

УДК 599.4:591.543.42(1–924.14/.16)

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ СТАТУС РУКОКРЫЛЫХ (CHIROPTERA) НА ЗИМОВКАХ В ВОСТОЧНОЙ ФЕННОСКАНДИИ

© 2015 г. В. В. Белкин, Д. В. Панченко, К. Ф. Тирронен,
А. Е. Якимова, Ф. В. Федоров

Институт биологии Карельского научного центра РАН

185910 Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11

e-mail: symposium_2010@mail.ru

Поступила в редакцию 06.02.2014 г.

Представлены материалы полевых наблюдений за летучими мышами на зимовках в Республике Карелия (61–63° с.ш., 30–36° в.д.). Здесь впервые обследованы разнообразные зимние убежища животных, выявлены их видовой состав, особенности пространственного размещения, уровень смертности, прослежены региональные особенности и некоторые общие закономерности зимовки рукокрылых. Полученные результаты позволяют дать более целостную картину экологических адаптаций этой группы млекопитающих к условиям Севера.

Ключевые слова: экология, летучие мыши, гибернация, численность, смертность, Восточная Фенноскандия.

DOI: 10.7868/S0367059715050042

Одним из распространенных способов экономного расходования и поддержания энергетических ресурсов и энергетического баланса организма, особенно важного в условиях Севера, является возникновение в периоды дефицита корма и снижения температуры окружающей среды гипометаболических состояний. Они характерны как для мелких (летучие мыши, лесная мышовка *Sicista betulina* Pallas, 1775), так и для крупных (бурый медведь *Ursus arctos* Linnaeus, 1758, енотовидная собака *Nectereutes procyonoides* Gray, 1834) млекопитающих и направлены на преимущественное развитие механизмов минимизации энергетической стоимости адаптации к воздействию фактору среды (Слоним, 1979; и др.).

Выбор мест зимовок летучими мышами видоспецифичен и варьирует в различных регионах. Основные критерии зимних местообитаний — температура и влажность воздуха, обеспечивающие определенный микроклимат убежищ, благоприятный для избегания замерзания и высыхания животных (Кузякин, 1950; Калабухов, 1985; и др.). Недостаток природных убежищ с такими условиями обуславливает перемещения многих видов как в места зимовок, так и между несколькими укрытиями, а также перераспределение животных в самих убежищах (Мазинг, 1990; Kokurewicz, 2004; и др.). Известно, что летучие мыши предпочитают убежища с микроукрытиями, в том числе штольни машинной выработки с многочисленными прорезями (Бондаренко, 2005). Улучшение условий обитания зверьков за счет искусственно

созданных щелей в убежищах увеличивает число зимующих там мышей (Klawitter, 1984).

При выборе оптимальных условий спячки летучие мыши могут управлять использованием энергетических запасов, сводя эти затраты к минимуму (Kokurewicz, 2004). При этом погодные и физиологические стимулы инициируют пробуждение зверьков во время зимней спячки, когда могут наблюдаться различные виды активности — перемещение, питание, потребление воды, спаривание.

Особенностям зимних убежищ летучих мышей в Европе посвящен обширный ряд отечественных и зарубежных публикаций, но лишь в отдельных из них (Стрелков, 1971; Siivonen, Wermundsen, 2008a; Wermundsen, Siivonen, 2010) приводится подробная характеристика условий зимовки зверьков и их поведения в условиях гибернации в рассматриваемом регионе. Поэтому целью наших исследований стали вопросы экологии гладкокожих летучих мышей в зимний период в одной из ранее не охваченных подобными исследованиями частей Восточной Фенноскандии — Республике Карелия, где обнаружены обитаемые зимние убежища до 63° с.ш.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Полевые исследования проведены в подзоне средней тайги в южной Карелии (61–63° с.ш., 30–36° в.д.). Обследовано шесть подземных зимовок летучих мышей, находящихся на удалении 70–300 км друг от друга (рис. 1). Ранее они не ис-

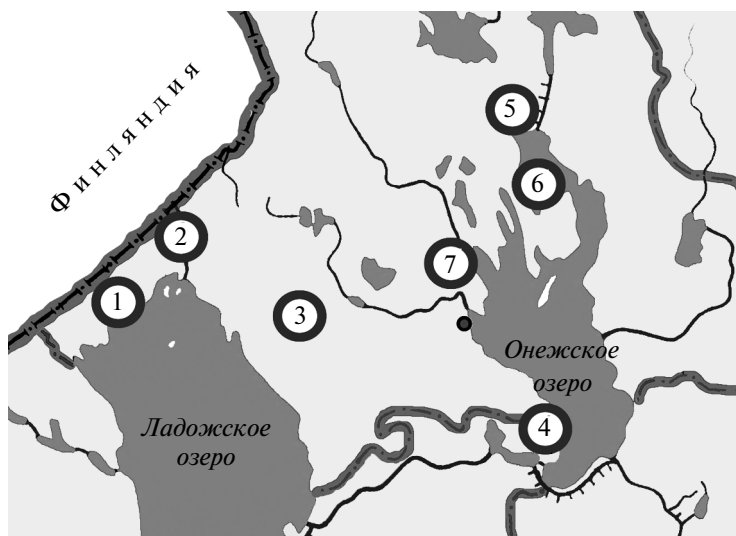


Рис. 1. Места подземных зимовок летучих мышей в Республике Карелия.

