та в інших країнах колишнього СРСР сприяє розвитку мережі центрів із порятунку та реабілітації рукокрилих, а також поширення гуманного ставлення до цих тварин. Ці зміни у ставленні до кажанів та організації їхнього порятунку позитивно впливають на подальше співіснування рукокрилих із людьми в умовах урбанізованих території Східної Європи.

## СПИСОК ОПУБЛІКОВАНИХ ПРАЦЬ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

## Колективна монографія

1. Andersson, P., Barnett, C.L., Beresford, N.A., ..., Vlaschenko, A., ..., & Yankovich, T. (2014). *Handbook of parameter values for the prediction of radionuclide transfer to wildlife* (pp. 212). Vienna: International Atomic Energy Agency (Technical reports series, ISSN 0074–1914, 479).

## Статті у журналах, що входять до міжнародних наукометричних баз:

2. Alberdi, A., Razgour, O., Aizpurua, O., Novella-Fernandez, R., Aihartza, J., Budinski, I., Garin, I., Ibanez, C., Izagirre, E., Redelo, H., Russo, D., Vlaschenko, A., ..., & Gilbert, M. T. P. (2020). DNA metabarcoding and spatial modelling link diet diversification with distribution homogeneity in European bats. *Nature Communications*, *11*, 1154. Scopus, **Q1** (Особистий внесок: збір польових даних, участь у обробці результатів).

3. Măntoiu, D., Kravchenko, K., Lehnert, L., Vlaschenko, A., ..., Voigt, C. (2020). Wildlife and infrastructure: impact of wind turbines on bats in the Black Sea coast region. *European Journal of Wildlife Research*, *66*, 44. Scopus, **Q2** (Особистий внесок: участь у польових дослідженнях, підготовка матеріалів до друку).

4. Kravchenko, K., Vlaschenko, A., Lehnert, L., Courtiol, A., Voigt, C. (2020). Generational shift in migratory bats: first-year males lead the way to northward range expansion of wintering sites. *Biology Letters*, *16*, 9. doi: 10.1098/rsbl.2020.0351. Scopus, **Q1** (Особистий внесок: планування та проведення збору даних, обговорення результатів та їх аналіз, підготовка матеріалів до друку).

5. Vlaschenko, A., Prylutska, A., Kravchenko, K., Rodenko, O., Hukov, V., Timofieieva, O., Holovchenko, O., Moiseienko, M., & Kovalov, V. (2020). Regional recapture of bats (Chiroptera, Vespertilionidae) ringed in Eastern Ukraine. *Zoodyversity*, *54*(1), 53-66. Scopus, (Особистий внесок: проведення досліджень, обробка отриманих результатів та їх аналіз, підготовка матеріалів до друку).

6. Vlaschenko, A., Kovalov, V., Hukov, V., Kravchenko, K., & Rodenko, O. (2019). An example of ecological traps for bats in the urban environment. *European Journal of Wildlife Research*, *65*, 20. Scopus, **Q2** (Особистий внесок: проведення досліджень, обробка отриманих результатів та їх аналіз, підготовка матеріалів до друку).

7. Kravchenko, K., Lehnert, S., Vlaschenko, A., & Voigt, C. (2019). Multiple isotope tracers in furkeratin discriminate between mothers and offspring. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, *33*, 907–913. Scopus, **Q1** (Особистий внесок: проведення польових досліджень, збір проб).

8. Vlaschenko, A., & Naglov, A. (2018). Results of the 10-year monitoring of bat (Chiroptera: Vespertilionidae) winter aggregation from the North-eastern Ukraine (Liptsy mines, Kharkiv region). *Vestnik Zoologii*, *52*(5), 395-416. Scopus, **Q3** (Особистий внесок: проведення досліджень, обробка отриманих результатів та їх аналіз, підготовка матеріалів до друку).

9. Szentiványi, T., Kravchenko, K., Vlaschenko, A., & Estók, P. (2018). First record of Laboulbeniales (Fungi: Ascomycota) infection on bat flies (Diptera: Nycteribiidae) from the Caucasus region. *Folia Entomologica Hungarica*, *79*, 1-8. (Особистий внесок: проведення польових досліджень, збір проб).

10. Kravchenko, K., Vlaschenko, A., Prylutska, A., Rodenko, O., Hukov, V., & Shuvaev, V. (2017). Year-round monitoring of bat records in an urban area: Kharkiv (NE Ukraine), 2013, as a case study. *Turkish Journal of Zoology*, *41*, 530-548. Scopus, **Q3** (Особистий внесок:

проведення досліджень, обробка отриманих результатів та їх аналіз, підготовка матеріалів до друку).

11. Kemenesi, G., Zana, B., Kurucz, K., Foldes, F., Urban, P., Vlaschenko, A., Kravchenko, K., ..., Jakab, F. (2017). High diversity of replication-associates protein encoding circular DNA viruses in guano samples of European bats. *Archives of Virology*, 163(3), 671-678. Scopus, **Q2** (Особистий внесок: проведення польових досліджень, збір проб).

