



КАЖАНИ CHIROPTERA В ЛІСОВИХ ЕКОСИСТЕМАХ: КЛЮЧОВІ ФАКТОРИ ДЛЯ ЗБЕРЕЖЕННЯ ПОПУЛЯЦІЙ

Узагальнено екологічні особливості лісових видів кажанів і ступінь їх зв'язку з лісовими екосистемами, а також значення деяких характеристик лісового середовища для існування популяцій цих видів. Дослідження головно здійснено методом ультразвукової детекції. На прикладі умовно-корінних мішаних і похідних смерекових лісових екосистем Бескидів підтверджено, що просторова структура лісостанів слугує визначальною базою для формування екологічних ніш видів рукокрилих з різними топічними перевагами та кормодобувними стратегіями. Середній показник нічної активності рукокрилих у мішаних лісах становив 140 ВР/ніч і до 15 ВР/ніч – у смерекових. Для мішаних лісостанів характерне істотно більше значення показника видової різноманітності рукокрилих, ніж для смерекових монокультур ($H' = 2,11$ і $1,34$, відповідно). За умови збільшення структурного різноманіття лісостану потенціал середовища проживання та, відповідно, різноманітність видів рукокрилих збільшується. Форми лісового менеджменту, які більш орієнтовані на формування природного складу лісів, дають змогу зберігати певну мозаїчність структури лісостанів, зокрема – складнішу синузальну структуру. Специфічні вимоги до середовища існування характерні тільки для деяких видів-збирачів (*M. bechsteinii* і *M. alcathoe*): старовікові, природні листяні або мішані ліси з перевагою бука. Типові лісові види кажанів (а саме, *Myotis bechsteinii*, *M. alcathoe*, *Barbastella barbastellus*) можуть бути адекватними індикаторами щодо ведення наближеного до природи лісівництва. Значна різноманітність рідкісних видів кажанів свідчить про низький ступінь трансформації лісових екосистем, тоді як відносно висока чисельність місцевих євритопних видів є індикатором вищого ступеня їх трансформації. Комплекс вимог кажанів до середовища існування може відображати складні екосистемні взаємодії й мати синергетичний ефект щодо інших груп тварин.

Ключові слова: Chiroptera; біорізноманітність; лісові екосистеми; види-індикатори; охорона.

Вступ / Introduction

Кажани – одна з найстаріших еволюційно найрізноманітніших груп ссавців: на Земній кулі відомо сьогодні понад 1200 видів. Кажани володіють низкою важливих адаптацій, які дають їм змогу успішно заселяти екосистеми різного типу. Тому вони поширені в усіх наземних екосистемах, за винятком найсухіших пустель і полярних областей. Серед ссавців їх розміру, кажани є унікальними, оскільки для них характерні значна тривалість життя, низькі показники репродуктивної здатності та ін.

Лісові екосистеми зазвичай характеризуються високою видовою різноманітністю кажанів [9, 11, 13]. Майже всі види кажанів, що трапляються в Європі, по-різному використовують ліси для реалізації своїх життєвих функцій [3, 10]. Порожнини в деревах кажани використовують на різних етапах життєвого циклу (виведення потомства, спарювання, міграція, сплячка) і є важливими для них як місця схованок і захисту від не-

годи та хижаків.

Кажани є важливим елементом біотичної різноманітності природних екосистем і, зокрема лісових, і відіграють важливу роль у підтриманні їх природної стійкості, оскільки є одним з важливих лімітувальних факторів зі спалахів чисельності комах-фітофагів. Перебуваючи на вершині трофічної піраміди, кажани є вдалими біоіндикаторами стану навколишнього природного середовища.

Важливим завданням є поглиблення наукових досліджень з охорони природи та, зокрема, ролі кажанів як ключових видів старовікових лісів, для узгодження питань збереження відповідних лісових оселищ з цілями лісгосподарського виробництва та їх інтеграцію в плани управління лісовими ресурсами.

Тісний зв'язок структури лісостанів і біотопічних переваг багатьох видів кажанів потребує значної уваги користувачів лісів щодо цієї групи тварин і це необхідно враховувати в контексті управління лісовим господарством.

Інформація про авторів:

Башта Андрій-Тарас Вікторович, канд. біол. наук, ст. наук. співробітник, відділ екосистемології. Email: atbashta@gmail.com;

<https://ordic.org/0000-0002-8134-5507>

Цитування за ДСТУ: Башта, А.-Т. В. Кажани Chiroptera в лісових екосистемах: ключові фактори для збереження популяцій.

Науковий вісник НЛТУ України. 2022, т. 32, № 1. С. 62–67.

