Національний науково-природничий музей
Українське теріологічне товариство

Societas Theriologicae Ucrainiae

Theriologia Ukrainica

volume 28 • 2024



ISSN 2616-7379

Theriologia Ukrainica
Східноєвропейський теріологічний журнал
(до 2018 як *Праці Теріологічної школи*)

науковий рецензований журнал
Українського теріологічного товариства

видається з 1998 року Національним науково-природничим музеєм НАН України (Київ)

Київ • 2024 • Том 28 • 224 с.

Редакційна колегія

Головний редактор
Загороднюк, Ігор, канд. біол. наук, Київ

Заступник головного редактора
Баркасі, Золтан, канд. біол. наук, Київ
Рековець, Леонід, докт. біол. наук, Вроцлав

Секретар редакції
Коробченко, Марина, магістр екології, Київ

Члени редколегії
Бальчаускас, Лінас, докт. біол. наук, Вільнюс
Башта, Андрій-Тарас, канд. біол. наук, Львів
Волох, Анатолій, докт. біол. наук, Мелітополь
Гащак, Сергій, канд. біол. наук, Славутич
Дикий, Ігор, канд. біол. наук, Львів
Ємельянов, Ігор, докт. біол. наук, Київ
Криштуфек, Борис, доктор, Любляна
Лобков, Володимир, докт. біол. наук, Одеса
Махолан, Мілош, докт. прир. наук, Брно
Мілютін, Андрій, канд. біол. наук, Тарту
Надаховський, Адам, докт. габ., Вроцлав
Новицький, Василь, докт. біол. наук, Київ
Попова, Лілія, канд. біол. наук, Київ
Постава, Томаш, докт. габіл., Краків
Придатко, Василь, канд. біол. наук, Київ
Рідуш, Богдан, докт. геогр. наук, Чернівці
Тархнішвілі, Давид, докт. біол. наук, Тбілісі
Тищенко, Володимир, канд. біол. наук, Київ
Хоєцький, Павло, докт. с.-г. наук, Львів
Чанаді, Олександр, доктор філософії, Прешов
Чорба, Габор, доктор філософії, Будапешт

верстка та електронна версія: І. Загороднюк
корекція англомовних текстів: З. Баркасі

Адреса
e-mail: mammalia@ukr.net
web: http://terioshkola.org.ua/ua/journal.htm

Theriologia Ukrainica
East-European Journal of Mammalogy
(before 2018 as *Proceedings of the Theriological School*)

scientific peer-reviewed journal
of the Ukrainian Theriological Society

published since 1998 by the National Museum
of Natural History, NAS of Ukraine (Kyiv, Ukraine)

Kyiv • 2024 • Volume 28 • 224 pp.

Editorial Board

Editor-in-chief
Zagorodniuk, Igor, PhD, Kyiv, Ukraine

Associate editor
Barkaszi, Zoltán, PhD, Kyiv, Ukraine
Rekovets, Leonid, Prof., DSc, Wroclaw, Poland

Editorial secretary
Korobchenko, Marina, MSc, Kyiv, Ukraine

Assistant editors
Balčiauskas, Linas, Assoc. Prof., Dr. hab., Vilnius, Lithuania
Bashta, Andriy-Taras, PhD, Lviv, Ukraine
Csanády, Alexander, PhD, Presov-Lubotice, Slovakia
Csorba, Gábor, PhD, Budapest, Hungary
Dykyy, Ihor, PhD, Lviv, Ukraine
Emelianov, Igor, Prof., DSc, Kyiv, Ukraine
Gashchak, Sergey, PhD, Slavutych, Ukraine
Khoyetsky, Pavlo, Prof., DSc, Lviv, Ukraine
Kryštufek, Boris, PhD, Ljubljana, Slovenia
Lobkov, Volodymyr, Prof., DSc, Odesa, Ukraine
Macholán, Miloš, CSc., Prof. RNDr., Brno, Czech
Miljutin, Andrei, PhD, Tartu, Estonia
Nadachowski, Adam, Prof., DrHab, Wrocław, Poland
Novytsky, Vasyl, Prof., DSc, Kyiv, Ukraine
Popova, Lilia, PhD, Kyiv, Ukraine
Postawa, Tomasz, Dr. hab., Krakow, Poland
Prydatko, Vasyl, PhD, Kyiv, Ukraine
Ridush, Bohdan, Prof., DSc, Chernivtsi, Ukraine
Tarkhnishvili, David, Prof., DSc, Tbilisi, Georgia
Tyshchenko, Volodymyr, PhD, Kyiv, Ukraine
Volokh, Anatoly, Prof., DSc, Melitopol, Ukraine

makeup and electronic version: I. Zagorodniuk
proofreading of English parts: Z. Barkaszi

Address
e-mail: mammalia@ukr.net
web: http://terioshkola.org.ua/en/journal.htm

Реєстрація видання

Ідентифікатор медіа R30-03461 згідно з рішенням Національної ради України з питань телебачення і радіомовлення № 1065 від 28.03.2024. Включено до Переліку наукових фахових видань України за спеціальностями «біологія», «екологія» та «лісове господарство» (категорія «Б»: накази МОН України № 886 від 02.07.2020 та № 1188 від 24.09.2020; попередня атестація — наказ МОН № 1604 від 22.12.2016).

ISSN 2616-7379 (Print) • ISSN 2617-1120 (Online)

Фото на обкладинці: куниця лісова (*Martes martes*), автор — Олексій Сапуга (01.09.1982–30.07.2024).