1 — Лахденпохья, 2 — Рускеала, 3 — Сона, 4 — Щелейки, 5 — Медвежьегорск, 6 — Шуньга (наши учеты), 7 — Кончезеро (учеты П.П. Стрелкова, 1958).

следовались и в специальной литературе не упоминались. Используя классификацию М.В. Мазинга (1990), можно отнести их к искусственным пещерам (№ 2, 3, 4, 6) и обшитым подземельям (№ 1, 5). На объектах Сона (61°43' с.ш., 32°14' в.д., окрестности д. Колатсельга Пряжинского района РК) и Шуньга (62°35' с.ш., 34°55' в.д., окрестности д. Шуньга Медвежьегорского района РК) проводилась выработка руды в XIX в. Длина штолен достигала 100 м при средней высоте 2.0 и 3.0 м и средней ширине 1.5 и 3.5 м соответственно. В пещере в Соне отмечено круглогодичное скопление воды в ее основании. Пещера в Шуньге очень опасна и доступна лишь частично, не более 60 м, скопления воды нет. В Рускеала (61°57' с.ш., 30°35' в.д., окрестности пос. Рускеала Сортавальского района РК) велась добыча мрамора до 1954 г. Пещера длиной 150 м, высотой до 2.5 м и шириной 3.0 м, имеется круглогодичное скопление воды. В Щелейках (61°07' с.ш., 35°40' в.д., окрестности д. Гимрека, на границе Карелии с Ленинградской обл.) заготавливали гранитные блоки в начале XX в. Длина пещеры всего 17 м, высота — 1.8 м, ширина — 1.5 м. В Лахденпохья (61°32' с.ш., 30°12' в.д., окрестности пос. Хуухканмяки Лахденпохского района РК) и Медвежьегорске (62°54' с.ш., 34°26' в.д., окрестности г. Медвежьегорск) подземелья представляют собой вырубленные в скалах залы (площадь — 530 и 380 м², высота сводов — 4.5 и 3.0 м соответственно), обшитые изнутри кирпичной кладкой или бетоном и такими же полами. Они использовались военными до 1980–1990-х годов и отличаются отсутствием естественного круглогодичного скопления воды и, вероятно, более низкой относительной влажностью воздуха.

Учет летучих мышей на зимовках проводился в ноябре–апреле 2009–2012 гг. путем сплошного осмотра пещер и подземелий. При этом в пещерах обращали внимание не только на все открытые их части, но и на многочисленные щели и, особенно, шпурсы, оставшиеся после механической заготовки каменных блоков. Шпурсы располагались как на потолке, так и на стенах пещер и уходили под разными углами на глубину до 10–25 см (диаметр отверстий — 4–6 см). В подземельях осматривали все внутренние поверхности, в том числе находящиеся в простенках между кирпичной или бетонной обшивкой и естественной горной породой.

Визуально определяли хорошо различимые виды (бурый ушан *Plecotus auritus* Linnaeus, 1758, северный кожанок *Eptesicus nilssonii* Keyserling, Blasius, 1839), а у ночниц осматривали место крепления крыловой перепонки к ноге — основной признак разграничения видов этой группы рукокрылых в полевых условиях. Разделение на ночниц Брандта *Myotis brandtii* Eversmann, 1845 и усатую *M. mystacinus* Kuhl, 1819 проводили только у самцов по форме penis (Стрелков, Бунтова, 1982; Кожурина, 1997; Schober, Grimmberger, 1997). Диагностика некоторых экземпляров сделана при анализе краниологического материала, в том числе и водяной ночницы *M. daubentonii* Kuhl, 1819. Оставшаяся часть ночниц из-за их большого фенотипического сходства отнесена к группе *M. brandtii/mystacinus*, как это сделано и в работе финских зоологов (Siivonen, Wermundsen, 2008a). Животных, погибших в процессе зимовки, собирали для дальнейшей камеральной обработки. Всего нами зарегистрировано 121 экз. летучих мышей, а с учетом данных, предоставленных биологом В.Ю. Кусакиной за 2002–2003 гг. по Лах-

Таблица 1. Численность летучих мышей на зимовках в южной Карелии

Подземные убежища	Учтено летучих мышей*, экз.			
	2009 г.	2010 г.	2011 г.	2012 г.
Лахденпохья**	4 СК	1 БУ, 7 СК	3 СК	4 СК
Рускеала		2 НБр, 1 НБр/Ус, 20 СК	2 НБр, 4 НБр/Ус, 19 СК	1 ВН, 1 НБр/Ус, 17 СК, 1 НО
Сона				8 СК (весна); 3 НБр/Ус, 1 НУс, 2 СК (осень)
Щелейки	3 НБр, 3 НБр/Ус, 1 БУ, 3 СК	1 БУ, 2 СК	2 СК	2 БУ, 1 СК
Медвежьегорск		1 СК		
Шуньга		1 СК		

* Обозначения: НБр — ночница Брандта, НУс — усатая ночница, НБр/Ус — ночница Брандта/усатая, ВН — водяная ночница, БУ — бурый ушан, СК — северный кожанок, НО — не определен.