Citation APA: Bashta, A.-T. V. (2022). Bats (Chiroptera) in forest ecosystems: key factors for the conservation of populations. *Scientific Bulletin of UNFU*, 32(1), 62–67. <https://doi.org/10.36930/40320109>

Об'єкт дослідження – лісові види ряду рукокрилих (Chiroptera).

Предмет дослідження – основні вимоги лісових видів рукокрилих до середовища існування.

Мета роботи – узагальнити екологічні особливості лісових видів кажанів і їх зв'язок з лісовими екосистемами.

Для досягнення зазначеної мети визначено такі основні завдання дослідження: з'ясувати екологічні особливості лісових видів кажанів і ступінь їх зв'язку з різними типами лісових екосистем; оцінити значення лісового середовища та деяких його характеристик для існування популяцій цих видів.

Аналіз останніх досліджень та публікацій. У межах території Заходу України лісові види рукокрилих досліджено досить нерівномірно. Завдяки роботам І. Тур'янина, Ю. Крочка та ін., на території Закарпатської області вивчено низку питань щодо поширення та особливостей життєдіяльності деяких видів. Публікації щодо інших частин заходу України (К. Татарінова, Є. Сребродольської та ін., І. Дикого, В. Бучка та ін.) стосувалися переважно висвітлення фауністичних питань. Дослідження рукокрилих у дібровах північно-східної частини України здійснено у роботі А. Влащенко.

Порівняно більше публікацій щодо лісових видів кажанів є в зарубіжній науковій літературі. Частина з них стосується менеджменту лісових екосистем для забезпечення сприятливих умов існування для рукокрилих, враховуючи локальні та регіональні аспекти [1, 9, 11].

Матеріали та методи дослідження. Дослідження проведено впродовж виводкового періоду року у 2015-2020 рр. на території Західної України, зі стаціонарними дослідними площами у Карпатах, на Поділлі та Розточчі.

Для території Бескидів характерна велика різноманітність ландшафтів і рослинних угруповань. Мішані лісостани, де ялиця *Abies alba* Mill., смерека *Picea abies* (L.) Karst. і бук *Fagus sylvatica* L. формують ценотично стабільні деревостани, до початку ХХ ст. займали в Бескидах великі площі. У сучасному рослинному покриві найбільшу площу займають похідні ялинові угруповання. Пробні площі закладено в мішаних (буково-ялищевих) і хвойних (монокультури смереки) лісах на території НПП "Сколівські Бескиди".

Розточчя – вузька смуга горбистого пасма (завширшки 12-23 км), розташована на заході України та в південно-східній Польщі. Територією Розточчя пролягають межі ареалів важливих видів-ефікаторів лісу (сосни звичайної *Pinus sylvestris* L., 1753, бука лісового *Fagus sylvatica* L., 1753, ялиці білої *Abies alba* Mill., 1768). Для лісостанів значної частини регіону характерна наявність бука лісового та дуба звичайного *Quercus robur* Sol., 1778 з грабом *Carpinus betulus* L., 1753 у другому ярусі. Пробні площі закладено на ділянках дубово-соснових і дубово-грабових лісів на території ПЗ "Розточчя".

НПП "Північне Поділля" розташований на північно-західній окраїні Подільської височини. На його території розташовані фізико-географічні райони горбогірних пасем Гологори та Вороняки, яким характерні долинно-балкові форми рельєфу. У лісостанах переважає бук лісовий, з домішкою інших листяних порід; також тут ростуть соснові та дубово-соснові насадження. Ліси те-

риторії істотно фрагментовані сільськогосподарськими угіддями. Пробні площі закладено у букових лісах на відрогам масиву Вороняки (ур. Сипуха).

Дослідження рукокрилих проводили з використанням ультразвукових детекторів D-240x (Pettersson Elektronik AB), Batcorder (EcoObst GmbH). Для аналізу голосів використали комп'ютерні програми "BatSound" і "batIdent". Під час аналізу даних підраховували загальну кількість видів кажанів та інтенсивність їх вокалізації. Використання біотопів кажанами інтерпретували як кількість прольотів кажанів за одну ніч (bat passes (BP)/ніч). Для оцінювання видового різноманіття використали індекс різноманітності Шеннона (H'). Подібність угруповань рукокрилих визначали з допомогою індекса Соренсена (QS).

