



МІГРАЦІЇ КАЖАНІВ: СУТЬ ЯВИЩА, БАЗОВІ ПОНЯТТЯ, МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

Ігор Загороднюк (Інститут зоології НАН України, Київ)

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

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

Вступ

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

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

Три рівня міграційної активності

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

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

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

Фактори міграційної активності

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

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

Іншою причиною просторових переміщень кажанів є *доступність і якість сідал*. Адаптації до польоту визначили низку обмежень у виборі місць відпочинку кажанів. Величезні з огляду на розміри тіла літальні поверхні вимагають або постійного поповнення вологи в організмі кажана, або високої відносної вологості у місцях відпочинку. Саме з цим пов'язано те, що кажани закономірно часто обирають для своїх притулків дупла та різноманітні підземні порожнини. Деякі

групи взагалі стали спелеобіонтами, і їхні знахідки поза печероподібними оселищами навіть важко уявити (напр., підковики і довгокрили), інші змогли пристосуватись до дефіциту вологи (напр., пергачі, вухані). Для різних типів оселищ кажани висувають різні вимоги. Материнські колонії розміщуються у теплих місцях — дуплах, гротах, покинутих людських оселях, сідала самців і зимові сідала обох статей пов'язані з більш прохолодними (порівняно з літніми) місцями.

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

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

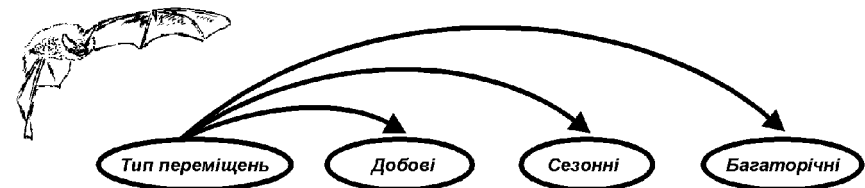
Перше рішення можливе на рівні особин чи субпопуляційних груп і реалізується на 1–2-му рівнях міграційної активності (добова і сезонна). Друга стратегія — на рівні популяцій та видів і, відповідно, реалізується на 2–3-му рівнях міграційної активності (сезонна і багаторічна) (рис. 1). Частина видів виявляє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

Зміни міграційного статусу і ареалів

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

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

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



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

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

Визначення

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Перельоти — відлоти мічених (маркованих) кажанів в місцях їх мічення.

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

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

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

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

Методи дослідження міграцій

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

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

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

Прямі спостереження

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

Іншим джерелом інформації про сезонні міграції є спостереження за формуванням і зникненням виводкових та зимівельних колоній [Крочко 1982;

Полушина і Боровец 1988; Покин'ячерета 1997 та ін.]. Невелика, проте вагома інформація надходить від колег, що працюють на орнітологічних стаціонарах [Дикий 1999; Миропольський 2001], хоча звичайно у працях і звітах орнітологів згадки про кажанів відсутні [Полуда та ін. 1999].

Сезонні аспекти фауни

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

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

Картування ареалів

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

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

Надзвичайно ефективною за результатами є побудова карт населення для різних сезонів і різних вікових чи статевих груп. Зокрема, найдаліші перельоти

здійснюють найбільш північні популяції нічних [Roer 1962], нетопирів [Strelkov 1969], підковиків [Harmata 2000]. Картування ареалів і міграційних шляхів у певних випадках дає різні картини для різних статей і вікових груп. У нетопирів, зокрема, літні ареали самців і самиць майже не перекриваються [Strelkov 1969, Стрелков 1999], що свідчить про значно більшу міграційну «здатність» самиць порівняно з самцями.