Національний науково-природничий музей НАН України • Українське теріологічне товариство

Theriologia Ukrainica

Східноєвропейський теріологічний журнал
East-European Journal of Theriology

Том 28 • 2024 http://terioshkola.org.ua

p-ISSN 2616-7379
e-ISSN 2617-1120

науковий журнал • видається з 1998 р. • виходить двічі на рік • Київ
scientific journal • published since 1998 • biannual • Kyiv

ЗМІСТ

Фауна та систематика

Гащак, С. Анотований огляд фауни ссавців Чорнобильського біосферного заповідника за станом на 2023 рік [англ.] 3–33

Загороднюк, І., М. Коробченко. Теріофауна міста Луганська (Україна) довоєнного часу (2004–2014) 34–54

Морфологія та мінливість

Лазарєв, Д. Краніологія *Nyctereutes procyonoides* (Carnivora) за матеріалами з України [англ.] 55–68

Олійник, Ю. Визначення віку кішки лісової (*Felis silvestris*): дослідження вибірки з Північно-західного Причорномор'я (Україна) [англ.] 69–83

Рековець, Л., В. Демешкант. Ультраструктура емалі кутніх зубів у представників роду *Ellobius* (Rodentia) в плейстоцені й голоцені України [англ.] 84–94

Поширення та чисельність

Киселюк, О., Б. Калинчук, Ю. Мотрук. Особливості поширення й екології ведмедя бурого (*Ursus arctos*) у Карпатському національному парку (Україна) 95–101

CONTENTS

Fauna and Systematics

Gaschak, S. Annotated review of the mammal fauna in the Chornobyl Biosphere Reserve as of 2023

Zagorodniuk, I., M. Korobchenko. The mammal fauna of the city of Luhansk (Ukraine) in the pre-war period (2004–2014)

Morphology and Variation

Lazariev, D. Craniology of *Nyctereutes procyonoides* (Carnivora) based on materials from Ukraine

Oleinik, Y. Age determination of the wildcat (*Felis silvestris*): a case study of a sample from the North-Eastern Black Sea region (Ukraine)

Rekovets, L., V. Demeshkant. Ultrastructure of the enamel of molars of the genus *Ellobius* (Rodentia) in the Pleistocene and Holocene of Ukraine

Distribution and Abundance

Kyseliuk, O., B. Kalynchuk, Y. Motruk. Features of distribution and ecology of the brown bear (*Ursus arctos*) in the Carpathian National Park (Ukraine)

Новосельцева, Ю. Моделювання поширення видів засобами MaxEnt: огляд і перспективи 102–112 *Novoseltseva, Y.* Species distribution modelling using MaxEnt: overview and prospects

Поліщук, І., І. Загороднюк. Гіпсуг гірський (*Hypsugo savii*) в Україні: аналіз реєстрацій та свідчення експансії 113–128 *Polischuk, I., I. Zagorodniuk.* Savi's pipistrelle (*Hypsugo savii*) in Ukraine: analysis of records and evidence of expansion

Редінов, К. Особливості поширення вивірки лісової (*Sciurus vulgaris*) на півдні України: приклад із Миколаївщиною 129–141 *Redinov, K.* Distribution features of the red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in the south of Ukraine: a case study of Mykolaiv Oblast

Моніторинг та екологія **Monitoring and Ecology**

Жила, С. Вовк (*Canis lupus*) на півночі Центрального Полісся: дієта, ширина екологічної ніші та вибірковість хижацтва 142–150 *Zhyla, S.* The wolf (*Canis lupus*) in the north of Central Polissia: diet, ecological niche width, and selective predation

Мякушко, С. Невдала спроба: чому зміна репродуктивної стратегії популяції гризунів не забезпечила відновлення екологічного балансу [англ.] 151–160 *Myakushko, S.* A vain attempt: why a change in the reproductive strategy of a rodent population failed to restore ecological balance

Стржалка, М., К. Козакевич, Т. Постава. Чи має значення якість води? Кормова активність нічниці водяної (*Myotis daubentonii*) над трьома різними за трофікою озерами [англ.] 161–170 *Strzałka, M., K. Kozakiewicz, T. Postawa.* Does water quality matter? Foraging activity of Daubenton's bat (*Myotis daubentonii*) over three lakes with different trophy

Мисливство і природокористування **Hunting and Nature Management**

Копій, Г. Динаміка чисельності муфлона *Ovis aries musimon* на південному заході Польщі протягом 1981–2020 років [англ.] 171–181 *Kopij, G.* Population dynamics of the mouflon (*Ovis aries musimon*) in south-west Poland in 1981–2020

Шейгас, І., І. Гулик. Фактична та оптимальна чисельність основних видів ратичних в розрізі природних лісомисливських областей України 182–200 *Sheihas, I., I. Gulyk.* Actual and optimal abundance of the main ungulate species in the context of natural forestry regions of Ukraine

Колекції та музеї **Collections and Museums**

Євстаф'єв, І. Зоологічні експозиції природничих музеїв: класичне виконання та сучасний підхід 201–224 *Evstafiev, I.* Zoological exhibitions in natural history museums: classic design and modern approach

Theriologia Ukrainica, **28**: 3–33 (2024)
p-ISSN 2616-7379 • e-ISSN 2617-1120
DOI: 10.53452/TU2803

ANNOTATED REVIEW OF THE MAMMAL FAUNA IN THE CHORNOBYL BIOSPHERE RESERVE AS OF 2023

Sergii Gashchak

Key words

Exclusion zone, Chornobyl Radio-ecological Biosphere Reserve, species check-list, adventive species, autochthonous species, rare species

doi

http://doi.org/10.53452/TU2803

Article info

submitted 26.09.2024
revised 19.12.2024
accepted 30.12.2024

Language

English, Ukrainian summary

Affiliation

Chornobyl Center for Nuclear Safety, Radioactive Waste and Radioecology (Slavutych, Ukraine)

Correspondence

S. Gashchak; Chornobyl Center for Nuclear Safety, Radioactive Waste and Radioecology, 11 Zbroinykh Syl Ukrainy Street, Slavutych, 07101 Ukraine;
Email: sgaschak@chornobyl.net
orcid: 0000-0002-7582-6742