Результати дослідження та їх обговорення / Research results and their discussion

1. Ключові фактори середовища для існування угруповань лісових видів рукокрилих

Загальні передумови поширення рукокрилих у лісових екосистемах. Розподіл кажанів у лісах, окрім власне параметрів лісостанів, значною мірою визначається деякими біогеографічними факторами. Характерним прикладом розповсюдження є нічниця довговуха *Myotis bechsteinii* (Kuhl, 1817). Її основними оселищами є широколистяні ліси Європи. Тому в межах ареалу поширення виду має острівний характер. Зокрема, розподіл нічниць довговухої в західних регіонах України пов'язаний з буковими лісами у горах і на горбогір'ях, дубовими – на рівнині.

Для кажанів важливими факторами, які змінюються з висотою над рівнем моря, є кліматичні, зокрема – температура повітря [1]. Середня річна температура знижується зі збільшенням висоти, що, відповідно, скорочує період вегетації рослин, а отже, період ефективного кормодобування. Клімат і висота над рівнем моря, як відповідні фактори, не тільки детермінують можливість розмноження кажанів, а також мають загальний вплив на розподіл та різноманітність їхніх угруповань. Дослідження у природних лісах різних регіонів Західної України показало, що як видова різноманітність видів, так і чисельні показники їхніх популяцій відрізняються у різних типах лісових екосистем, зокрема й залежно від висоти над рівнем моря [4].

Структурна різноманітність лісостану. Для існування рукокрилих загалом і в лісових екосистемах зокрема, найважливішими є дві групи факторів – топічні й трофічні, тобто достатня кількість місць поселення і поживи. Склад і просторова структура лісу, а також структура навколишніх ландшафтів є важливими критерієм для якісної оцінки лісу як середовища існування кажанів.

Листяному і мішаному типам лісу характерне багате видове різноманіття кажанів. Їх просторова структура слугує визначальною базою для формування великої кількості екологічних ніш рукокрилих з різними топічними перевагами та кормодобувними стратегіями.

У густих лісах крізь крони проникає відносно незначна кількість світла і тому трав'яний і чагарниковий яруси тут розвинені слабо, а часто поверхня має мертвопокровний характер. Такий тип лісу є оптимальним для полювання невеликої кількості видів, зокрема – нічниця великої *Myotis myotis* (Borkhausen, 1797), котра, лі-

таючи досить низько (близько 1 м), переважно ловить здобич на землі, локалізуючи її на слух за шурхотом листя.

Інші види, що літають досить повільно, але маневрено, полюють у листяному лісі на вищих трофічних горизонтах – біля стовбурів і в кронах і можуть збирати здобич з різних типів субстрату. Це вухань звичайний *Plecotus auritus* (Linnaeus, 1758), нічниця війчаста *Myotis nattereri* (Kuhl, 1817), нічниця довговуха та ін.

Старовікові листяні та мішані ліси, за умови наявності старих дерев з великою кількістю дупел, мають різноманітні топичні екологічні ніші для багатьох видів кажанів, насамперед типово лісових (нічниця довговуха, війчаста і крихітна *Myotis alcaethoe* von Helversen & Heller, 2001, вухань звичайний). За умови наявності водойм або перезволожених ділянок, тут також трапляються нетопир лісовий *Pipistrellus nathusii* (Keyserling & Blasius, 1839), нічниця північна *Myotis brandtii* та водяна *Myotis daubentonii* (Kuhl, 1817), вечірниця дозріла *Nyctalus noctula* (Schreber, 1774). Інші види, що поселяються поза лісовими біотопами, використовують різні структури лісу (зокрема лісові дороги, узлісся та ін.) як кормодобувні біотопи (кажан пізній *Eptesicus serotinus* Schreber, 1774, нетопир-карлик *Pipistrellus pygmaeus* (Leach, 1825 та ін.).

Характерним прикладом різноманітного видового угруповання рукокрилих на невеликих, але багатих лісами, районах є відроги горбогірного масиву Вороняки (НПП "Північне Поділля") чи регіон Розточчя на заході України. Тут у літній сезон на досить невеликій площі (близько 2,5 і 6 км², відповідно) виявлено, відповідно, 12 і 13 видів кажанів (QS = 0,87).

Дослідження в умовно-корінних мішаних і похідних смерекових лісах на території НПП "Сколівські Бескиди" [2] підтвердили, що різні види кажанів є чутливими до трансформації середовища їхнього існування. Загалом на всіх досліджуваних ділянках у Бескидах виявлено 12 видів кажанів, але частота їх виявлення та нічна активність істотно відрізнялися, що залежало насамперед від видового складу та структури досліджуваного лісостану. Тільки з мішаними лісами пов'язані *B. barbastellus*, *N. noctula*, *P. pygmaeus*. Активність рукокрилих у смерековому лісі становила 15 ВР/ніч і була нижчою майже в 10 разів, ніж у мішаному лісі (140 ВР/ніч; QS = 0,31).