12. Vlaschenko, A., Kravchenko, K., Prylutska, A., Ivancheva, E., Sitnikova, E., & Mishin, A. (2016). Structure of summer bat assemblages in forest of European Russia. *Turkish Journal of Zoology*, 40, 876-893. Scopus, **Q3** (Особистий внесок: проведення досліджень, обробка отриманих результатів та їх аналіз, підготовка матеріалів до друку).

13. Vlaschenko, A., Hukov, V., Naglov, A., Prylutska, A., Kravchenko, K., & Rodenko, O. (2016). Contribution to ecology of Brandt's Bat, *Myotis brandtii* (Chiroptera, Vespertilionidae), in the North-eastern Ukraine: comparison of local summer and winter bat assemblages. *Vestnik zoologii*, 50(3), 231-240. Scopus, **Q3** (Особистий внесок: проведення досліджень, обробка отриманих результатів та їх аналіз, підготовка матеріалів до друку).

14. Kravchenko, K., Vlaschenko, A., Prylutsky, O., & Prylutska, A. (2015). A Search of *Geomyces destructans*, a Dangerous Pathogen of Bats, in Caves of Eastern Europe. *Russian Journal of Ecology*, 46(5), 397-400. doi: 10.1134/S1067413615050124. Scopus, **Q3** (Особистий внесок: проведення досліджень, обробка отриманих результатів та їх аналіз, підготовка матеріалів до друку).

15. Gashchak, S., Vlaschenko, A., Estok, P., & Kravchenko, K. (2015). New long-distance recapture of a Noctule (*Nyctalus noctula*) from Eastern Europe. *Hystrix, the Italian Journal of Mammology*, 26(1), 59-60. Scopus, **Q1** (Особистий внесок: проведення досліджень, обробка отриманих результатів та їх аналіз, підготовка матеріалів до друку).

16. Gukasova, A., & Vlaschenko, A. (2011). Effectiveness of mist-netting of bats (Chiroptera, Mammalia) during the non-hibernation period in oak forests of Eastern Ukraine. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 54A(1-2), 77-93. (Особистий внесок: проведення досліджень, обробка отриманих результатів та їх аналіз, підготовка матеріалів до друку).

17. Gukasova, A., Vlaschenko, A., Kosenkov, G., & Kravchenko, K. (2011). Bat fauna and structure of bat (Chiroptera) assemblage of the National Park "Smolensk Lakeland", Western Russia. *Acta Zoologica Lituanica*, 21(2), 173-180. (Особистий внесок: проведення досліджень, обробка отриманих результатів та їх аналіз, підготовка матеріалів до друку).

18. Vlaschenko, A., Gashchak, S., Gukasova, A., & Naglov, A. (2010). New record and current status of *Nyctalus lasiopterus* in Ukraine (Chiroptera: Vespertilionidae). *Лунх, n. s. (Praha)*, 41, 209-216. (Особистий внесок: проведення досліджень, обробка отриманих результатів та їх аналіз, підготовка матеріалів до друку).

19. Gashchak, S. P., Beresford, N. A., Maksimenko, A., & Vlaschenko, A. S. (2010). Strontium-90 and caesium-137 activity concentrations in bats in the Chernobyl exclusion zone. *Radiation and Environmental Biophysics*, 49(4), 635-644. Scopus, **Q2** (Особистий внесок: проведення досліджень, підготовка матеріалів до друку).

**Статті у журналах, що входять до переліку наукових фахових видань, рекомендованих МОН України:**

20. Прилуцкая, А. С., & Влащенко, А. С. (2013). Материалы по распространению рукокрылых, по итогам работы контакт-центра в Харькове (2008-2013 гг.). «Биологические

системы» *Вестник Черновицкого национального университета, Биология*, 5(4), 532-537. (Особистий внесок: проведення досліджень, обробка отриманих результатів та їх аналіз, підготовка матеріалів до друку).

21. Влащенко, А. С., Гукасова, А. С., & Шаповалов, А. С. (2012). Матеріали по фауні та екології рукокрилих (Chiroptera) Белгородської області. *Вестник Санкт-Петербурзького університету*, 3(3), 3-11. (Особистий внесок: проведення досліджень, обробка отриманих результатів та їх аналіз, підготовка матеріалів до друку).

22. Влащенко, А. С., Годлевская, Е. В., Кравченко, К. А., Тищенко, В. Н., Гукасова, А. С., & Судакова, М. В. (2012). Матеріали по фауні рукокрилих Національного природного парку «Голосеевський». *Заповідна справа в Україні*, 18(1-2), 51-58. (Особистий внесок: проведення досліджень, обробка отриманих результатів та їх аналіз, підготовка матеріалів до друку).

23. Влащенко, А. С. (2012). Результати кільцевання рукокрилих (Chiroptera) на території Харківської області (за період 2002-2012 гг.). *Вісник Національного науково-природничого музею*, 10, 31-41.

24. Бучко, В., Влащенко, А., Кравченко, К., Судакова, М., Гукасова, А., & Кусьнеж, О. (2011). Матеріали до фауни рукокрилих (Chiroptera) Галицького національного природного парку (Івано-Франківська область). *Вісник Львівського університету. Серія: біологічна*, 55, 146-159. (Особистий внесок: проведення досліджень, обробка отриманих результатів та їх аналіз, підготовка матеріалів до друку).