Abstract

The review of mammals recorded in the Chornobyl Radiation-Ecological Biosphere Reserve (established in 2016, covering 2273 of the 2600 km² area of the former exclusion zone) is carried out for the second time in the entire history of studies in the region. In addition to presenting a checklist of the local mammal fauna, the review details the changes that have taken place over the last 20 years. In total, 61 species have been recorded in the Reserve (compared to 49 in 2006), representing 7 orders and 19 families. Among them, 10–11 species are non-native, of which 5 were introduced in the last 25–70 years. The rest of the species are autochthonous. Nine species are considered to be phantom species, meaning that they are known from neighbouring areas but have not been found in the Reserve. Twenty-two species have protected status in Ukraine (Red Data Book of Ukraine, 2021), and 6 in Europe (IUCN Red List, 2024). The changes in the checklist of the Reserve's mammal fauna have mainly resulted from more intense studies and using revised approaches. Research on bats alone has added nine species to the list of mammals. Additionally, feral domestic animals (cats, dogs, and cattle) have been included in the checklist as they have formed established wild populations. Only two species, the golden jackal and the European bison, arrived naturally in the Reserve for the first time. The abundance of most species shows significant long-term and seasonal fluctuations, influenced by climate change, disease, shifts in vegetation, wildfires, floods, intraspecies dynamics, and occasionally human activity. Certain species (lynx, Przewalski's horse, and bear) continue to increase in number, while the red deer has shifted from being a non-abundant to a dominant species. At the same time, there is limited information on rare and conditionally non-abundant species as they often fall outside the scope of research due to the difficulty of their study. This consideration is not reasonable as those species constitute a substantial portion of the checklist, and many of them are protected species. Nevertheless, the current state of the mammal fauna demonstrates the positive impact of nature conservation and the stable development of autochthonous populations, reinforcing the view that the Chornobyl Radiation-Ecological Biosphere Reserve is a highly valuable wildlife sanctuary in both Ukraine and Europe.

Cite as

Gashchak, S. 2024. Annotated review of the mammal fauna in the Chornobyl Biosphere Reserve as of 2023. *Theriologia Ukrainica*, **28**: 3–33. [English]

© 2024 The Author(s); Published by the National Museum of Natural History, NAS of Ukraine on behalf of *Theriologia Ukrainica*. This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY-SA 4.0), which permits unrestricted reuse, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

Анотований огляд фауни ссавців Чорнобильського біосферного заповідника станом на 2023 рік

Сергій Гащак

Резюме. Цей огляд ссавців, що зареєстровані у Чорнобильському радіаційно-екологічному біосферному заповіднику (з 2016 р. займає 2273 з 2600 км^2 колишньої зони відчуження), є другим за всю історію досліджень регіону, і надає не тільки контрольний список фауни, а й фіксує зміни, що сталися за останні 20 років. Всього у заповіднику зареєстровано 61 вид (у 2006 — 49), що належать до 7 рядів і 19 родин. З них 10–11 видів — адвентивні, включаючи 5, інтродукованих в останні 25–70 років, решта — автохтонні. Ще 9 видів — фантомні, тобто такі, що відомі з сусідніх територій, але досі не були виявлені у заповіднику. З-поміж 61 виду 22 мають охоронний статус за Червоною книгою України (2021), а 6 — охоронну категорію у Європі (The IUCN Red List, 2024). Зміни у контрольному списку теріофауни, в першу чергу, пов'язані зі збільшенням обсягів досліджень і переглядом підходів. Дослідження кажанів додали зразу 9 видів. Також до переліку додано здичавілих свійських тварин, що утворили стійкі угруповання: кота, собаку і бика. Лише 2 види (шакал і зубр) дійсно з'явилися тут вперше, і — природним шляхом. Чисельність більшості видів характеризується виразною багаторічною і сезонною динамікою внаслідок кліматичних змін, хвороб, змін у рослинному покриві, пожеж, повеней, внутрішньовидових процесів, та іноді — від дій людини. Деякі види (рись, ведмідь, кінь Пржевальського) продовжують зміцнювати свій статус, збільшуючись у чисельності, а олень шляхетний взагалі з нечисленного перетворився у домінуючого. Разом з тим, дуже мало інформації щодо рідкісних та умовно нечисленних видів, бо ними, внаслідок складності, займаються не часто, або взагалі не займаються. Це невірно, бо такі види складають більшу частину списку і з-поміж них більше всього охоронних. Попри це, сучасний стан теріофауни в черговий раз демонструє позитивний вплив заповідання і сталий розвиток автохтонних комплексів, і підтверджує тезу, що заповідник є ціннішим резерватом дикої природи в Україні і Європі.

Ключові слова: зона відчуження, Чорнобильський радіаційно-екологічний біосферний заповідник, контрольний перелік видів, адвентивний вид, автохтонний вид, рідкісний вид.

Introduction

The first detailed review of all available information on the species composition and population status of vertebrates in the exclusion zone and the zone of mandatory resettlement (= Chornobyl Exclusion Zone, CEZ) was published in 2006 [Gashchak *et al.* 2006]. This included a chapter on the mammal fauna, providing not only a review of data collected over the 20 years since the Chornobyl nuclear power plant accident, but also reflecting changes in the ecosystems that occurred primarily during the first years after the disaster. These changes were significant and widespread, mainly due to the cessation of agricultural and forestry activities, and the evacuation of the human population from an area of 2600 km² in northern Kyiv Oblast and 2150 km² in the southern part of the Homel region (Republic of Belarus). This 'rewilding' allowed the gradual natural development of ecosystems, aligning them with the typical characteristics of the given natural zone. Interest to the CEZ was high, although with a strong radioecological focus. There were relatively few purely faunistic studies, and much of the faunal information was obtained as a byproduct of radioecological research. Consequently, knowledge of the CEZ fauna remained fragmentary and limited (see a review of mammalogical studies in the CEZ [Gashchak *et al.* 2024]).

In subsequent years, the CEZ continued to be *de facto* protected; forests gradually occupied former agricultural lands, their structure evolved, and long-term droughts, large-scale wildfires, and floods occurred [Matsala *et al.* 2021]. The level of anthropogenic impact also varied, across both specific areas and the entire territory. Interest in the CEZ fauna grew. The use of new techniques and the development of new research directions significantly expanded our knowledge [Gashchak *et al.* 2023]. More and more endangered and protected species were identified [Gashchak 2018]. Scientists began to realise that, as a result of radiation countermeasures that were largely unrelated to environmental conservation, a valuable wildlife reserve of continental significance had emerged in the CEZ,

which deserves special protection [Gashchak 2006]. Finally, in 2016, recognising the impracticality of using these lands for other purposes, the Chornobyl Radioecological Biosphere Reserve was established within the CEZ [Decree of the President of Ukraine "No. 174/2016, 26.04.2016].