Мічення

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

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

Категорії міграційного статусу кажанів

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

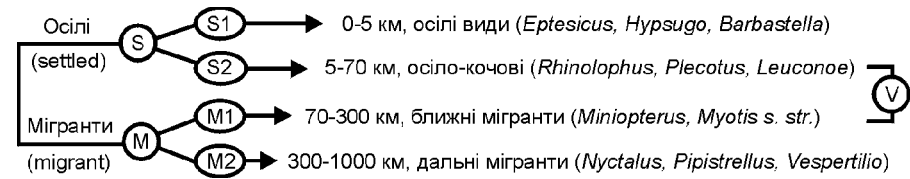


Рис. 2. Категорії міграційного статусу кажанів фауни України. Групу S2+M1 можна розглядати як окрему, кочову (V). [Categories of the migration status for the bats distributed in Ukraine. Group S2+M1 can be considered as a separate vagrant group].

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

Подяка

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

Література

- Абеленцев В. И. Об осеннем пролете рукокрылых на юге Украины // Рукокрылые (Chiroptera). — Москва: Наука, 1980. — С. 195. — (Материалы Всесоюзного совещания).
- Абеленцев В. И., Колошев И. И., Крочко Ю. И., Татаринев К. А. Итоги кольцевания рукокрылых Украинской ССР за 1939–1967 гг. Сообщение 1 [Myotis, Leuconoe] // Вестник зоологии — 1968. — N 6. — С. 59–64. — Сообщение 2 [Rhinolophus, Miniopterus, Plecotus, Barbastella] // Вестник зоологии — 1969. — N 2. — С. 20–24. — Сообщение 3 [Nyctalus, Pipistrellus, Eptesicus] // Вестник зоологии. — 1970. — N 1. — С. 61–65.
- Абеленцев В. И., Попов Б. М. Ряд рукокрыли або кажани — Chiroptera // Підоплічко І. Г. (ред.). Фауна України — Київ: Вид-во АН УРСР, 1956. — Том 1: Ссавці, випуск 1. — С. 229–446.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Глава 5. Миграции расселения организмов в пространстве во времени // Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология Особи, популяции и сообщества — в 2-х томах — Москва: Мир, 1989. — Том 1. — С. 234–280.
- Власов А. А. О расширении ареала позднего кожана на юго-западе Центрального Черноземья // Вестник зоологии — 1995 — Том 29, N 1. — С. 84–85.
- Влащенко А. О нахождении рыжей вечерницы (Nyctalus noctula) на зимовке в Харькове // Вестник зоологии — 1999. — Том 33, N 4–5. — С. 76.