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

26. Влащенко, А. С., & Гукасова, А. С. (2010). Фауна та населення рукокрилих (Chiroptera) проєктуваного заказника «Яремівський» (Харківська область). *Заповідна справа в Україні*, 16(2), 64-70. (Особистий внесок: проведення досліджень, обробка отриманих результатів та їх аналіз, підготовка матеріалів до друку).

27. Влащенко, А. (2009). Сучасний стан вечірниць малої (Chiroptera) на території Харківської області. *Вісник Львівського університету. Серія: біологічна*, 51, 145-156.

28. Влащенко, А. С., & Гукасова, А. С. (2009). Розробка методу інвентаризації видового складу та структури населення рукокрилих. *Заповідна справа в Україні*, 15(1), 49-57. (Особистий внесок: проведення досліджень, обробка отриманих результатів та їх аналіз, підготовка матеріалів до друку).

29. Влащенко, А. С. (2008). Соотношение полов у четырех видов рукокрылых на северо-востоке Украины. *Вісник Харківського національного університету ім. В.Н. Каразіна. Серія: біологія*, 814(7), 65-73.

#### **Статті в інших журналах і збірниках наукових праць:**

30. Timofieieva, O., Nukov, V., Kovalov, V., & Vlaschenko, A. (2019). How to make bat's life easier: a new method of chemiluminescent light tags attachment. *Journal of Bat Research & Conservation*, 12(1), 5-9. (Особистий внесок: проведення досліджень, обробка отриманих результатів та їх аналіз, підготовка матеріалів до друку).

31. Роденко, Е. Е., Кравченко, К. А., Влащенко, А. С., Чепижная, А. С., Суворова, А. Д., & Прилуцкая, А. С. (2014). Новая находка рыжих вечерниц (*Nyctalus noctula*) в зимнее время в г. Полтаве (Украина). *Plecotus et al.*, 17, 29-38. (Особистий внесок: проведення досліджень, обробка отриманих результатів та їх аналіз, підготовка матеріалів до друку).

32. Влащенко, А. С. (2011). История исследований и кадастр находок рукокрылых (Chiroptera) на территории Харьковской области в XIX и XX столетиях. *Plecotus et al.*, 14, 26-54.

33. Гащак, С. П., Влащенко, А. С., & Наглов, А. В. (2009). Результаты изучения фауны и радиоактивного загрязнения рукокрылых Чернобыльской зоны отчуждения в 2007-2009. *Проблеми Чорнобильської зони відчуження*, 9, 102-124. (Особистий внесок: проведення досліджень, обробка отриманих результатів та їх аналіз, підготовка матеріалів до друку).

34. Гащак, С. П., Влащенко, А. С., Наглов, А. В., Кравченко, К. А., & Гукасова, А. С. (2013). Фауна рукокрылых зоны отчуждения в контексте оценки природоохранного значения ее участков. *Проблеми Чорнобильської зони відчуження*, 11, 56-79. (Особистий внесок: проведення досліджень, обробка отриманих результатів та їх аналіз, підготовка матеріалів до друку).

#### **Тези доповідей та короткі повідомлення, що засвідчують апробацію матеріалів дисертації:**

35. Гукасова, А. С., Елагина, Д. В., Судакова, М. В., Кривохижая, М. В., Пыршев, К. А., Гирич, М. С., & Влащенко, А. С. (2008). Значения массы тела и длины предплечья у рукокрылых в период начала самостоятельных полетов зверьков. В *Збірник тез III Міжнародної конференції молодих науковців, «Біологія: від молекули до біосфери»* (с. 361-362). Харків.

36. Vlaschenko, A., & Gukasova, A. (2009). Phenology of bat migration in Kharkov City (North-Eastern Ukraine). In *Abstracts of the 1<sup>st</sup> International Symposium on Bat Migration* (p. 77). Berlin.

37. Гукасова, А. С., & Влащенко, А. С. (2008). Характеристика массы тела рыжих вечерниц (Chiroptera) на территории Харьковской области (Украина). В *Сборник тезисов 12-ой Международной Пуцинской школы-конференции молодых ученых, «Биология – наука XXI века»* (с. 291). Пушино.

38. Гукасова, А. С., & Влащенко, А. С. (2008). Порівняльна характеристика двох способів відлову рудих вечірниць (*Nyctalus noctula* Schreber, 1774) (Chiroptera: Vespertilionidae). В *Тези доповідей IV Міжнародної конференції студентів та аспірантів «Молодь і поступ біології»* (с. 250-251). Львів.

39. Харякова, М. В., & Влащенко, А. С. (2008). Сезонна динаміка ваги у нічниці водяної (*Myotis daubentonii* Kuhl, 1817) (Chiroptera: Vespertilionidae) на території Харківської області. В *Тези доповідей IV Міжнародної конференції студентів та аспірантів «Молодь і поступ біології»* (с. 276-277). Львів.

40. Гукасова, А. С., & Влащенко, А. С. (2009). Структура угруповання та просторове розміщення рукокрилих (Chiroptera) на зимівлі у печерах Харківської області. В *Збірник тез V Міжнародної наукової конференції студентів і аспірантів «Молодь і поступ у біології»*, 1 (с. 143-144). Львів.