** В 2002 г. учтены 1 СК и 1 БУ, в 2003 г. — 2 СК (личное сообщение В.Ю. Кусакиной).

денпохья, — 125 экз. В Медвежьегорске и Шуньге учет проводился один раз, в Соне — дважды (весной и поздней осенью 2012 г.), в других местах с большей численностью и разнообразием мышей — в течение 3–4 лет (см. табл. 1).

При обработке материалов использованы общепринятые методы вариационной статистики (Ивантер, Коросов, 2003).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Немногочисленные сведения о фауне летучих мышей в Карелии относятся к середине прошлого века. Как правило, это единичные наблюдения в летний период, которые позволили констатировать обитание здесь ночниц Брандта/усатой, водяной ночницы, бурого ушана и северного кожанка. Об этом свидетельствуют и более поздние отрывочные материалы по летним встречам зверьков (Коросов, 2007). Сведения по зимовкам летучих мышей в Карелии за последние 50 лет, после учетов П.П. Стрелкова (1958) в пещере у пос. Кончезеро (№ 7 на рис. 1; 62°08' с.ш., 33°59' в.д.; 1 водяная ночница и 4 ночницы Брандта/усатая), отсутствуют, а поступление материалов по смежной с нами Мурманской области маловероятно в связи с особенностями расположения этой территории, почти целиком находящейся за Полярным кругом.

Результаты учетов летучих мышей в зимних убежищах показали, что на зимовку здесь остаются как минимум пять видов: ночница Брандта (5.6% от общего числа учтенных животных), усатая ночница (0.8%), водяная ночница (0.8%), бурый ушан (4.9%) и северный кожанок (78.2%). Часть животных отнесена к условной группе ночниц Брандта/усатой (9.7%). Такое соотношение видов значительно отличается от данных по юго-восточной Финляндии (Siivonen, Wermundsen, 2008a), северу Ленинградской (Стрелков, 1958) и

Архангельской (Рыков, 2008) областей. Эти различия заключаются в значительном преобладании на зимовках до 61° с.ш. разных видов ночниц (относительное обилие — 64.8 и 74.0% соответственно в Ленинградской области и Финляндии), в низкой доле зимующих бурых ушанов в Карелии и Финляндии (4.9 и 4.0% соответственно) и высокой — в Ленинградской области (32.1%), в абсолютном преобладании на зимовках в Карелии северного кожанка — 78.2% (рис. 2). В Архангельской области, в окрестностях Пинежского заповедника (64°33' с.ш., 43°11' в.д.), доля северного кожанка в сообществах рукокрылых еще выше — относительное обилие более 98% (Рыков, 2008). Здесь же автором обнаружены и 2 экз. *M. brandtii*.

Материалы по зимовкам животных в более южных областях России и Эстонии (см. рис. 2) в целом подтверждают общую картину изменения структуры видового населения рукокрылых в широтном направлении: явное преобладание четырех-пяти видов ночниц, низкая доля северного кожанка до 61° с.ш. и доминирование последнего вида выше 61° с.ш. Распределение бурого ушана на зимовках не менее наглядно: его численность максимальна в Ленинградской области (59–60°30' с.ш.), снижается к югу (Тверская и Самарская области, 53°–56° с.ш.) и особенно к северу от Ленинградской области (южная Финляндия и Карелия, 60°30'–63° с.ш.; Архангельская область, 64°33' с.ш.). При этом в Ленинградской области его относительное обилие одинаково высоко как в пещерах (32.1%), так и в бетонных подземельях (37.5%) (Стрелков, 1958; Чистяков, 2009). В Эстонии (57°–59° с.ш.), по материалам М.В. Мазинга (1990), в малых и средних пещерах доля бурого ушана значительно выше, чем в больших (31.1 и 12.2% соответственно).