The aim of this work is to summarise how the CEZ mammal fauna and our understanding of it have developed over the last 20 years. Compiling all of the known data (even if incomplete and fragmented) into a single article would be an exceedingly difficult task. Therefore, this review takes the form of an annotated species list (checklist) verifying the presence of each species in the CEZ as of 2023. The review addresses the presence status of each species as well as general issues of mammal research within the CEZ.

Materials and Methods

Although this review focuses on mammals of the Chornobyl Radioecological Biosphere Reserve, it is important to note that the Reserve was established only in 2016 and covers 87.6% (2273 km²) of the total CEZ area (2600 km²)[1]. The central part of the CEZ has retained its initial industrial function as a radioactive waste management zone. Nevertheless, up to 60% of this area is not significantly affected by technological activity and consists of natural complexes similar to those in surrounding areas. Faunistic studies are also conducted in this industrial zone, both historically and currently. Moreover, most of the information used in this review was collected before the Reserve's establishment in 2016. Therefore, this review does not strictly cover the fauna of the administrative and territorial entity of the 'Exclusion Zone' or the national environmental entity, the 'Chornobyl Biosphere Reserve', but rather the entire 2600 km² area containing these designated areas. Consequently, in this article, the abbreviation 'CEZ' applies to both contexts.

The taxonomic hierarchy and nomenclature follow Zagorodniuk & Emelyanov [2012].

This review draws on both published information and unpublished original observations. Since mammal studies conducted after 1986 have not been comprehensive (sporadic, short-term, partial, covering only specific areas and species), the lack of data made impossible high-quality assessment of species presence. Therefore, species statuses reflect relative expert assessment based on the entire body of available information. The status of each species in this article aligns with the presence categories proposed by Zagorodniuk *et al.* [2002]:

> • Phantom (0)—Species that may inhabit the CEZ, as they were recorded there before 1986 or in adjacent lands after 1986, but there have been no confirmed sightings within the CEZ since 1986. • Occasional (1)—Species recorded less than three times since 1986, with their status remaining uncertain due to lack of data. • Rare (2)—Species or their signs are observed irregularly. • Non-abundant (3)—Species or their signs are typically recorded in relevant studies, but in relatively low numbers and often within specific habitats. • Common (4)—Species or their signs are almost always recorded in relevant studies and are widespread throughout the CEZ, though they rarely dominate in samples. • Abundant (5)—Species that are frequently recorded in samples and usually dominate within them.

Species composition and relative abundance and distribution of large and medium-sized mammals were primarily analysed using camera traps [Gashchak 2008; Gashchak *et al.* 2016, 2017, 2022; Gashchak & Paskevich 2019]. The abundance was estimated as the number of individuals per day recorded by the camera trap, recalculated per 100 trap-days (ind/100 TD). To assess seasonal dynamics, summaries for the calendar months were created. To compare different sites, data were grouped by study location. Days without recordings were also considered in calculations. Camera traps were typically deployed for 10–12 months, except for Site S8 in 2021, where exposure lasted six months. The locations of study sites are shown in Fig. 1.

Bat studies primarily relied on mist-netting, with species-specific ultrasonic vocalisation analysis as a supplementary method. The locations of bat study sites from 2007–2018 are shown in Fig. 2, with detailed descriptions of methods and results presented in Gashchak *et al.* [2013]. Relative abundance of bats is expressed as the number of individuals captured per trap-hour (ind/TH).

[1] Decree of the President of Ukraine About Establishment of CRBR, No. 174/2016, 26.04.2016.

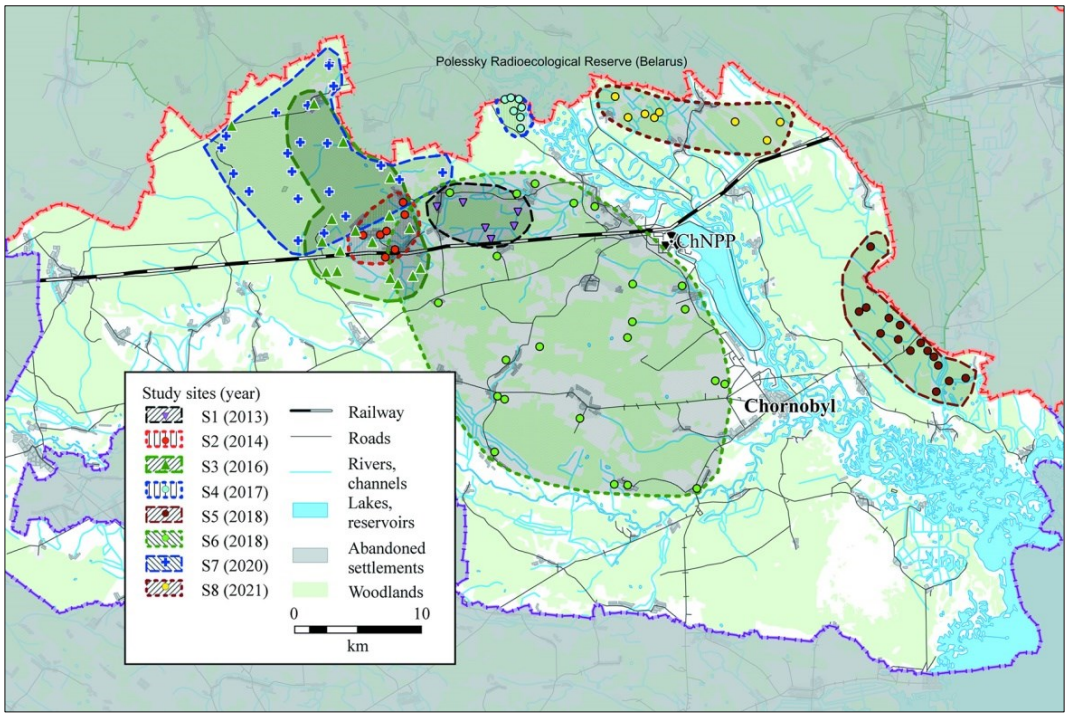


Fig 1. Study sites and locations where the camera traps were deployed in 2013–2021.

Рис. 1. Дослідні ділянки і точки розміщення фотопасток у 2013–2021 роках.