Висока щільність дупел. Лісові види рукокрилих для поселення здатні використовувати порожнини різного походження, що формуються у стовбурах і великих гілках дерев (таблиця). Важливими середовищевідрізними видами в лісових екосистемах є види ряду Дятлоподібні *Piciformes*, старі дупла яких є основним місцем поселення більшості лісових видів рукокрилих. Для мішаного лісу, сформованого хвойними та листяними видами дерев, характерна така особливість: чим більша частка хвойних дерев, тим менше можливостей для дятлів видовбувати дупла. Це зумовлює значно меншу кількість природних місць поселення для кажанів, ніж за умови переважання листяних лісів чи листяних видів дерев у мішаних.

Для нічниця довговухої – спеціаліста у топичному і трофічному аспектах, основні кормодобувні ділянки пов'язані з районами поселення, зокрема зі старими листяними лісами з репрезентативною часткою дуба звичайного (а також бука лісового). Щодо вибору місць

поселення кажанів, то існують певні видоспецифічні відмінності. Зокрема, виявлено, що понад 95 % із 78 колоній нічниця довговухої перебували у старих дуплах дятла [1]. Широковух європейський *Barbastella barbastellus* (Schreber, 1774) поселяється у порожнинах під відсталою корою стовбурів дерев (особливо дуба, ясеня, в'яза, а також сухих хвойних дерев). Нічниця північна *Myotis brandtii* (Eversmann, 1845) селиться у тріщинах стовбура і за відсталою корою.

Таблиця. Використання порожнин у деревах різними видами кажанів у західних областях України / Use of cavities in trees by different species of bats in the western regions of Ukraine

Вид	Етапи життєвого циклу		
	Виведення потомства	Парування/міграції	Зимівля
<i>Myotis myotis</i>	–	+	–
<i>Myotis bechsteinii</i>	+++	+++	?
<i>Myotis nattereri</i>	+++	?	?
<i>Myotis dasycneme</i>	+	–	–
<i>Myotis daubentonii</i>	+++	++	?
<i>Myotis mystacinus</i>	+++	+++	?
<i>Myotis brandtii</i>	+++	+++	?
<i>Myotis alcaethoe</i>	+++	+++	–
<i>Plecotus auritus</i>	+++	++	–
<i>Barbastella barbastellus</i>	+++	+	–
<i>Nyctalus lasiopterus</i>	+++	+++	?
<i>Nyctalus noctula</i>	+++	+++	++
<i>Nyctalus leisleri</i>	+++	+++	?
<i>Pipistrellus nathusii</i>	+++	+++	–
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	+	+	–
<i>Pipistrellus pygmaeus</i>	+	?	–
<i>Vespertilio murinus</i>	+	+	?
<i>Eptesicus nilssonii</i>	+	?	–

Примітка: умовні позначення: +++ – регулярно, ++ – періодично, + – рідко, ? – невідомо.

Дендрофільні види кажанів істотно залежать від достатньої кількості місць поселення, оскільки для них характерна регулярна зміна схованок, насамперед, з причини уникнення потенційного впливу хижаків і паразитів, а також з погляду терморегуляційних характеристик певного дупла. Під час телеметричних досліджень у дубовому лісі на території НПП "Гуцульщина" (Івано-Франківська обл.) виявлено, що самки довговухої нічниця змінювали місце поселення майже щодоби. Тому виводкова колонія нічниця довговухої впродовж виводкового періоду потребує 35-40 дупел дерев в одному лісовому масиві [7].

Висока щільність кормових об'єктів. Кормовий раціон усіх видів кажанів Європи складається із членистоногих. Отже, кажани загалом займають трофічну нішу, яка не зумовлює конкуренції зі споживачами денних комах – птахами.

Особливості трофічної спеціалізації різних видів кажанів та їх варіації сприяють зменшенню конкуренції між видами для ефективного використання ресурсів. Цьому сприяють певні ехо-акустичні та морфологічні особливості видів (наприклад, форма крила або вуха), механізми виявлення здобичі (частота і модуляція ультразвукових сигналів), а також спосіб здобування корму. Так, два симпатричні види кажанів, нічниця довговуха і війчаста, відрізняються своєю мисливською стратегією, тобто здатністю локалізувати та здобувати здобич на рослинності [12]. Тому спектри здобичі в кормовому раціоні цих двох видів істотно відрізняються

ся в одному і тому самому середовищі існування, відповідно до різних механізмів її виявлення.