Область распространения летучих мышей в летний период значительно шире, чем их встречи

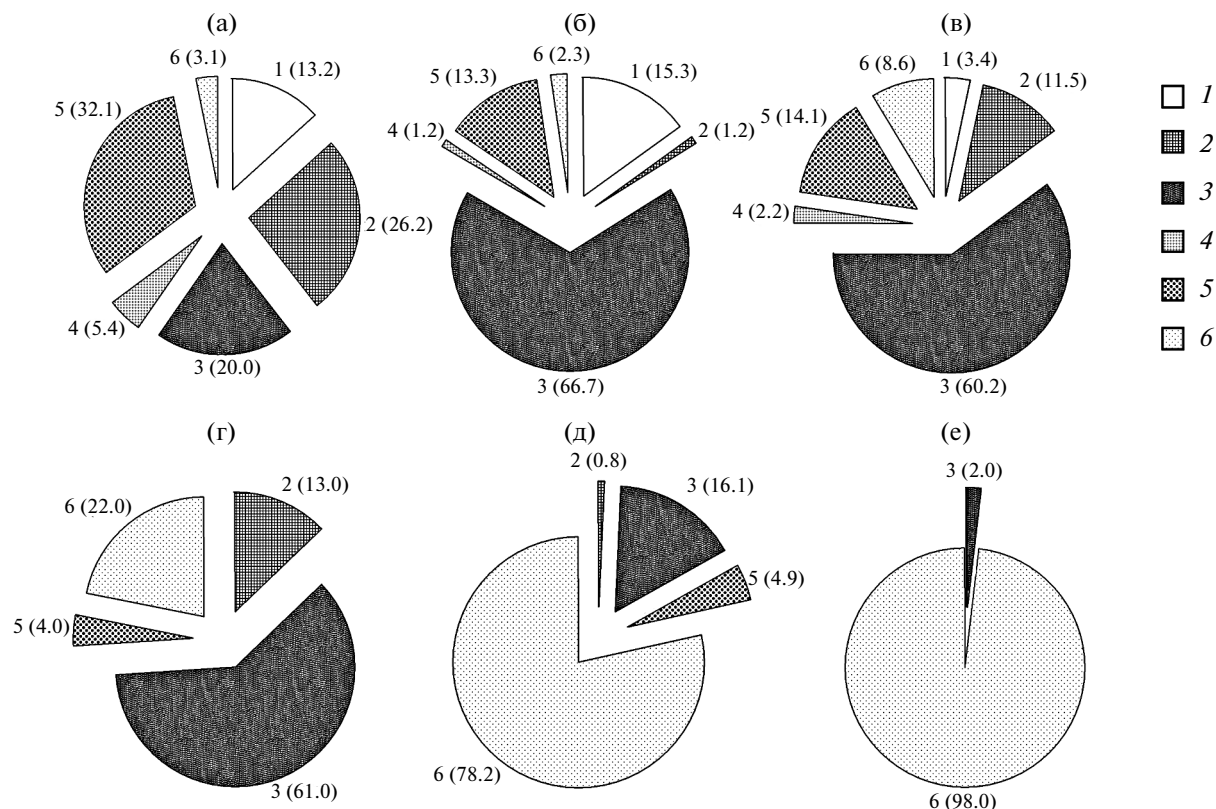


Рис. 2. Структура видового населения летучих мышей на зимовках (% от общего числа учтенных животных):

а — Ленинградская обл. (Стрелков, 1958); б — Тверская обл. (Глушкова и др., 2006); в — Самарская обл. (Смирнов и др., 2012);

г — Финляндия (Siivonen, Wermundsen, 2008a); д — Карелия (наши данные); е — Архангельская обл. (Рыков, 2008).

1 — прудовая ночница, 2 — водяная ночница, 3 — ночница Брандта/усатая, 4 — ночница Наттерера, 5 — бурый ушан, 6 — северный кожанок.

на зимовках. Летние учеты с помощью электронных детекторов в Финляндии показали, что *M. daubentonii* регулярно и повсеместно встречается до 64°52' с.ш., а затем лишь в долинах рек на широте 66°14'–66°41' с.ш. (Siivonen, Wermundsen, 2008b); *M. brandtii/mystacinus* отмечены до 66°21' с.ш., *P. auritus* — до 64°25' с.ш. и *E. nilssonii* — до 66°16' с.ш. По другим наблюдениям (Rydell et al., 1994; Speakman et al., 2000), северный кожанок встречается в Норвегии, Швеции и Финляндии до 69°–70° с.ш. Северная граница распространения прудовой ночницы *M. dasycneme* Boie, 1825 показана R.E. Stebbings и F. Griffith (1986) по южной Швеции и крайнему югу Финляндии примерно до 60° с.ш., водяной ночницы — значительно севернее, захватывая и юг Норвегии, бурого ушана — примерно до 63° с.ш. В Мурманской области единичные летние находки бурого ушана и северного кожанка известны за Полярным кругом, в Карелии наряду с водяной ночницей — севернее Онежского озера (Кузякин, 1950; Бобринский и др., 1965; Семенов-Тянь-Шанский, 1982; Богдарина, Стрелков, 2003).