Small-mammal studies (shrews and murids) were conducted through trapping [see Gashchak *et al.* 2000]. Since these trappings were primarily for radioecological studies, they did not comprehensively represent the entire CEZ and its natural habitats. The locations of small mammal study sites from 1995–2018 are shown in Fig. 3, with relative abundance expressed as the number of individuals captured per 100 trap-nights (ind/100 TN).

Due to certain limitations, some mammal species were not consistently covered by these methods or were recorded only sporadically, inconsistent with their status in the CEZ. In such cases, their status was assessed based on visual observations, evidence of activity, and other indicators.

A brief overview of the current natural conditions of the CEZ and analyses of changes over the past 35 years can be found in articles by Gashchak *et al.* [2022] and Matsala *et al.* [2021]. For illustrative cartographic material, see the Chornobyl Radioecological Biosphere Reserve's website: [Chornobyl Biosphere Reserve GIS] (https://zapovidnyk.org.ua/index.php?fn=gis). Coordinates of findings (records) are presented in degrees of latitude/longitude using the WGS84 system.

Although this review is based on information gathered directly within the CEZ boundaries, to broaden the understanding of species statuses in the region, data from the neighbouring Polesski State Radioecological Reserve (PSRER) in the Republic of Belarus are also referenced. The PSRER shares similar natural conditions and developmental history with the CEZ, and its faunistic studies have been more comprehensive and systematic.

Table 1 includes the following abbreviations:

- National conservation categories [The Red… 2009, Order… 2021]: (I) Extinct in the wild, (II) Endangered, (III) Vulnerable, (IV) Rare, (V) Data deficient, and (na) No category.
- International conservation categories [The IUCN… 2024]: (CR) Critically endangered, (DD) Data deficient, (EN) Endangered, (LC) Least concern, (NT) Near threatened, and (VU) Vulnerable.
- Sources of information on species in the CEZ: (o) Visual observation, (c) Camera trap record, (a) Audio record, (f) Other signs of activity (e.g. footprints), and (t) Trapping (including temporary capture and subsequent release).

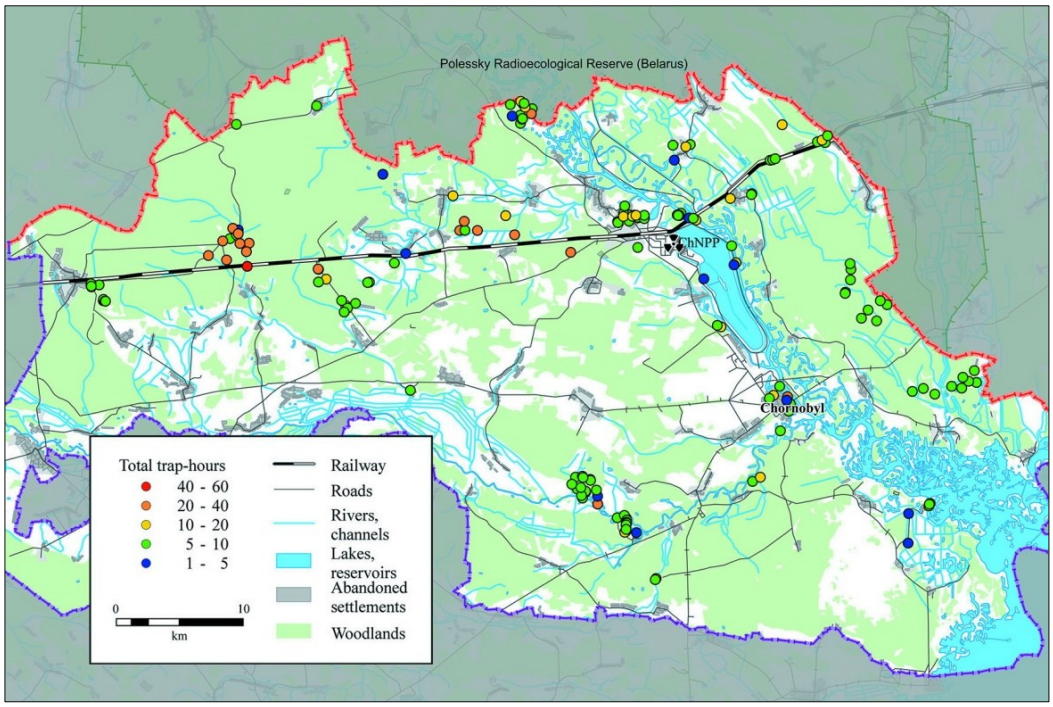


Fig 2. Study sites of bats in the CEZ in 2007–2018 and total duration of mist-netting (hours) (more detailes in Gashchak *et al.* [2013]).

Рис. 2. Дослідні ділянки рукокрилих у ЗВ у 2013–2021 роках та загальна тривалість відлову павутинними тенетами (години) (більш детально у Gashchak *et al.* [2013]).