41. Gukasova, A., & Vlaschenko, A. Bat fauna primary inventory and monitoring using mist nets. In *Abstracts of the 15<sup>th</sup> International Bat Research Conference* (p. 157). Prague.

42. Gashchak, S., Vlaschenko, A., Naglov, A., & Beresford, N. (2010). Bat fauna in Chernobyl Exclusion Zone. In *Abstracts of the 15<sup>th</sup> International Bat Research Conference* (p. 143). Prague.

43. Vlaschenko, A., & Gukasova, A. (2011). Observation of daylight migration of *Nyctalus noctula* in NE Ukraine (Chiroptera: Vespertilionidae). *Lynx, n. s. (Praha)*, 42, 275-276.



44. Kravchenko, K. A., Vlaschenko, A. S., & Voigt, C. G. (2013). Bat migration in the South of Ukraine – an arena of intensive development of wind power facilities. In *Abstracts of 3rd International Berlin Bat Meeting: Bats in the Anthropocene* (p. 151). Berlin.
45. Vlaschenko, A. S., Kravchenko, K. A., & Gukasova, A. S. (2013). New winter aggregation of *N. noctula* in cities of NE Ukraine: evolution step in anthropocene or ecological trap? In *Abstracts of 3rd International Berlin Bat Meeting: Bats in the Anthropocene* (p. 86). Berlin.
46. Kravchenko, K. A., Vlaschenko, S. A., Klochko, A. N., & Gukasova, A. S. (2013). Seasonal changes of bat assemblage in primeval beech forest of Crimea. In *International Conference Primeval Beech Forests “Reference System of the Management and Conservation of Biodiversity, Forest Resources and Ecosystem Services”* (p. 109). Lviv.
47. Kravchenko, K. A., Vlaschenko, S. A., & Gukasova, A. S. (2013). Bats in Kharkov city – urban residence is not for all. In *I Ogólnopolska studencka konferencja Teriologiczna* (p. 21). Wrocław. (In Polish)
48. Kravchenko, K., Gukasova, A., & Vlaschenko, A. (2013). The method of inventory and monitoring of summer bat population by using ultra-thin mistnets. In *Streszczenia materiałów konferencji Ogólnopolska Konferencja Chiropterologiczna Wypracowanie czynnych doświadczeń projektu “Ochrona podkowca małego w Polsce”* (pp. 26-27). Krynica Zdroj. (In Polish)
49. Kravchenko, K. A., Vlaschenko, A., S., & Voigt, C. C. (2014). The hydrogen stable isotopes  $\delta^2\text{H}$  analysis in research of changes in migration status of *Nyctalus noctula* in Eastern Europe. In *Abstracts of the XXIII Polish Chiropterological Conference* (p. 25). Poznan. (in Polish)
50. Prylutska, A. S., Vlaschenko, A. S., Kravchenko, K. A., & Rodenko, E. (2014). Bat rehabilitation during winter in Kharkiv, Ukraine (Rehabilitacja nietoperzy w okresie zimowym w Charkowie, Ukraina). In *Abstracts of the XXIII Polish Chiropterological Conference* (p. 35). Poznan. (in Polish)
51. Влащенко, А. С., & Наглов, А. В. (2014). Пещерные монастыри и церкви как места зимовок рукокрылых в Восточной Европе. В *Христианские пещерные комплексы Восточной Европы: тезисы международной научно-практической конференции* (с. 32-33). Воронеж: издательство «Истоки».
52. Влащенко, А. С., Гуков, В. С., Кравченко, К. А., Наглов, А. В., Роденко, Е. Е., & Суворова, А. Д. (2014). Микроклиматические и биологические исследования штолен Харьковской области. В *«Освоение подземного пространства Харьковщины»: Материалы V научно-практической конференции* (с. 19-21). Харьков: ИСК «Авантаж».
53. Vlaschenko, A., Kravchenko, K., Prylutska, A., Gukov, V., Suvorova, A., & Rodenko, O. (2015): Seasonal movement of bats in big city area (Kharkiv, NE Ukraine). In *Abstracts of 4<sup>th</sup> International Berlin Bat Meeting: Movement Ecology of Bats* (p. 140). Berlin.
54. Van Weezep, E., Godlevska, L. V., Prylutska, A. S., Vlaschenko, A. S., Lina, P. H. C., & Kooi, E. A. (2015). First specific data on the occurrence of EBLV in bats from Ukraine. In *Abstracts of 4<sup>th</sup> International Berlin Bat Meeting: Movement Ecology of Bats* (p. 140). Berlin.
55. Rodenko, O., Gukov, V., Vlaschenko, A., Shuvaev, V., Suvorova, A., Prylutska, A., & Kravchenko, K. (2015). Bat assemblage in Kharkov city during breeding and migration time. In *Abstracts of the 3th Student Teriological Conference* (p. 11-12). Wrocław.
56. Kemenesi, G., Zana, B., Kurucz, K., Vlaschenko, A., Kravchenko, K., Budinski, I., Szodoray, F., Gorfal, T., Banyai, K., & Jakab, F. (2016). High diversity of replication-associated protein encoding circular viruses in guano samples of European bats. In *International Journal of Infectious Diseases*, 535 (p. 122).