На стадіях вагітності та лактації кількість спожитої їжі приблизно подвоюється, порівняно з постлактаційним етапом, тому у виводковий період упродовж ночі самка повинна споживати комах вагою понад 2/3 маси її тіла [5, 8]. Щільність комах у лісах з репродуктивними колоніями повинна бути достатньо високою, щоб забезпечити відповідний баланс часу, витраченого на отримання достатньої кількості енергії.

Стабільність стану лісових екосистем. Кажани – досить консервативні види, прив'язані до певних місць поселення і кормодобувних ділянок. Природні сукцесії в лісах (за винятком впливу стихійних явищ) є досить тривалими в часовому аспекті і у такий спосіб дають кажанам змогу змінювати використання середовища поступово. У господарських лісах, особливо під час остаточної експлуатаційної фази з видаленням дерев упродовж короткого часу, для відповідної реакції кажанів на зникнення біотопу часто занадто мало часу. Зокрема, якщо в безпосередній близькості немає відповідних лісостанів, це призводить до розформування колоній, що може істотно вплинути на репродуктивний успіх популяції загалом.

Низький ступінь фрагментації середовища існування. Літні оселища кажанів формуються зі складної мозаїки з місць існування, кормодобувних ділянок і, часто, пролітних коридорів між ними. Залежно від виду кажанів, індивідуальна територія та вимоги до середовища в них можуть бути дуже різні. Так, у дубових лісах НПП "Гуцульщина" середня відстань між місцями поселення та основними мисливськими ділянками у нічниць довговухої переважно не перевищувала одного кілометра. У фрагментованих лісах у Німеччині ці кажани могли долати відстань понад п'ять кілометрів [1]. Отже, у разі збільшення рівня фрагментації лісів, енергетичний баланс (співвідношення затрат і надходження енергії) стає менш сприятливим, що негативно впливає на стан популяцій цих видів.

Лісогосподарська активність. У разі збільшення структурного різноманіття лісостану, потенціал середовища проживання та, відповідно, різноманітність видів рукокрилих збільшується і вік лісостану в цьому аспекті є важливою змінною. Тобто лісогосподарські заходи можуть безпосередньо впливати на видовий склад угруповань кажанів і популяційні характеристики певних видів. Форми лісового менеджменту, які більш орієнтовані на формування природного складу лісів, дають змогу зберігати певну мозаїчність структури лісостанів, зокрема – складнішу синузальну структуру та ін., що зумовлює більшу видову різноманітність та чисельні показники угруповань рукокрилих.

На непорушених ділянках активність рукокрилих пов'язана з кронною та підкронною структурою лісостану. Так, порівняння активності кажанів на лісових дорогах (НПП "Сколівські Бескиди") у старому (близько 100 років) буково-ялицево-смерековому лісі та 15-річному буково-смерековому насадженні різниці не виявило ($Q_S = 0,75$). Натомість, поза дорогами в цьому насадженні активність рукокрилих істотно, у 5,4 раза нижча, ніж у старому лісі ($Q_S = 0,33$).

Дослідження ефекту селективного вирубування на активність кажанів на низці площ у лісостанах Бескидів

виявили видоспецифічний ефект фактору щільності дерев, спричинений суцільним вирубуванням чи проріджуванням, порівняно з лісовими ділянками без впливу лісогосподарських заходів. Він пов'язаний з особливостями мисливської стратегії деяких видів. Менші за розміром види (зокрема, види роду нетопир *Pipistrellus*) є менш чутливі до щільності дерев, ніж більші (наприклад, види нічниць *Myotis*). Повітряні мисливці преферують край вирубки, а види-збирачі – непорушений ліс. Ступінь використання вирубок та галявин пов'язаний з їх розміром і формою і є для кажанів досить видоспецифічним.

На основі аналізу отриманих результатів в досліджуваних лісових екосистемах можна виділити дві основні групи лісових видів кажанів. До першої групи належать види, що основні свої життєві потреби реалізують переважно у лісових екосистемах: *M. mystacinus*, *M. brandtii*, *M. bechsteinii* та *M. alcaethoe*. Це види-збирачі з повільним маневренним польотом серед рослинності та із сильно модульованим ехолокаційним сигналом.

Друга група складається з видів, які полюють у відкритому просторі або вздовж окраїн лісу і переважно уникають закритих внутрішніх ділянок (зокрема, *N. noctula*, *P. pipistrellus*). До складу цієї групи належать види, які потенційно мають сховища у лісових угіддях, але їх кормодобувні ділянки розташовані за його межами (наприклад, *Nyctalus* sp.) або над водоймами (*M. daubentonii*).