- Волох А. М., Кармышев Ю. В.** Некоторые результаты кольцевания летучих мышей в Горном Крыму // Вестник зоологии — 2001. — Том 35, № 2. — С. 99–101.
- Годлевська Л., Коновал О.** Методи мічення рукокрилих з метою аналізу їх просторової динаміки // Міграційний статус кажанів в Україні — Київ, 2001. — [для збірки].
- Дашкова Г. А.** Новое в экологии крылановых фауны СССР за 1964–1984 гг. // Рукокрылые (морфология, экология, эволюция, паразиты, охрана). — Киев: Науковадумка, 1988. — С. 148–151.
- Дикий І. В.** Знахідка на території Західної України нічниця ставкової (*Myotis dasycneme*) // Вестник зоологии — 1999. — Том 33, № 3. — С. 20.
- Європейська ніч кажанів '98 в Україні /** За ред. І. Загороднюка — Київ: Укр. теріол. тов-во, 1998. — С. 1–198. — (Праці Теріологічної Школи, випуск 1).
- Жила С., Шквири М., Негода В.** Сезонна динаміка населення кажанів Поліського заповідника // Міграційний статус кажанів в Україні — Київ, 2001. — [для збірки].
- Загороднюк І., Негода В.** Нетопири *Pipistrellus Hypsugo* // Міграційний статус кажанів в Україні — Київ, 2001. — [для збірки].
- Загороднюк І., Покин'черета В., Домашнінець В.** Сезонні міграції кажанів на території України // Європейська ніч кажанів '98 в Україні — Київ, 1998. — С. 18–20. — (Праці Теріологічної школи, випуск 1).
- Загороднюк І., Покин'черета В., Тищенко В., Ковальова І.** Ряд рукокрилих — Chiroptera // Славці України під охороною Бернської конвенції — Київ, 1999. — С. 23–108. — (Праці Теріологічної Школи, випуск 2).
- Загороднюк І., Тищенко В.** Уточнення щодо кажанів у Бернських списках // Славці України під охороною Бернської конвенції — Київ, 1999. — С. 182–184. — (Праці Теріологічної школи, випуск 2).
- Загороднюк І., Ткач В.** Сучасний стан та історичні зміни чисельності кажанів (Chiroptera) на території України // Доповіді НАН України — 1996. — № 5. — С. 136–142.
- Зубко Я. П.** Нарис фауни Chiroptera південного сходу Одеської області // Збірник праць Зоологічного музею (Ін-т зоол. та біол. АН УРСР). — 1937. — № 20. — С. 121–128.
- Калабухов Н. И.** Анабиозу животных при температуре ниже 0°. I. Действие низких температур на летучих мышей (Chiroptera) // Бюллетень Московского общества испытателей природы (Отдел биол.). — 1933. — Том 12, № 2. — С. 243–255.
- Калабухов Н. И.** Зимняя спячка млекопитающих // Калабухов Н. И. Спячка животных — (Издание 3-е, дополненное). — Харьков: Изд-во Харьковск. ун-та, 1956. — С. 44–73.
- Киселюк О.** Сезонні аспекти хіроптерофауни північно-східних Карпат // Міграційний статус кажанів в Україні — Київ, 2001. — [для збірки].
- Клаудсли -Томпсон Дж.** Миграции животных — (Перевод с английского). — Москва: Мир, 1982. — С. 1–135.
- Годлевська Л., Коновал О.** Методи мічення рукокрилих з метою аналізу їх просторової динаміки // Міграційний статус кажанів в Україні — Київ, 2001. — [для збірки].
- Кравинний А. П., Радкевич В. А., Тихонова Н. И.** Краткий зоологический словарь — 2-е изд., переработанное и дополненное — Минск: Высшая школа, 1990. — С. 1–240.
- Крочко Ю. И.** Сезонные ритмы рукокрылых Карпатского заповедника // Сезонная ритмика природы горных областей — Ленинград, 1982. — С. 172–173. — (Тезисы докладов I Всесоюзного совещания по горной экологии).
- Крочко Ю. И.** Миграции рукокрылых Украинских Карпат // Вопросы охраны и рационального использования растительного и животного мира Украинских Карпат. — Ужгород: Изд-во Радянське Закарпаття, 1988. — С. 173–179.
- Кузякин А. П.** Летучие мыши. — Москва: Советская наука, 1950. — С. 1–443.
- Курсков А. Н.** Рукокрылые Белоруссии — Минск: Наука и техника, 1981. — С. 1–135.
- Курсков А. Н.** Палярські результати калькування кажанів у Білорусі // Весці АН БССР. Сер. біял. наук — 1959. — № 1. — С. 118–120.