57. Mantoiu, D., Kravchenko, K., Lehnert, L., Kramen-Schadt, S., Vlaschenko, A., Mirea, I-C., Stanciu, C-R., Popescu-Mirceni, R., Zaharia, R., Chisamera, B., Chachula, O., Nistorescu, M., Molodovan, O., & Voigt, C. (2016). Bat migration in the western Black Sea area: stable isotopes analysis ( $\delta^{2}\text{Hf}$ ), ultrasound monitoring and wind turbine mortality events. 2016. In *Abstract of International Zoological Congress of "Grigore Antipa" Museum* (pp. 74-75). Bucharest, Romania.
58. Kravchenko, K., Vlaschenko, A., Yatsjuk, Y., & Prylutska, A. (2016). Structure of summer bat assemblages in deciduous forest of Eastern Europe. In *Abstracts of the 4th Student Teriological Conference* (pp. 25-26). Wroclaw.
59. Vlaschenko, A., Kravchenko, K., Hukov, V., Prylutska, A., & Rodenko, O. (2017). Contribution to bat longevity studies in Ukraine. In *Abstract of 5<sup>th</sup> International Berlin Bat Meeting: "Are bats special?"* (p. 58). Berlin, Germany.
60. Poliakova, D., Zozula, V., Vlaschenko, A., Kravchenko, K., Prylutska, A., Hukov, V., Rodenko, O., Zhilkina, N., & Zhilkin, A. (2017). Bat rehabilitation for welfare and research: results from Ukraine. In *Abstract of 5<sup>th</sup> International Berlin Bat Meeting: "Are bats special?"* (p. 101). Berlin, Germany.
61. Kravchenko, K., Vlaschenko, A., Lehnert, L., & Voigt, C. (2017). Changes in migration status of bats revealed by stable isotopes. In *Abstract of EAB 2017 "Ecology Across Borders"*. Ghent, Belgium.
62. Herdina, A., Nugraha, T., Semiadi, G., Haase, A., Lina, P., Godlevska, L., Vlaschenko, A., & Metscher, B. (2017). Bat Development: Interspecies Differences in Baculum, Ossification Patterns. In *The FASEB Journal*, 30(1), Suppl.: 1039.3.
63. Holovchenko, O., Kravchenko, K., & Vlaschenko, A. (2017). Whose females are larger? Sex dimorphism in skull parameters of two air-hawking Vespertilionidae bats. In *Abstract of The Ninth International Zoological Congress of "Grigore Antipa" Museum* (pp. 102-103). Bucharest, Romania.
64. Prylutska, A., Vlaschenko, A., Kravchenko, K., Rodenko, O., Holovchenko, O., Kovalov, V., Hukov, V., & Domanska, A. (2017). Results of Bat Rehabilitation Center work during 2012-2017, Kharkiv, Ukraine. In *Abstract of XXVI Ogólnopolska Konferencja Chiropterologiczna* (p. 30). Wieżyca, Poland.
65. Domanska, A., Prylutska, A., Vlaschenko, A., Holovchenko, O., Kovalov, V., & Orlenko, A. (2017). Bat treatment experience in Bat Rehabilitation Center of Feldman Ecopark in 2017 year. In *Abstract of XXVI Ogólnopolska Konferencja Chiropterologiczna* (p. 44). Wieżyca, Poland.
66. Holovchenko, O., Kravchenko, K., Vlaschenko, A., Kovalov, V., & Rodenko, O. (2017). Craniometry of serotine bat *Eptesicus serotinus* (Schreber, 1774) from Eastern Ukraine. In *Abstract of V Ogólnopolska Studencka Konferencja Teriologiczna* (pp. 61-62). Poznan, Poland.
67. Vlaschenko, A. S., & Prylutska, A. S. (2018). The Bat Rehabilitation Center of the "Feldman Ecopark", Kharkiv, Ukraine / Das Bat Rehabilitation Center des „Feldman Ecoparks“, Charkiw, Ukraine. *Nyctalus (N.F.) Berlin*, 19(2), 158-161. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.12508.03205>
68. Kravchenko, K., Kovalov, V., Timofieieva, O., Rodenko, O., & Vlaschenko, A. (2018). Places of pre-hibernation foraging activity of *Nyctalus noctula* (Vespertilionidae, Chiroptera) in Eastern Ukraine. In *Abstract of The International Zoological Congress of "Grigore Antipa" Museum* (p. 138). Bucharest, Romania.
69. Vlaschenko, A., Kovalov, V., Tovstukha, I., Kravchenko, K., Domanskaya, A., Holovchenko, O., Hukov, V., Timofieieva, O., Rodenko, O., Muzyka, D., & Prylutska, A. (2018).

Bats as natural reservoir and potential vector of zoonotic pathogens in modern urban environment. In *Abstract of 3rd Annual BTRP Ukraine Regional One Health Research Symposium* (p. 347). Kyiv, Ukraine.

70. Kravchenko, K., Vlaschenko, A., Lehnert, L., & Voigt, C. (2018). Changes in migratory status of bats revealed by stable isotopes. In *Abstract of Deutsches Treffen fur Fledermausforschung*. Heidesee, Germany.

71. Tovstukha, I., Vlaschenko, A., Kovalov, V., Kravchenko, K., Orlenko, A., & Orlenko, E. (2018). White blood cells as an indicator of immunological status of bats. In *Abstract of Deutsches Treffen fur Fledermansforschung*. Heidesee, Germany.