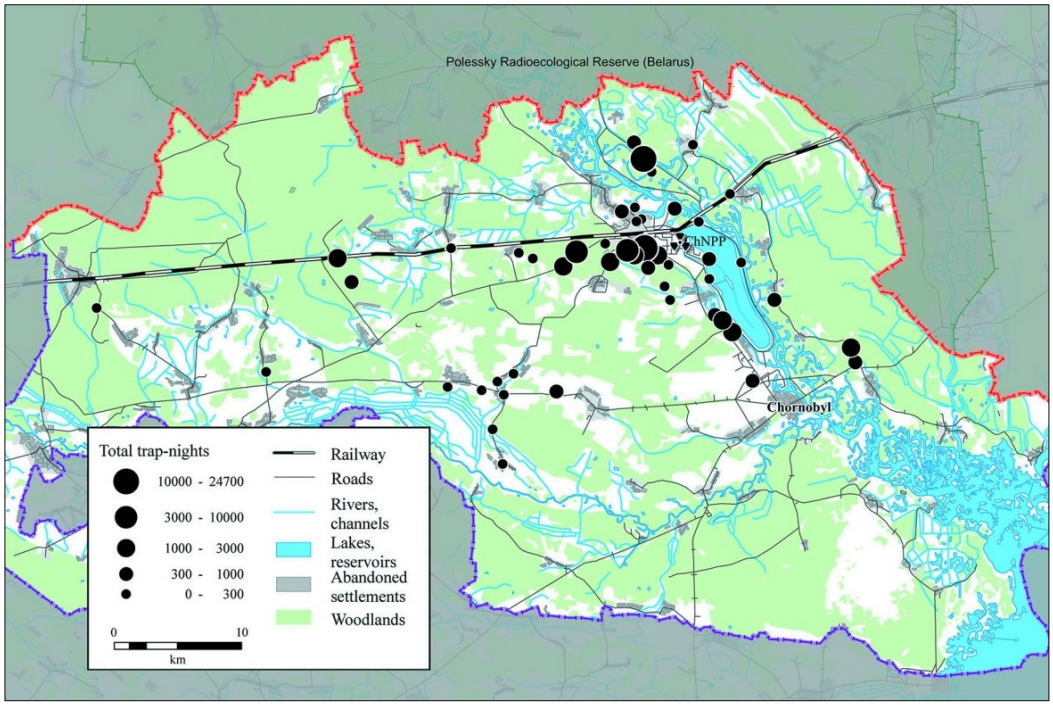


Fig 3. Study sites for trappings of small mammals in 1995–2018 in the CEZ and the total amounts of trap-nights at each site.

Рис. 3. Дослідні ділянки для відлову дрібних ссавців у 1995–2018 роках у ЗВ, та загальний обсяг пастко-ночей на кожній ділянці.

Results

As of 2023, 61 mammal species have been recorded in the CEZ (excluding humans and domestic animals), with confirmed observations since 1986. These species belong to 7 orders and 19 families (see: Table 1).

Order Leporiformes, seu Lagomorpha

The order is represented by two species from a single family, one of which is phantom species.

Family Leporidae Fischer, 1817

Lepus europaeus. Currently, this is the only member of the family confirmed in the CEZ. It is common and widespread, though present population numbers and trends remain uncertain. In the early 1990s, its relative abundance reached 10 ind/1000 ha [Boiarchuk *et al.* 1990; Gaichenko *et al.* 1990], and in the PSRER in the 2000s, this figure was 2.8–3.7 ind/1000 ha [Kuchmel 2008]. Most hares inhabited fallow lands, with densities up to 6.7 ind/1000 ha [Voronetskyi *et al.* 1999]. Between 2013 and 2021, hare detection frequency in the CEZ, based on camera trap records, ranged from 0.2 to 24 ind/100 TD, depending on site conditions and the year (Table 4). Additionally, meadow habitats exhibited hare detection rates several times higher than woodland areas. Given the ongoing reforestation in the CEZ, it is anticipated that the optimal habitat area for hares could gradually decrease, potentially leading to a future population decline.

Lepus timidus L., 1758. Another representative of the family, which is currently considered phantom due to the lack of reliable evidence.

A single low-quality image of a 'white hare' was taken by a camera trap on 16 February 2013, north of the village of Bovysche (N51.355/E29.764) (Fig. 4). Additionally, 'white hares' were observed on several occasions under vehicle lights (e.g. on 18 December 2002, northeast of the village of Paryshev, N51.321/E30.383; on 16 January 2020, north of the village of Stara Krasnytsia, N51.378/E29.848), though these observations were too brief to confirm the species. On 18 January 2018, numerous hare tracks were found in a wet forest dominated by alder and oak trees with a well-developed understorey (east of Paryshev, N51.292/E30.403). These tracks could have belonged to *L. timidus*, as *L. europaeus* typically prefers meadow habitats. Reports of *L. timidus* in the PSRER are also conflicting. No records were available before 1997, but in 1997–1998, its population was estimated at 360 individuals; however, from 2001–2006, no further records were reported [Kuchmel 2008]. It was noted that *L. timidus* in the PSRER prefers wet forests with dense understory [Voronetskyi *et al.* 1999].

Order Muriformes, seu Rodentia

This order has the highest species diversity within the CEZ, represented by four non-Muroidea superfamilies (with five species, plus one phantom species) and the superfamily Muroidea, which includes 13 species (plus two phantom species).

Superfamily Sciuroidea

Family Sciuridae Fischer, 1817

Sciurus vulgaris. It is a non-abundant species widely distributed in woodlands, including former settlements and reforested regions. While the exact population numbers are unknown, the frequency of observation suggests a stable population (Table 4). In the PSRER in the 1990s–2000s, the relative abundance was estimated at 1–9 ind/1000 ha [Kuchmel 2008].



Fig. 4. 'White hare' recorded on 16 February 2013 by a camera trap in the CEZ (N51.355, E29.764).

Рис. 4. «Білий заєць», знятий фотопасткою 16.02.2013 р. у ЗВ (N51.355, E29.764).