Состав и соотношение видов в отдельных зимних убежищах в Карелии значительно отличается (табл. 1), но общее преобладание северного ко-

жанка отмечается как в пещерах, так и в обшитых подземельях. В последнем типе убежищ северный кожанок доминировал и на Карельском перешейке Ленинградской области: относительное обилие — 53.1% (Чистяков, 2009). В Карелии северный кожанок встречался во всех обследованных убежищах ежегодно (от 1 до 20 экз. в каждом), ночницы Брандта/усатая — в трех пещерах, но не каждый год (от 2 до 6 экз.), бурый ушан — в одной пещере и одном бетонном убежище также не ежегодно (1–2 экз.), а водяная и усатая ночницы встречены лишь однажды и первая — уже погибшей. Вызывает интерес сообщение сотрудника Рускеальского горного парка, где находится одна из пещер, о том, что зимой 2005 г. здесь зимовали почти одни ушаны, а летом у входа в штольню над самой поверхностью искусственного водоема (площадь около 0.5 га) ежегодно кормится пара летучих мышей, нередко касаясь ее поверхности. Судя по их поведению, можно предположить, что это прудовые или водяные ночницы. Отсутствие круглогодичного наличия воды в отдельных зимовках определяет низкую влажность воздуха, что, несомненно, сказывается на их заселяемости

Таблица 2. Размещение летучих мышей на зимовках в искусственных пещерах, % от общего числа учтенных животных данного вида

Характер размещения	Ночницы (Брандта, Брандта/усатая, усатая, водяная) ($n = 21$)	Бурый ушан ($n = 4$)	Северный кожанок ($n = 74$)	Всего ($n = 99$)
На стенах	90.5	75.0	58.1	65.7
В том числе:				
открыто	33.3	—	40.5	37.4
в шпурах	57.2	75.0	17.6	28.3
На потолке	9.5	25.0	41.9	34.3
В том числе:				
открыто	—	25.0	37.8	29.3
в шпурах	9.5	—	4.1	5.0
Конгрегация:				
поодиночке	28.6	100.0	89.7	79.8
парами	9.5	—	10.3	9.7
группами	61.9	—	—	10.5

ночницами (Смирнов и др., 2008; Lesinski, 1986; Siivonen, Wermundsen, 2008a,б).

Пространственное распределение летучих мышей в убежищах разного типа значительно отличалось. В обшитых подземельях 90% животных локализовались на стенах (из них половина — на стыке с потолком, а остальные — выше 1 м от пола) и лишь 10% — на потолке. При этом 20% рукокрылых находились за бетонной обшивкой как на искусственных, так и на природных стенах. В пещерах картина размещения мышей была иной: две трети зверьков зимовали на стенах, как правило, не ниже 1 м, остальные — на потолке, причем большинство из них открыто (66.7%), не используя многочисленные шпury. В то же время у отдельных видов отмечены особенности зимовки

(табл. 2), что согласуется с материалами по пещерам Урала (Большаков и др., 2005), а также подземельям Самарской Луки (Смирнов и др., 2008), расположенным значительно южнее (рис. 3). В частности, выявлено, что при попарном сравнении мест дислокации летучих мышей в искусственных пещерах на зимовках в Карелии (см. табл. 2) ночницы предпочитают размещаться на стенах, но не на потолке ($\chi^2 = 65.6, p = 0.01$) и в шпурax, а не открыто ($\chi^2 = 11.2, p = 0.01$), а северный кожанок, наоборот, вне укрытий ($\chi^2 = 32, p = 0.01$). При этом у ночниц преобладает конгрегация по 2–4 особи ($\chi^2 = 18.3, p = 0.01$), тогда как у северного кожанка — одиночное расположение животных ($\chi^2 = 63, p = 0.01$). В Финляндии в старых военных бетонных убежищах северный кожанок, напротив, активно использовал трещины в стенах (60.8% встреч) (Wermundsen, Siivonen, 2010).

Гибель летучих мышей на зимовках наблюдалась лишь в самой большой искусственной пещере — Рускеала. Из 68 зарегистрированных здесь за три года животных погибшими оказались 5 экз. (7.4%): 3 северных кожанка (4.4%), 1 ночница Брандта (1.5%) и 1 водяная ночница (1.5%). Гибель рукокрылых при расчете от общего числа учтенных животных за все время наблюдений ($n = 125$) составила 4%. Из 97 зарегистрированных северных кожанков погибли 3.1%, из 21 ночницы трех видов — 9.5%, среди учтенных 6 ушанов погибших не было.