72. Timofieieva, O., Vlaschenko, A., Swiergosz-Kowalewska, R., & Laskowski, R. (2020). Do differences in ecological strategies influence heavy metals accumulation in two European bat species. In *Abstract of German Bat Research Meeting 2020* (p. 71). Frauenchiemsee, Germany.

73. Влащенко, А. С., Прилуцька, А. С., Кравченко, К. О., Гуков, В. С., Роденко, О. Є., Тимофеева, О. В., Моїсеєнко, М. А., Ковальов, В. В., Богодіст, В. Д., Юр'єва, Т. Р., Некрутов, І. В., Товстуха, І. А., Доманська, А. Д., Шанюк, Н. І., & Рощупкін, А.А. (2020). Як змінити світ: стисла історія найбільшого у Східній Європі проекту з порятунку кажанів, а також екологічної освіти населення щодо цих тварин. *Моніторинг та охорона біорізноманіття в Україні. Серія: «Conservation Biology in Ukraine»*, 16(2), 30–37. Київ, Україна.

**Влащенко А.С. Лісові види рукокрилих (Chiroptera: Mammalia) Східної Європи в умовах антропоцену: моніторинг та природоохоронний менеджмент.** – Рукопис.

Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук за спеціальністю 03.00.08 – зоологія. – Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України. – Київ, 2021.

Дисертаційна робота присвячена вивченню видового складу, поширення, популяційній динаміці та моніторингу рукокрилих на території Східної Європи. Протягом двох десятиріч (з 1999 р.) рукокрилих вивчали на території України та Європейської Росії, а також разово на території таких країн як Румунія, Туреччина та Грузія. Матеріалом для дисертаційного дослідження слугує вибірка (біометрично оброблених) у більш ніж 30000 особин рукокрилих 32 видів, а також результати акустичних досліджень, генетичних (аналіз складу живлення, та патогенів), лабораторних (аналіз складу водню) та експериментальних.

Встановлено, що урбанізовані ландшафти є основними територіями змін видового складу та популяційної структури рукокрилих в умовах антропоцену. Для території м. Харків показано, що кожні 20–40 років з'являється новий вид рукокрилих, переважно синантропний, що розширює ареал. Показана стабільність літніх угруповань лісових видів рукокрилих у природних ландшафтах, впроваджено програми моніторингу цих тварин (зимові та цілорічні). Досліджено та описано структуру літніх угруповань рукокрилих лісових ландшафтів країн Східної Європи, де переважають види – далекі мігранти (роди *Nyctalus*, *Pipistrellus* та *Vespertilio*); чисельність осілих видів з роду *Myotis* залежить від наявності або відсутності водойм у кожному конкретному місці. Уточнено біотопічні преференції лісових видів в умовах лісових ландшафтів (наявність водойм та вік листяного лісу), і вплив рубок лісу на щільність популяції та видовий склад рукокрилих (територія

Харківської області). Чотири лісові види рукокрилих (*M. daubentonii*, *M. brandtii*, *M. dasycneme* та *Pl. auritus*) формують численні зимові скупчення у підземеллях Харківської області.

Переважає більшість видів рукокрилих відомих для Харківської області знайдені також на території міста Харкова (райони міської забудови). Проте частка видів значно змінюється впродовж сезонів, міські території (чи урбанізовані ландшафти) мінімально використовуються рукокрилими (за винятком *P. kuhlii*) в періоди життєвого циклу, коли потрібно багато корму – комах; і навпаки, в періоди життєвого циклу, коли кажанам не потрібно багато їжі вони масово переселяються до міст. Встановлено, що розвиток зоо-захисного руху в Україні та в інших країнах колишнього СРСР сприяє розвитку мережі центрів з порятунку та реабілітації рукокрилих, а також поширення гуманного ставлення до них. Ці зміни у ставленні до кажанів та організації їхнього порятунку безумовно позитивно впливають на подальше співіснування рукокрилих із людьми в умовах урбанізованих і сільських ландшафтів.

Результати, отримані різними методами (перелови окільцованих рукокрилих та оцінювання вмісту ізотопів водню у хутрі тварин), підтверджують наявність осілої популяції *N. noctula* (м. Харків). Показано історію її формування (за 20 років). Статеві-вікова структура популяції рукокрилих обстежених територій узагальнена: в місцях розмноження (лісові масиви) переважали самиці, а в місцях зимівлі (місто Харків, штольні, де зимують кажани) – самці, які залишаються там (або поряд) до настання осінньої міграції, під час якої молоді кажани та самиці повертаються туди та залишаються на зимівлю. Під час зимівлі для більшості видів співвідношення статей 1:1.

Поєднуючи результати польових досліджень та оцінку вмісту ізотопів водню у хутрі представлена сучасна картина міграційної активності рукокрилих на півдні України та на території країн Чорноморського басейну. Встановлено, що на території традиційних місць зимівлі видів рукокрилих, що мігрують (Турецька Фракія та Румунська Доброджея) все ще зберігається значна частка особин *N. noctula* – далеких мігрантів з півночі, також вони присутні на Кавказі (Східна Грузія).