Table 1. The checklist of mammals recorded in the CEZ as of 2023

Таблиця 1. Перелік ссавців, зареєстрованих у ЗВ, за станом на 2023 рік

Species name: scientific and local vernacular	Status*	Invasive**	Source***
1. *Lepus europaeus* Pallas, 1778 (Заєць сірий)	4; na (LC)		ocft
2. *Sciurus vulgaris* Linnaeus, 1758 (Вивірка лісова)	3; na (LC)		ocaft
3. *Muscardinus avellanarius* (Linnaeus, 1758) (Ліскулька руда)	3; na (LC)		oft
4. *Dryomys nitedula* (Pallas, 1779) (Соня лісова)	2; na (LC)		oft
5. *Castor fiber* Linnaeus, 1758 (Бобер європейський)	4; na (LC)		ocaft
6. *Sicista betulina* (Pallas, 1779) (Мишівка лісова)	2; III (LC)		ot
7. *Micromys minutus* (Pallas, 1771) (Мишка лучна)	2; na (LC)		oft
8. *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771) (Житник пасистий)	5; na (LC)		ot
9. *Sylvaemus tauricus* (Pallas, 1811) (Мишак жовтогрудий)	5; na (LC)		oct
10. *Sylvaemus sylvaticus* (Linnaeus, 1758) (Мишак європейський)	4; na (LC)		ot
11. *Mus musculus* Linnaeus, 1758 (Миша хатня)	3; na (LC)		oft
12. *Rattus norvegicus* (Berkenhout, 1769) (Пацюк мандрівний)	3; na (LC)	AS2b-expans	oft
13. *Ondatra zibethicus* (Linnaeus, 1766) (Ондатра мускусна)	2; na (LC)	AS3c-intr	ocf
14. *Myodes glareolus* (Schreber, 1780) (Нориця руда)	5; na (LC)		ot
15. *Microtus subterraneus* (Selys-Longchamps, 1836) (Полівка підземна)	2; na (LC)		ot
16. *Microtus agrestis* (Linnaeus, 1761) (Полівка темна)	3; na (LC)		ot
17. *Microtus levis* Miller, 1908 (Полівка лучна)	2; na (LC)		ot
18. *Microtus arvalis* (Pallas, 1779) (Полівка європейська)	5; na (LC)		ot
19. *Alexandromys oeconomus* (Pallas, 1776) (Шапарка сибірська)	2; na (LC)		oft
20. *Erinaceus roumanicus* Barrett-Hamilton, 1900 (Їжак білочеревий)	3; na (LC)		ocft
21. *Talpa europaea* Linnaeus, 1758 (Кріт європейський)	4; na (LC)		oft
22. *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811) (Білозубка мала)	2; na (LC)		ot
23. *Neomys fodiens* (Pennant, 1771) (Рясоніжка велика)	2; na (LC)		ot
24. *Sorex minutus* Linnaeus, 1766 (Мідиця мала)	3; na (LC)		ot
25. *Sorex araneus* Linnaeus, 1758 (Мідиця звичайна)	5; na (LC)		ot
26. *Myotis brandtii* (Eversmann, 1845) (Нічниця північна)	1; III (LC)		ot
27. *Myotis mystacinus* (Kuhl, 1817) (Нічниця вусата)	1; III (LC)		ot
28. *Myotis dasycneme* (Boie, 1825) (Нічниця ставкова)	2; II (NT)		oat
29. *Myotis daubentonii* (Kuhl, 1817) (Нічниця водяна)	4; III (LC)		oat
30. *Plecotus auritus* (Linnaeus, 1758 (Вухань бурий)	3; III (LC)		oaft
31. *Barbastella barbastellus* Schreber, 1774 (Широковух європейський)	1; II (VU)		oat
32. *Nyctalus leisleri* (Kuhl, 1817) (Вечірниця мала)	4; III (LC)		oat
33. *Nyctalus noctula* (Schreber, 1774) (Вечірниця дозірна)	5; III (LC)		oat
34. *Nyctalus lasiopterus* (Schreber, 1780) (Вечірниця велетенська)	1; II (DD)		oat
35. *Pipistrellus lepidus* Blyth, 1845 (Нетопир білосмугий)	2; III (LC)	AS2b-expans	oat
36. *Pipistrellus nathusii* (Keyserling, Blasius, 1839) (Нетопир лісовий)	5; III (LC)		oat
37. *Pipistrellus pygmaeus* (Leach, 1825) (Нетопир пігмей)	4; III (LC)	AS2b-expans	oat
38. *Vespertilio murinus* Linnaeus, 1758 (Лилик двоколірний)	3; III (LC)		oat
39. *Eptesicus serotinus* (Schreber, 1774) (Пергач пізній)	3; III (LC)	AS2a-expans	oat
40. *Felis catus* Linnaeus, 1758 (Кіт свійський)	3; na (LC)		of
41. *Lynx lynx* (Linnaeus, 1758) (Рись євразійська)	3; III (LC)		ocf
42. *Nyctereutes procyonoides* (Gray, 1834) (Єнот уссурійський)	4; na (LC)	AS3b-intr	ocaf
43. *Canis familiaris* Linnaeus, 1758 (Пес свійський)	3; na (LC)		ocaft
44. *Canis lupus* Linnaeus, 1758 ([Пес] вовк)	3; na (LC)		ocaft
45. *Canis aureus* Linnaeus, 1758 ([Пес] шакал)	1; na (LC)	AS2b-expans	cf
46. *Vulpes vulpes* (Linnaeus, 1758) (Лис рудий)	3; na (LC)		ocaf
47. *Ursus arctos* Linnaeus, 1758 (Ведмідь бурий)	2; II (LC)		cf
48. *Mustela nivalis* Linnaeus, 1766 ([Мустела] ласиця)	3; na (LC)		oct
49. *Mustela putorius* Linnaeus, 1758 (Тхір темний)	1; III (LC)		oc
50. *Neogale vison* (Schreber, 1777) (Візон річковий)	3; na (LC)	AS3c-intr	oc
51. *Martes martes* (Linnaeus, 1758) (Куниця лісова)	3; na (LC)		oc
52. *Martes foina* (Erxleben, 1777) (Куниця кам'яна)	3; na (LC)		ocf
53. *Meles meles* (Linnaeus, 1758) (Борсук європейський)	3; na (LC)		ocf
54. *Lutra lutra* (Linnaeus, 1758) (Видра річкова)	3; III (NT)		ocft

Species name: scientific and local vernacular	Status*	Invasive**	Source***
55. *Equus ferus* (Boddaert, 1785) (Кінь тарпан)	3; I-II (EN)	AS3a-re-intr	ocaft
56. *Sus scrofa* Linnaeus, 1758 (Свиня лісова)	3; na (LC)		ocaft
57. *Cervus elaphus* Linnaeus, 1758 (Олень шляхетний)	5; na (LC)		ocaft
58. *Capreolus capreolus* (Linnaeus, 1758) (Сарна європейська)	4; na (LC)		ocaf
59. *Alces alces* (Linnaeus, 1758) (Лось європейський)	4; III (LC)		ocaf
60. *Bos taurus* Linnaeus, 1758 (Бик свійський)	2; na (LC)	(AS1c?)	ocaf
61. *Bison bonasus* (Linnaeus, 1758) ([Бізон] зубр)	2; I (VU)	AS3a-re-intr	cf

Note. *Status (***AA; BB (CC)***): ***AA*** (status of the species in the CEZ); ***BB*** (category of the Red Data Book of Ukraine (2021); ***CC*** (category of IUCN 2024-1). 'I–II'—conservation category of *Equus ferus* is unclear, since the taxonomy of this species in Ukraine is unresolved and remains contradictory [Zagorodniuk & Emelyanov 2012].