Зимние сезоны 2010–2012 гг. характеризовались частой и резкой сменой погодных условий, значительными отклонениями среднемесячных температур декабря–марта (на 7.1°C при похолодании и на 6.8°C при потеплении) от климатической нормы, что в целом характерно для климата Карелии. Погибшие летучие мыши были обнаружены в середине марта 2010 и 2012 гг., тогда как в начале февраля 2011 г. они отсутствовали. Хотя

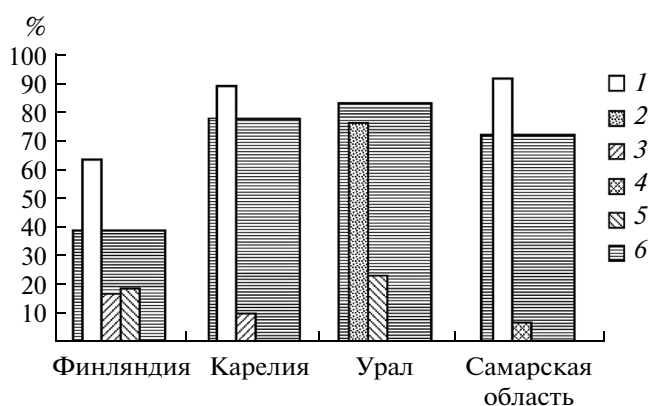


Рис. 3. Характер размещения северного кожанка на зимовках, % от общего числа учтенных животных: Финляндия (Siivonen, Wermundsen, 2008a), Карелия (наши данные), Урал (Орлов, 2000; Большаков и др., 2005), Самарская обл. (Смирнов и др., 2008; Смирнов, Вехник, 2009).

1 — одиночки, 2 — одиночки и пары, 3 — пары, 4 — пары и группы, 5 — группы, 6 — открытое размещение.

представленного ряда наблюдений пока недостаточно, можно предположить, что отход животных происходит в конце зимы (март–апрель), на что указывал и П.П. Стрелков (1965). Материалы по смертности рукокрылых на других зимовках крайне скудны (Стрелков, 1965; Мерзликин, 2002; Ануфриев, 2007) и говорят лишь о единичных случаях гибели животных.

Зимовки летучих мышей в суровых природных условиях Севера становятся возможными не только благодаря наличию здесь подходящих укрытий и выбору животными оптимальных условий внутри убежищ, но и в связи с особенностями физиологии рукокрылых, способных контролировать уровень метаболизма, доводя его при гибернации до 0.2–0.4% от этого показателя в активном состоянии (Ануфриев, Ревин, 2006). Кроме того, появились первые данные о концентрации а-токоферола в органах и тканях ночницы Брандта, бурого ушана и северного кожана в Карелии в зимний период (Ильина и др., 2011), которые указывают на более высокий уровень витамина Е у самого зимостойкого вида – северного кожана. Вероятно, выявленный уровень а-токоферола демонстрирует адекватную для предстоящего размножения обеспеченность витамином организма животных в конце зимовки.

Таким образом, основу хироптерофауны Карелии на зимовках составляют широко распространенные бореальные оседлые виды – ночница Брандта, бурый ушан и северный кожанок. Другие виды этой группы (усатая и водяная ночницы) отмечаются значительно реже, а обитание прудовой ночницы, как и ночницы Наттерера *M. nattereri* Kuhl, 1818, пока не нашло своего подтверждения даже в летний сезон. Европейские неморальные виды на зимовках в Карелии маловероятны (Богдарина, Стрелков, 2003). В южной Финляндии отмечены все перечисленные виды, а в Ленинградской области, на границе с Карелией, зафиксирован единичный случай зимовки двцветного кожана *Vespertilio murinus* Linnaeus, 1758 (Новиков и др., 1970; Siivonen, Sulkava, 1999; Siivonen, Wermundsen, 2003). Видимо, можно говорить о дальнейшем расширении списка видов, зимующих на территории Карелии.

Видовое разнообразие летучих мышей в летний сезон значительно богаче: и в Финляндии, и в Ленинградской области – 11 видов (Богдарина, Стрелков, 2003; Siivonen, Sulkava, 1999; Siivonen, Wermundsen, 2003). В более суровых климатических условиях Карелии половина из них не отмечена. Сопоставление этих данных с материалами по средним и южным областям России (Стрелков, Ильин, 1990; Золина и др., 2007; Безруков, Каменек, 2008; Ситникова и др., 2009) показывает, что с продвижением к северу видовой состав летучих мышей обедняется и так же, как и на востоке страны (Ануфриев, 2008), становится минимальным в бореальном поясе Палеарктики в по-

лосе между 60° и 63° с.ш. Однако такое снижение числа видов рукокрылых при продвижении в широтном географическом градиенте происходит не столь резко, как в других европейских странах (Pereswiet-Soltan, 2007). Показано (Ulrich et al., 2007), что площадь территорий, географическая широта и годовая амплитуда температур воздуха объясняют 73% общей изменчивости видовой богатства рукокрылых 58 европейских стран. Представленность семейств, родов и видов летучих мышей падает от Средиземноморья к странам Восточной Европы с минимумом в Эстонии и Финляндии.

Учитывая особенности распространения и видовое разнообразие гладконосых летучих мышей на Европейском Севере России (Богдарина, Стрелков, 2003), можно предположить, что именно на восточной окраине Фенноскандии с наиболее суровыми климатическими условиями (Республика Карелия и Мурманская область) и, вероятно, в других областях за 60° с.ш. показатели видовой богатства и численности видов этой группы животных будут минимальными для Европы.