- Лихотоп Р. И., Ткач В. В., Барвинский Н. И.** Рукокрылые г. Киева и Киевской области // Материалы по экологии и фаунистике некоторых представителей рукокрылых — Киев: Ин-т зоол. АН УССР, 1990. — Препринт № 90.4. — С. 10–27.
- Маркевич О. П., Татарко К. І.** Російсько-українсько-латинський зоологічний словник термінології номенклатура — Київ: Науковадумка, 1983. — С. 1–412.
- Миропольський В.** Осіння знахідка *Eptesicus nilssonii* на Київщині // Міграційний статус кажанів в Україні — Київ, 2001. — [для збірки].
- Павлинов И. Я. (ред.).** Млекопитающие / Аверьянов А. О., Борисенко А. В., Варшавский А. А. и др. — Москва: Издательство АСТ, 1999. — С. 1–416. — (Большой энцикл. словарь).
- Панютин К. К.** Рукокрылые // Итоги мечения млекопитающих (Выпуск 3). — Москва: Наука, 1980. — С. 23–46. — (Вопросы териологии).
- Покин'черета В., Довганич Я.** Кільцювання рукокрилих в Карпатському заповіднику // Європейська ніч кажанів '98 в Україні — Київ, 1998. — С. 96–99.
- Покин'черета В. Ф., Покин'черета В. В.** Видовий склад та чисельність рукокрилих на зимівлі в окремих підземних порожнинах Карпатського біосферного заповідника // Міжнародні аспекти вивчення та охорони біорізноманіття Карпат. — Рахів, 1997. — С. 154–157.
- Покровский В. С.** К организации дела мечения млекопитающих в СССР // Миграции животных — Москва, 1959. — Выпуск 1. — С. 5–15.
- Покровский В. С., Щадилев Ю. М.** О состоянии изученности миграций летучих мышей СССР (по данным кольцевания) // Миграции животных — Москва: Наука, 1962. — Выпуск 3. — С. 10–20.
- Поліщук І.** Літня фауна кажанів Асканії Нова: дослідження з ультразвуковим детектором // Міграційний статус кажанів в Україні — Київ, 2001. — [для збірки].
- Полуда А. М., Давиденко И. В., Землянских И. И. и др.** Орнитологический стационар «Лебедивка»: 21-й и 22-й сезоны // Вестник зоологии — 1999. — Том 33, № 4–5. — С. 119–122.
- Полушина Н.** Состояние популяций рукокрылых Западного Подолья // Європейська ніч кажанів '98 в Україні — Київ, 1998. — С. 106–116. — (Праці Теріологічної Школи, випуск 1).
- Полушина Н. А., Боровець Е. Я.** О зимовке рукокрылых в Стрэдчанской пещере // Изученность териофауны Украины ее рациональное использование и охрана (Сборник научных трудов). — Киев: Науковадумка, 1988. — С. 46–48.
- Попов Б. М.** О сезонных миграциях летучих мышей // Природа — 1941. — № 2. — С. 87–90.
- Селонина З.** Рукокрылые Черноморского биосферного заповедника // Європейська ніч кажанів '98 в Україні — Київ, 1998. — С. 80–83. — (Праці Теріологічної Школи, випуск 1).
- Стрелков П. П.** Экологические наблюдения за зимней спячкой летучих мышей (Chiroptera, Vespertilionidae) Ленинградской области // Труды Института зоологии АН СССР. — Ленинград, 1971. — Том 58. — С. 251–303.
- Стрелков П. П.** Опыт кольцевания рукокрылых зимних убежищах // Стрелков П. П., Кузякин А. П. (ред.). Материалы первого всесоюзного совещания по рукокрылым (Chiroptera). — Ленинград: ЗИН АН СССР, 1974. — С. 21–30.
- Стрелков П. П.** Соотношение полов в сезон выведения потомства у взрослых особей перелетных видов летучих мышей (Chiroptera, Vespertilionidae) Восточной Европы и смежных территорий // Зоологический журнал — 1999. — Том 78, № 12. — С. 1441–1454.
- Талпош В. С.** Зоологія: Словник-довідник (поняття, терміни). — Тернопіль: Навчальна книга — Богдан, 2000. — 240 с.
- Тищенко В.** Зимові знахідки *Vespertilio murinus* та *Nyctalus noctula* у Києві // Вестник зоологии — 2002. — [друці].
- Федорченко А., Ткач В.** Рукокрылые дельты Дуная // Європейська ніч кажанів '98 в Україні — Київ, 1998. — С. 87–89. — (Праці Теріологічної Школи, випуск 1).
- Формозов А. Н.** О перелетах летучих мышей (Chiroptera, Vespertilionidae) // Доклады АН СССР. — Москва, 1927. — Том 17. — С. 272–274.
- Черемисов А. И.** Зимовка рукокрылых в пещерах Крыма // Тезисы докладов V Съезда Всесоюзного териологического общества — Москва: Типограф ВАСХНИЛ, 1990. — Том 2. — С. 122–123.