Представлено перелік видів комах та інших артропод у складі живлення рукокрилих, отриманий за допомогою генетичних методів аналізу (метабаркодинг). Поєднавши: результати експерименту годування рукокрилих у неволі та збори їхнього посліду у природному середовищі вперше розраховано коефіцієнт конверсії – перерахунку маси посліду на масу потенційно з'їдених комах. Показано, що обсяги споживання комах (відповідно до нашої екстраполяції) становлять від 30 до понад 400 тонн щорічно для території Харківської області. Зазначені оцінки є першою оцінкою споживання обсягів комах кажанами для України. Коефіцієнт конверсії маси диких комах до маси посліду, як мінімум для *N. noctula*, достовірний і рекомендований для подальшого широкого застосування.

За результатами пошуку вірусних і бактеріальних агентів у рукокрилих на території Харківської області виділено два нових для науки ДНК віруси з групи *Circoviridae* (не є патогенними об'єктами). За результатами обстеження штолень, де зимують рукокрилі (Харківська та Запорізька області), збудника синдрому білого носу (*P. destructans*) не виявлено.

**Ключові слова:** рукокрилі, Chiroptera, урбанізація, поширення, екосистеми листяних лісів, моніторинг, зимова сплячка, популяційна динаміка, статеві структура популяції, міграції, стабільні ізотопи водню, метабаркодинг, комахи, збудники інфекції, інфраструктурні об'єкти.

**Vlaschenko A.S. Forest-dwelling bats (Chiroptera: Mammalia) of Eastern Europe in Anthropocene, monitoring and conservation management.** – A manuscript.

A thesis to obtain the scientific degree of Doctor of Biological Sciences in the speciality 03.00.08 – Zoology. – I. I. Schmalhausen Institute of Zoology, National Academy of Sciences of Ukraine. – Kyiv, 2021.

Bat species composition and distribution, assemblage and population structure, and population dynamic, and results of monitoring programs for the area of countries of Eastern Europe are presented in the doctoral thesis. Distribution and population structure of bats have been being studied in the vast areas of Ukraine and European Russia since 1999, one-time expeditions were conducted in Georgia, Turkey, and Romania. The data set for the dissertation is more than 30000 handed individuals of 32 bat species. Field, acoustics, genetics, stable isotope, laboratory, and captivity experimental methods were applied in the research also.

It was found that the structure of summer forest-dwelling bat assemblages were dominated by migratory species (genera *Nyctalus*, *Pipistrellus*, and *Vespertilio*), and most often the mass species is *N. noctula* (ranged from 40% to 70%); the number of species of the genus *Myotis* depends on the presence or absence of water bodies in each location that was studied; the ratio of long-distance migratory bat species ranged along the gradient of natural zones of Eastern Europe from south to north, as follows: the ratio of *V. murinus* and *P. nathusii* increases to the north, and the ratio of *P. pygmaeus* in the opposite direction, to the south; and most bat species from the assemblages breed in forest ecosystems (from 75 to 100% of the bat species found in each site). The hypothesis of P.P. Strelkov (1997) was justified, that the forest areas of Eastern Europe are the main breeding core for most long-distance migratory bat species.

We discovered that *N. leisleri*, *M. brandtii* and *P. pygmaeus* are most associated with mature (100 years or older) oak forests, *P. nathusii* and *M. dasycneme* are most common in landscapes with the presence of artificial water reservoirs, and *M. daubentonii* with floodplains. Three synanthropic species (*P. kuhlii*, *E. serotinus* and *V. murinus*) were rare in our sample because they are more common in urban and rural landscapes. The lowest volume of bat population density (b/h index) was in areas with forests on watersheds far from large rivers and in isolated forests surrounded by agricultural landscape. Clear forest cuttings more negatively affected the bat population density in forests far from water-bodies.

We compared four cases of forest bat assemblages surveys over two time periods (the middle of the XX century - the beginning of the XXI) in Ukraine and temperate regions of European Russia. It is shown that the largest changes in the species composition of bats and the ratio of species from different ecological groups have undergone in the Kharkiv Forest-park (forest on the border with the city). The comparison of the bat fauna from all four areas shows that the largest increase of bat species has happened in the urban forest of Kharkiv Forest-park (5 out of 10 species underwent changes). In contrast, numbers of bat species in strictly protected forests remained almost constant, with only 1 or 2 species changing their status. In summary, this comparison with other forested areas shows that landscape alterations in Kharkiv Forest-park case have affected a number of bat species, particularly *N. lasiopterus* and *N. leisleri* and the structure of the assemblage, we demonstrate that cities are the centers of changes in the bat fauna from which species are resettled in the landscapes surrounding cities, but not vice versa.

The main practical recommendation for protection of habitats of forest-dwelling bats is to reject or to prohibit sanitary and/or clear cuttings in deciduous forests older than 90 years. Implementation of this restriction in Ukraine forests will be an important step for long-term maintenance and recovery of the population number of migratory species.