Работа поддержана грантами Президиума РАН “Живая природа: современное состояние и проблемы развития” (№ 01201262113) и РФФИ (№ 14-05-00439).

Авторы выражают искреннюю признательность сотруднику Зоологического музея МГУ С.В. Крускопу за помощь в работе с краниологическим материалом, а также биологу В.Ю. Кусакиной за помощь в сборе материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ануфриев А.И. Зимовка летучих мышей в Якутии // *Plecotus et al.* 2007. № 10. С. 55–61.
- Ануфриев А.И. Механизмы зимней спячки мелких млекопитающих Якутии. Новосибирск: СО РАН, 2008. 158 с.
- Ануфриев А.И., Ревин Ю.В. Биоэнергетика зимней спячки летучих мышей (Chiroptera: Vespertilionidae) в Якутии // *Plecotus et al.* 2006. № 9. С. 8–17.
- Безруков В.А., Каменек В.М. Видовой состав рукокрылых (Chiroptera) Ульяновской области // Геоэкологические проблемы Среднего Поволжья: Сб. научн. тр. регион. научн. семинара. Ульяновск: УлГУ, 2008. С. 14–17.
- Бобринский Н.А., Кузнецов Б.А., Кузякин А.П. Определитель млекопитающих СССР. М: “Просвещение”, 1965. 381 с.
- Богдарина С.В., Стрелков П.П. Распространение рукокрылых (Chiroptera) на севере Европейской России // *Plecotus et al.* 2003. № 6. С. 7–28.
- Большаков В.Н., Орлов О.Л., Снитко В.П. Летучие мыши Урала. Екатеринбург: “Академкнига”, 2005. 176 с.
- Бондаренко А.М. Пространственное расположение и численность позднего кожана *Eptesicus serotinus* (Schreber, 1774) в штольнях села Бычок (Молдова, Приднестровье) // *Plecotus et al.* 2005. № 8. С. 3–7.
- Глушкова Ю.В., Крускоп С.В., Федоров Н.В. Годичный мониторинг рукокрылых в их зимнем убежище в Центральной России // *Plecotus et al.* 2006. № 9. С. 25–31.