У лісових екосистемах Бескидів ми можемо окреслити деяких "типових" лісових видів кажанів (видів, які переважно кормляться і живуть у лісах). Зважаючи на відносно невеликі площі індивідуальних ділянок, специфічні вимоги до середовища існування характерні тільки для деяких видів-збирачів (*M. bechsteinii* і *M. alcaethoe*): старовікові, природні листяні або мішані ліси з перевагою бука. У *M. mystacinus*/*M. brandtii*, на відміну від них, таких спеціальних вимог середовища не виявлено, але значна частота спостережень цих видів у багатьох типах лісових екосистем характеризує їх як типових "лісових" видів.

Питома вага характеристик лісових екосистем, важливих для лісових видів кажанів, може зменшуватися в експлуатаційних лісах (наприклад, унаслідок великомасштабних вирубок та ін.). Таку залежність від видового складу дерев або загального характеру лісу виявлено в багатьох дослідженнях з використанням різних методів – радіотелеметрії або УЗ-детектування [13]. Як основні споживачі нічних літальних комах, кажани відіграють ключову роль в екосистемах лісів помірної зони, тому їх розподіл та вимоги до середовища існування мають важливе значення для розуміння функціонування та підтримки таких екосистем.

Порівняння видової різноманітності рукокрилих (H') у мішаних лісах і на узліссях виявили, що для мішаних лісостанів характерне більше значення цього показника ($H' = 2,11$), ніж узлісся ($H' = 1,74$). На узліссях, за значної активності кількох видів рукокрилих, що належать за мисливською стратегією до повітряних мисливців, загальне видове різноманіття є меншим. Більша нічна активність на відкритих біотопах спричинена також значною потужністю ультразвукових сигналів певних видів (*Nyctalus* sp. і *Eptesicus* sp.). На відміну від листяних лісів, досліджувані смерекові лісостани характеризуються значно меншими показниками як видової різ-

номанітності ($H' = 1,34$), так і нічної активності кажанів. Видовий склад рукокрилих досліджуваних лісостанів, а також відкритих ділянок та узлісь значною мірою може перекриватися завдяки видам із широкою екологічною нішею або й генералістам (зокрема, *N. noctula*).

Отже, збереження популяцій лісових видів рукокрилих можливе за умови забезпечення охорони їхніх важливих оселищ, зокрема – старовікових лісостанів з відповідним видовим співвідношенням корінного аспекту едіфікаторів.

2. Кажани як індикаторні та цільові види для наближеного до природи лісового господарства

Порівняння видової різноманітності кажанів зі ступенем трансформації лісових екосистем дає змогу принципово оцінити їх використання як видів-індикаторів. Види кажанів мають різний ступінь зв'язку з лісами. Власне, типові лісові види кажанів можуть бути адекватними індикаторами у питаннях ведення наближеного до природи лісівництва [6]. Збільшення видової різноманітності та кількості рідкісних видів, зокрема, свідчить про низький ступінь трансформації лісових екосистем, тоді як відносно висока чисельність місцевих видів-евритопів є індикатором високого ступеня трансформації.

Кажани, а саме такі види, як нічні довговуха та крихітна, широкоух європейський, які преферують стиглі класи віку лісу, можуть бути індикаторами структурного стану лісових екосистем. Наявність репродуктивних колоній кажанів (особливо цих видів) має особливе якісне значення. Ця енергоємна фаза їхнього життєвого циклу можлива тільки у сприятливих місцях існування зі значною щільністю місць поселення та високим багатством корму.

Комплекс вимог кажанів до середовища існування та їх дотримання під час ведення лісового господарства може відображати складні екосистемні взаємодії та мати синергетичний ефект щодо інших груп тварин. До них належать: збереження ділянок дерев з дуплами у старих листяних лісах, послідовність збереження та створення можливості потенційної появи дуплавих дерев, формування дво- і багатоярусних лісостанів з високим ступенем зімкнутості (>70 %) у зоні крони для забезпечення стійкого внутрішнього мікроклімату в таких біотопах, підтримання низького ступеня фрагментації лісів і високої зв'язності відповідних середовищ існування (біотопічна мережа), яка позитивно впливає на баланс енергії та щільність населення кажанів.

Тісний зв'язок структури лісостанів і біотопічних преференцій багатьох видів кажанів потребує значної уваги користувачів лісу до цієї групи тварин, що потрібно враховувати в контексті менеджменту лісового господарства. Адже, кажани становлять одну з найбагатших за видовим складом групу ссавців: у сучасній світовій фауні відомо близько 900 видів. Кажани – єдина група ссавців, здатна до довготривалого активного польоту; довжина пальців, між якими натягнута літальна болон, дорівнює довжині їх тіла.