Four forest-dwelling bat species (*M. daubentonii*, *M. brandtii*, *M. dasycneme*, and *Pl. auritus*) hibernate in abandoned mines in North-eastern Ukraine. Bats move to wintering places from breeding areas in August and remain there until April. The number of bats varies from year to year, and during the winter months. According to the results of long-term monitoring, any multi-years trends of increasing or decreasing in the number of bats in the mines were not noted. Due to the results of photo-traps shooting inside the mines, it was found that bats hiding in deep crevices of sandstone, respectively, can not be accounted for by researchers. Finally, according to the results of inventory of all known abandoned underground objects on the territory of Eastern Ukraine, we had identified two mine's systems with the most numerous bat winter aggregations: Liptsy and Tetlega mines (Kharkiv region). According to the results of our extrapolations, bat numbers can reach up to 1000 bats in each of the mine's systems.

Maximum age was determined by the results of recapture of ringed bats for some species (8 years for *M. daubentonii*, *M. brandtii*, *M. nattereri*, *N. noctula*; 9 years for *M. dasycneme*, and 12 for *E. serotinus*, respectively). For *N. noctula*, wintering in the Kharkiv age population was determined based on the results of recapture too. The biggest proportion of individuals of both sexes among *N. noctula* belonged to the age classes younger than 2 years, the oldest individual in our sample was a male (8 years); at the same time among age classes from "up to 4" to "up to 6 years" there were more females than males. On the basis of the results of recaptures of ringed bats, one long-distance case of movement of *N. noctula* (800 km, Ukraine-Hungary) was recorded, and 51 local recaptures (more than 0.5 km) were obtained too.

The majority of bat species known to the Kharkiv region are also found in the city of Kharkiv (urban areas). However, the proportion of species varies considerably during the seasons, urban areas (or urban landscapes) are minimally used by bats (with the exception of *P. kuhlii*) during periods of the life cycle when a lot of food is needed - insects; and vice versa during periods of the life cycle when bats do not need a lot of food, they move back to city area. The development of the animal-care movement, both in Ukraine and in other countries of the former USSR, promotes the development of a network of bat rehabilitation and rescue centers. These changes in the public opinion of bats and the organization of their rescue certainly have a positive effect on the further coexistence of bats with humans in urban and rural landscapes.

Combining the results obtained by different methods (recapture of ringed bats and stable hydrogen isotopes concentration in fur) confirmed the presence of a resident population of *N. noctula* (Kharkiv city) and shows the history of its formation (for 20 years). The sex and age structure of bat populations in the studied areas can be generalized: that females predominated in breeding areas (forests), while males that remain in or nearby wintering areas and shelters (Kharkiv, mines) predominate there. In autumn migration this-year-born bats and females return to wintering areas for hibernation. During the winter for most species have sex ratio similar to equal. We generalize that urban areas are used by bats as wintering grounds similar to karst and high elevated mounting areas, according to the presence of males and non-breeding females (except *P. kuhlii*) during summer time.

The results of the inventory of known bat stopping places during the autumn migration in the South of Ukraine, as well as the results of studies of bat migrations in Romania, Turkey (European part) and Georgia are presented. Mass autumn migration of bats in the south of Kherson region, in Zaporizhia region and in the Mountain areas of Crimea has been confirmed. However, in some locations where mass migration has been described in the past it could not be confirmed nowadays (Gola Prystan village, Kherson region). It was shown that the development of wind energy (without a professional environmental assessment of the impact on bats) in the south of Ukraine threatens migrating bats. The presence of bat migration on the West Coast of the Black Sea (Romania, Turkey) has been confirmed, but has not been confirmed in the East

(Georgia). By analyzing the fur of *N. noctula* for the content of stable hydrogen isotopes, it was found that in the territory of traditional wintering places of migrating bat species (Turkish Thrace and Romanian Dobrogea) has a significant proportion of long-distance migrants from the north are still remains, and they are present in the Caucasus (Eastern Georgia) too.

Metabarcoding was used for the first time to study the nutritional composition of *N. noctula*, 79 taxonomic units (OTU) were found, of which 74 were insects. The most numerous among the species of preys were represented by *Diptera* and *Lepidoptera*, then in descending order of *Hemiptera* and *Coleoptera*, respectively.

Combining the results of an experiment on feeding animals in captivity and mist-netting bats in the wild, we developed at first a conversion value for the conversion of the mass of the bat feces to the mass of potentially eaten insects. An estimate of the potential consumption of insect biomass in quantitative equivalent has been developed (on the example of four species of bats for the territory of Kharkiv region). It was shown that the consumption of insects (according to our extrapolation) varies from 30 to more than 400 tons per year for the region. The estimates made and presented by us are the first estimate of the consumption of insects by bats for Ukraine. In addition, the conversion value of the mass of wild insects to the mass of bat feces, at least for *N. noctula*, is likely to be reliable for further widespread use.

The results of the exam for viral and bacterial agents in bats are presented. Two new DNA viruses from the *Circoviridae* group (not pathogenic objects) were isolated from feces samples collected from bats in the Kharkiv region. According to the results of the inspection of the mines where bats wintering (Kharkiv and Zaporizhia regions), the causative agent of white nose syndrome (*P. destructans*) was not detected.

**Key words:** bats, Chiroptera, urbanization, species distribution, deciduous forest ecosystems, monitoring, hibernation, population dynamic, sex population structure, migrations, hydrogen stable isotops, metabarcoding, insects, pathogens, infrastructure facilities.