- Золина Н.Ф., Шепелев А.А., Смирнов Д.Г., Ильин В.Ю. Состав и особенности распределения рукокрылых в городе Пензе и его окрестностях // Териофауна России и сопредельных территорий: Мат-лы междунар. совещ. М., 2007. С. 164.
- Ивантер Э.В., Коросов А.В. Введение в количественную биологию. Петрозаводск: ПетрГУ, 2003. 304 с.
- Ильина Т.Н., Руоколайнен Т.Р., Белкин В.В., Баишикова И.В. Токоферол в физиологических адаптациях млекопитающих различного экогенеза // Тр. КарНЦ РАН. Сер. Экспериментальная биология. Петрозаводск: РИО КарНЦ РАН, 2011. № 3. С. 49–56.
- Калабухов Н.И. Спячка млекопитающих. М.: Наука, 1985. 264 с.
- Кожурина Е.И. Летучие мыши европейской части бывшего СССР. Полевой определитель по внешним признакам: [Электронный ресурс]. – 1997. Режим доступа WEB: <http://spelestology.narod.ru/spelesto/bats/bats.html>
- Коросов А.В. Отряд рукокрылые (Chiroptera) // Красная книга Республики Карелия. Петрозаводск: “Издательство Карелия”, 2007. С. 169–171.
- Кузякин А.П. Летучие мыши (Систематика, образ жизни и польза для сельского и лесного хозяйства). М.: “Советская наука”, 1950. 442 с.
- Мазинг М.В. Пещеры Эстонии – уникальные места массовой зимовки рукокрылых. Тарту: “Эстонское общество естествоиспытателей”, 1990. 83 с.
- Мерзликин И.Р. О некоторых причинах гибели рукокрылых в Сумской области (северо-восточная Украина) // *Plecotus et al. Pars specialis*. 2002. С. 113–115.
- Новиков Г.А., Айрапетьянц А.Э., Пукинский Ю.Б. и др. Отряд Рукокрылые // Звери Ленинградской области: Л.: Изд-во ЛГУ, 1970. С. 63–84.
- Орлов О.Л. Фауна и экология рукокрылых (Mammalia, Chiroptera) Среднего Урала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2000. 19 с.
- Рыков А.М. Рукокрылые // Компоненты экосистем и биоразнообразия карстовых территорий европейского Севера России (на примере заповедника “Пинежский”). Архангельск, 2008. С. 293–294.
- Семенов-Тянь-Шанский О.И. Звери Мурманской области. Мурманск: Мурманское кн. изд-во, 1982. 175 с.
- Ситникова Е.Ф., Крускоп С.В., Мишта А.В. Материалы к фауне рукокрылых Брянской области // *Plecotus et al.* 2009. № 11–12. С. 32–49.
- Слоним А.Д. Минимизация и максимизация физиологических функций и природные физиологические адаптации организма // Экология. 1979. № 4. С. 5–15.
- Смирнов Д.Г., Вехник В.П. Одиночная и групповая организации особей в сообществе рукокрылых (Chiroptera: Vespertilionidae), зимующих в искусственных подземельях Самарской Луки // Изв. РАН. Сер. биол. 2009. № 1. С. 88–94.
- Смирнов Д.Г., Вехник В.П., Курмаева Н.М., Шепелев А.А. Сезонные особенности формирования пространственной структуры населения рукокрылых в штольнях Самарской Луки // Поволжский экологич. журн. 2012. № 1. С. 73–82.
- Смирнов Д.Г., Вехник В.П., Курмаева Н.М. и др. Пространственная структура сообщества рукокрылых (Chiroptera: Vespertilionidae), зимующих в искусственных подземельях Самарской Луки // Изв. РАН. Сер. биол. 2008. № 2. С. 243–252.
- Стрелков П.П. Материалы по зимовкам летучих мышей в европейской части СССР // Труды Зоол. ин-та АН СССР. 1958. Т. 25. С. 255–303.
- Стрелков П.П. Зимовки летучих мышей (Chiroptera: Vespertilionidae) в средней и северной полосе европейской части СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1965. 20 с.
- Стрелков П.П. Экологические наблюдения за зимней спячкой летучих мышей (Chiroptera, Vespertilionidae) Ленинградской области // Морфология и экология позвоночных: Тр. ЗИН АН СССР. Л.: Наука, 1971. Т. 48. С. 251–303.
- Стрелков П.П., Бунтова Е.Г. Усатая ночница (*Myotis mystacinus*) и ночница Брандта (*Myotis brandtii*) в СССР и взаимоотношения этих видов. Сообщ. 1 // Зоол. журн. 1982. Т. 61(8). С. 1227–1241.
- Стрелков П.П., Ильин В.Ю. Рукокрылые (Chiroptera, Vespertilionidae) юга Среднего и Нижнего Поволжья // Фауна, систематика и эволюция млекопитающих. Рукокрылые, грызуны: Тр. ЗИН АН СССР. Л., 1990. Т. 225. С. 42–167.
- Чистяков Д.В. Новые данные о зимовках рукокрылых в искусственных подземных сооружениях Ленинградской области // *Plecotus et al.* 2009. № 11–12. С. 14–17.
- Klawitter J. Bau von Fledermauswinterquartieren – Methoden und Erfahrungen // *Myotis*. 1984. Bd 21–22. S. 171.
- Kokurewicz T. Sex and age related habitat selection and mass dynamics of Daubenton’s bats *Myotis daubentonii* (Kuhl, 1817) hibernating in natural conditions // *Acta Chiropterol.* 2004. V. 6. P. 121–144.
- Lesinski G. Ecology of Bats Hibernating Underground in Central Poland // *Acta Theriol.* 1986. V. 31. P. 507–521.
- Pereswiet-Soltan A. Relation between climate and bat fauna in Europe // *Travaux du Museum National d’Histoire Naturelle “Grigore Antipa”*. 2007. V. 50. P. 505–515.
- Rydell J., Strann K.-B., Speakman J.R. First record of breeding bats above the Arctic Circle: northern bats at 68–70° N in Norway // *J. Zoology*. 1994. V. 233(2). P. 335–339.
- Siivonen Y., Sulkava S. Mammals of the North. Otava, Helsinki, 1999. 224 p (in Finnish).
- Siivonen Y., Wermundsen T. First records of *Myotis dasycneme* and *Pipistrellus pipistrellus* in Finland // *Vespertilio*. 2003. V. 7. P. 177–179.
- Siivonen Y., Wermundsen T. Characteristics of winter roosts of bat species in southern Finland // *Mammalia*. 2008a. V. 72. P. 50–56.
- Siivonen Y., Wermundsen T. Distribution and foraging habitats of bats in northern Finland: *Myotis daubentonii* occurs north of the Arctic Circle // *Vespertilio*. 2008b. V. 12. P. 41–48.
- Schober W., Grimmberger E. The bats of Europe and North America. New Jersey: T.F.H. Publications, Inc., 1997. 239 p.
- Speakman J.R., Rydell J., Webb P.I. et al. Activity patterns of insectivorous bats and birds in northern Scandinavia (69° N), during continuous midsummer daylight // *Oikos*. 2000. V. 88. P. 75–86.
- Stebbing R.E., Griffith F. Distribution and status of bats in Europe. Cambrian News Ltd., 1986. 142 p.
- Ulrich W., Sachanowicz K., Michalak M. Environmental correlates of species richness of European bats (Mammalia: Chiroptera) // *Acta Chiropterol.* 2007. № 9(2). P. 347–360.
- Wermundsen T., Siivonen Y. Seasonal variations in use of winter roosts by five bat species in south-east Finland // *Central European J. of Biology*. 2010. V. 5(2). P. 262–273.