Важливим завданням для майбутнього є поглиблення наукових досліджень щодо збереження і сталого використання лісостанів та, зокрема, ролі кажанів як ключових видів старовікових лісів, для узгодження питань збереження відповідних лісових оселищ з цілями лісогосподарського виробництва та їх інтеграцію в плани управління лісовими ресурсами.

Отже, за результатами виконаної роботи можна сформулювати таку наукову новизну та практичну значущість результатів дослідження.

Наукова новизна отриманих результатів дослідження – уперше проведено комплексні дослідження угруповань рукокрилих та їх різноманітність в межах досліджуваних лісових екосистем західного регіону України; проаналізовано основні вимоги видів рукокрилих до середовища існування в лісових екосистемах.

Практична значущість результатів дослідження – проаналізовано вимоги кажанів до середовища існування, дотримання яких є важливим завданням у справі збереження популяцій лісових видів кажанів (більшість з яких є рідкісними у європейському та світовому масштабах).

Висновки / Conclusions

1. Складність просторової структури лісостанів слугує визначальною базою для формування екологічних ніш різних видів рукокрилих. У лісових екосистемах Бескидів активність рукокрилих у смерекових монокультурах становила 15 ВР/ніч і була нижчою майже в 10 разів, ніж в умовно-корінних мішаних лісах.

2. Форми лісового менеджменту, які орієнтовані на формування природного складу лісів, дають змогу зберігати певну мозаїчність структури лісостанів і тому характеризуються більшою видовою різноманітністю рукокрилих. Показники видової різноманітності рукокрилих у смереково-ялицево-букових лісах значно вищі ($H' = 2,11$), ніж у похідних смерекових ($H' = 1,34$).

3. У лісових екосистемах виділено дві основні групи лісових видів кажанів. До першої групи належать види, що основні свої життєві потреби реалізують переважно у лісових екосистемах і мають специфічні вимоги до середовища існування (*M. bechsteinii*, *M. alcatheae*, *M. mystacinus*, *M. brandtii*). Друга група – види, що полюють у відкритому просторі або вздовж окраїн лісу і переважно уникають його закритих внутрішніх ділянок. Це види, які селяться у лісових угіддях, але їх кормодобувні ділянки розташовані за їх межами (*Nyctalus* sp., *P. pipistrellus*, *M. daubentonii*).

4. Типові лісові види кажанів можуть бути індикаторами щодо ведення наближеного до природи лісівництва. Збільшення видової різноманітності та кількості стенотопних видів свідчить про низький ступінь трансформації лісових екосистем; висока чисельність місцевих видів-евритопів є показником їх високого ступеня трансформації.

References

1. Bashta, A.-T. (2020). Bats of our forests. Lviv: ZUKTs, 126 p. [In Ukrainian].
2. Bashta, A.-T. (2020). Kazhany nashykh lisiv. Lviv: ZUKTs, 240 p. [In Ukrainian].
3. Bashta, A.-T. V. (2009). Fauna and distribution of bats (Chiroptera: Vespertilionidae) in the Ukrainian Carpathians. *Proc. of the State Natural History Museum*, 25, 267–274. [In Ukrainian].
4. Bashta, A.-T. V. (2009). Fauna i poshyrennia kazhaniv (Chiroptera: Vespertilionidae) v Ukrainskykh Karpatakh. *Scientific notes of DPM*, 25, 267–274. [In Ukrainian].
5. Bashta, A.-T., & Pryndak, V. (2017). Bats (Chiroptera) in semi-natural forests and secondary spruce plantations in the Beskids (Ukrainian Carpathians): species composition, night activity and structure of communities. *Scientific principles of protection of biodiversity*, 8(15), 1, 113–124. [In Ukrainian].