- Barclay R. M. R.** Marking and observational techniques // Kunz T. H. (ed.). *Ecological and behavioral Methods for the study of bats*. — Washington D.C., London: Smithsonian Institution Press, 1988. — P. 59–76.
- Beron P.** Obraczkowanie nietoperzy w Bulgarii w latach 1940–1961 // *Acta Theriologica*. — 1963. — Vol. 7, Z. 4. — [цит. за: Абеленцева ін. 1970].
- Gaisler J., Hanak V.** Summary of the results of bat-banding in Czechoslovakia, 1948–1967 // *Lynx Novitates Mammaliologicae*. — Praha, 1969. — Fasc. 10 (Series nova). — P. 25–34. — (Proceedings of the First International Bat Conference, September 6 to 9, 1968).
- Harmata W.** Results of bat-banding in Poland in the years 1954–1974 // *Myotis*. — 1987. — Bd. 25. — P. 113–116.
- Harmata W.** Wyniki obraczkowania nietoperzy w Polsce w latach 1975–1994 // *Actualne problemy ochrony nietoperzy w Polsce*. — Krakow: Centr. Inform. Chiropt, 1996. — P. 25–40. — (Mater. IX Ogólnopolsk. Konf. Chiropterolog Krakow 1995).
- Hutson A. M.** Transboundary movements and the conservation of bats in Europe // *Proceedings of the Symposium on animal migrations (Gland, Switzerland, 1 April, 1997)*. — 1999. — P. 51–58.
- Kowalski K., Krzanowski A., Wojtusiak J.** Sprawozdanie z akcji obraczkowania nietoperzy w Polsce w latach 1939–1953 // *Acta theriologica*. — Warszawa, 1957. — Vol. 5 (1). — P. 109–158.
- Masing M., Poots L., Randler T., Lutsar L.** 50 years of bat ringing in Estonia: methods and the main results // *Plecotus et al.* — 1999. — N 2. — P. 20–35.
- McCullough D.** Long range movements of large terrestrial mammals // *Contrib. Mamm.* — 1985. — Vol. 27, Suppl. — P. 444–465. — [цит. за: Волох 2002].
- Palašthy J.** Výsledky obraczkovania netopierov (Chiroptera) v okrese Prešov (Východné slovensko) // *Zborník Východného slovenského múzea*. — 1987. — PV 28. — P. 91–108. — [cit.: Danko 1995]
- Roer H.** Vorläufige Ergebnisse der Fledermäus-Beringung und Literaturübersicht // *Bonner Zoologische Beiträge*. — 1960. — Bd. 11 Sonderheft. — S. 234–263.
- Roer H.** Ergebnisse der Fledermäus-Beringung in Europa // *Die Umschau*. — 1962. — Bd. 62, N 15. — S. 464–466. — [цит. за: Абеленцева ін. 1968].
- Roer H.** 60 years of bat banding in Europe. Results and tasks for future research // *Myotis*. — 1995. — Bd. 32–33. — P. 251–261.
- Strelkov P. P.** Migratory and stationary bats (Chiroptera) of the European part of the Soviet Union // *Acta zoologica cracoviensia*. — 1969. — Vol. 14 (16). — P. 393–439.
- Zagorodnyuk I.** Bats in the Lviv Natural History Museum: description and comparative analysis of the collection // *Наукові записки Державного природознавчого музею НАН України* — Львів, 1998. — Том 14. — С. 77–82.
- Zagorodniuk I. V.** Taxonomy, biogeography and abundance of the horseshoe bats in Eastern Europe // *Acta zoologica cracoviensia*. — 1999. — Vol. 42 (3). — P. 407–421.
- Zagorodniuk I.** Species of the genus *Plecotus* in the Crimea and neighbour areas of the Northern Black Sea Region // *Woloszyn B. W.* (ed.). *Proceedings of the VIIIth European Bat Research Symposium*. — Krakow: PLATAN Publ. House, 2001. — Vol. 2. — in press].