6. Bashta, A.-T., & Pryndak, V. P. (2017). Rukokryli (*Chiroptera*) v umovno-korinnykh bukovykh i pokhidnykh smrekovykh lisakh Skolivskykh Beskydiv (Ukrainski Karpaty): vydovyi sklad, dobova aktyvnist i struktura uhrupovan. *Scientific bases of biodiversity conservation*, 8(15), 1, 113–124. [In Ukrainian].
7. Dietz, M. (2010). Fledermäuse als Leit- und Zielarten für Naturwald orientierte Waldbaukonzepte. *Forstarchiv*, 81, 69–75. <https://doi.org/10.2376/0300-4112-81-69>
8. Dietz, M., & Kalko, E. (2008). Fledermäuse als Schlüsselarten für einen ökosystem-orientierten Naturschutz im Wald. *Naturschutz und Biologische Vielfalt*, 60, 101–106. [In Deutsch].
9. Encarnação, J., & Dietz, M. (2006). Estimation of food intake and ingested energy in Daubentons bats (*Myotis daubentonii*) during pregnancy and spermatogenesis. *Eur.J. Wildl.*, 52, 221–227. <https://doi.org/10.1007/s10344-006-0046-2>
10. Kerth, G., Weissmann, K., & König, B. (2001). Day roost selection in female Bechsteins bats (*Myotis bechsteinii*): a field experiment to determine the influence of roost temperature. *Oecologica*, 126, 1–9. <https://doi.org/10.1007/s004420000489>
11. McLean, J. A., & Speakman, J. R. (2000). Effects of body mass and reproduction on the basal metabolic rate of brown long-eared bats (*Plecotus auritus*). *Physiol. Biochem. Zool.*, 73, 12–21. <https://doi.org/10.1086/316715>
12. Meschede, A., & Heller, K.-G. (2000). Ökologie und Schutz von Fledermäusen in Wäldern. *Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz*, 66 p. [In Deutsch].
13. Regnery, B., Couvet, D., Kubarek, L., Julien, J.-F., & Kerbirio, C. (2013). Tree microhabitats as indicators of bird and bat communities in Mediterranean forests. *Ecological Indicators*, 34, 221–230. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.05.003>
14. Russo, D., Billington, G., Bontadina, F., Dekker, J., Dietz, M., Jones, G., Meschede, A., Rebelo, H., Reiter, G., Ruczynski, I., Tillon, L., & Twisk, P. (2016). Identifying key research objectives to make European forests greener for bats. *Front. Ecol. Evol.*, 4, 1–8. <https://doi.org/10.3389/fevo.2016.00087>
15. Siemers, B. M., & Swift, S. M. (2006). Differences in sensory ecology contribute to resource partitioning in the bats *Myotis bechsteinii* and *Myotis nattereri* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 59, 373–380. <https://doi.org/10.1007/s00265-005-0060-5>
16. Treitler, J., Heim, O., Tschapka, M., & Jung, K. (2016). The effect of local land use and loss of forest on bats and nocturnal insects. *Ecology and Evolution*, 6, 4289–4297. <https://doi.org/10.1002/ece3.2160>

A.-T. V. Bashta

Institute of Ecology of the Carpathians, NAS Ukraine, Lviv, Ukraine

BATS (CHIROPTERA) IN FOREST ECOSYSTEMS: KEY FACTORS FOR THE CONSERVATION OF POPULATIONS

The publication is devoted to the ecological features of forest bat species and the importance of certain forest habitats for their populations. The research was mainly performed using the method of ultrasonic detection. The research confirmed that the structure of forest stands in mixed forests and spruce plantations in the Beskids determined the existence of a number of ecological niches of different bat species with different topical preferences and forage strategies. The nocturnal activity of bats was 140 BP/night in mixed forests and up to 15 BP/night in spruce forests. Species diversity of bats (H) was significantly higher in mixed forests than in spruce plantations ($H = 2.11$ and 1.34 , respectively). In the case of increasing structural diversity of the forest, the potential of the habitat and, accordingly, the diversity of bat species increases and the forest age in this regard is an important variable. The types of forest management, which are more focused on the creation of the natural composition of forests, allow maintaining a certain mosaic structure of forests and therefore they are characterized by greater species diversity and density of bat communities. The significant diversity of rare bat species indicates a low degree of transformation of forest ecosystems, while the relatively high number of local eurytopic species is an indicator of a higher degree of their transformation. The bat species (*Myotis bechsteinii* and *Myotis alcaethoe*) of old deciduous or mixed forests have specific habitat requirements. Typical forest bat species can be good indicators in matters of forestry close to nature. Bats (namely *Myotis bechsteinii*, *Myotis alcaethoe*, *Barbastella barbastellus*), which prefer mature forest age classes, can be indicators of the structure states of such forest ecosystems. The set of requirements of bats to the habitat can reflect complex ecosystem interactions and have a synergistic effect on other groups of animals. These include as follows: preservation of hollow trees in old deciduous forests, continuation of potential possibility of emergence of hollow trees, the creation of two- and multi-tiered forests with a high degree of crown closure (>70 %) to ensure a stable internal microclimate in such habitats, maintaining a low degree of forest fragmentation and high connectivity of habitats (biotope network), which has a positive effect on the energy balance and population density of bats. Thus, the research is important for the conservation and sustainable use of forests and, in particular, the role of bats as key species of old-growth forests, in order to align the conservation of relevant forest habitats with forestry objectives and their integration into forest management plans.

Keywords: Chiroptera; biodiversity; forest ecosystems; target species; conservation.