**Invasive (status of non-native species after Zagorodniuk [2023]). ***Source (source of information about the species in the CEZ).

Superfamily Gliroidea

Gliridae Muirhead, 1819

Glis glis (Linnaeus, 1766). Currently classified as a phantom species.

In the past, this species was recorded in woodlands located in the north-west part of the present-day CEZ, near the village of Vilcha [Bezrodnyi 1991]. No records have been confirmed since 1986, though V. Gaichenko reported an unverified sighting nearby to abandoned forestry buildings approximately 5 km east of the village of Buriakivka (N51.382/E29.989). In the PSRER, the edible dormouse was documented in bird nest boxes (nine instances) in the early 2000s, ca. 35 km north of the CEZ [Kuchmel 2008]. Additional sightings were found in 2014 [Biodiversity… 2022]. Thus, it is likely that this species may still exist in the CEZ.

Muscardinus avellanarius. Its status is non-abundant, with a scattered distribution throughout the CEZ. The species prefers relatively wet forest habitats with birch and dense undergrowth. It was trapped in a few central areas of the CEZ (Prypiat, Buriakivka, Chystohalivka, Hlynka, Leliv), with a relative abundance of ca. 0.15 ind/100 TN (Table 2) in 1998–2018. In the left-bank part of the CEZ along the Prypiat River, this species has been found only in owl pellets (Krasno, N51.457/E30.120). It commonly occupies bird nest boxes in the second year after deployment. In 2004–2005, *M. avellanarius* nests were found in 13.4% of nest boxes across two sites (N51.384/ E30.056, N51.330/ E30.155), and, in 2018, they were observed in 13.1% of nest boxes across five sites (N51.283/ E29.882, N51.288/E29.843, N51.382/E30.038, N51.372/E30.096, N51.380/E29.938) (unpubl. data).

Dryomys nitedula. This species is considered rare due to limited data, and its distribution and abundance within the CEZ remain unclear. In 1998–2018, it was only captured in wet forests dominated by birch with well-developed undergrowth in a few locations on the left bank of the Prypiat River (N51.468/E30.130, N51.446/E30.157, N51.447/E30.065, N51.314/E30.297, N51.457/ E30.121, N51.422/E30.162), with a total of 17 individuals caught, including 13 individuals at sites with complete data (Table 2). Additionally, three mandibles were found in owl pellets in the village of Krasno (the 2000s, N51.457/E30.120). *Dryomys nitedula* also inhabits bird nest boxes (beginning from the second year after deployment), with a 15% occupancy rate in 2018 (two sites: N51.468 /E30.130, N51.446/E30.157) (unpubl. data). In the PSRER, this species is distributed throughout the reserve (2003–2006), though at a low abundance of 0.03 ind/100 TN [Kuchmel 2008].

Superfamily Castoroidea

Family Castoridae Hemprich, 1820

***Castor fiber*.** An autochthonous, non-abundant species that nearly went extinct due to overhunting in the early 20th century, and it was reintroduced in the 1950s [Panov 1990]. In the first years after the Chornobyl accident, more than 500 ind. were counted in the CEZ [Boiarchuk *et al.* 1990]. Although no formal beaver census has been conducted since, general observations indicate that the population has increased over time, spreading to nearly all water bodies. However, there have been periodical significant population declines, with disappearing from previously occupied habitats. Within the CEZ, beavers primarily inhabit bank burrows along waterways and build lodges in marshes. Dams are commonly constructed on drainage ditches or small streams.



Fig. 5. *Sicista betulina*, 31.07.2010, near the village of Richytsia.

Рис. 5. *Sicista betulina*, 31.07.2010, біля с. Річиця.

The PSRER reported similar population trends, with an initial increase followed by stabilisation between 1000–1500 ind. in 1997–2007. Beaver settlements numbered 2.0–3.7 per 10 km along ditches and small streams, and fewer than 0.8 settlements per 10 km along the Prypiat River [Kuchmel 2008]. Population distribution and abundance fluctuated with water availability, and a significant population reduction occurred in 2015–2019 due to prolonged droughts [Biodiversity… 2022].

Superfamily Dipodoidea

Family Sminthidae Brandt, 1855

***Sicista betulina*.** Rare. Between 1995 and 2003, only 42 individuals were captured, in just 10 of 65 locations, and observed in only 5.3% of trappings (Table 2). Skull remains (n = 9) were also found in owl pellets in the village of Krasno (N51.457/E30.120) in the early 2000s [Gashchak *et al.* 2006]. However, no individuals were captured from 2003–2018 despite numerous trapping efforts, except for a single specimen caught on 31 July 2010 near the village of Richytsia (Fig. 5). All records were associated with wet meadows with sparse, young forest vegetation or shrubs. The species was similarly rare in the PSRER (2003–2006), with a relative abundance of 0.03 ind/100 TN [Kuchmel 2008].

Superfamily Muroidea

Family Muridae Illiger, 1811

***Micromys minutus*.** Rare. In 1995–2018, only 21 individuals were captured across nine locations throughout the CEZ, observed in only 1.9% of trappings (Table 2). Of these, 15 were captured before 2000. A few skulls were also found in owl pellets [Gashchak *et al.* 2006]. This species is typically found in meadows with dense tall-grass or shrub vegetation. It is also rare in the PSRER (2003–2006), with 0.02–0.33 ind/100 TN [Kuchmel 2008; Biodiversity… 2022].

***Apodemus agrarius*.** The species' status is abundant, and it is among the most frequently captured species in the CEZ (1995–2018): 1.5 ind/100 TN, appearing in 35% of trappings (Table 2). Seasonal and long-term population density of the species vary. Recorded throughout the CEZ, it favours relatively wet habitats with dense grass and shrub cover. Similar population characteristics are reported in the PSRER (2003–2020), with 0.6–3.1 ind/100 TN [Kuchmel 2008; Biodiversity… 2022].

***Sylvaemus tauricus*.** The species' status is abundant, and it is frequently captured in the CEZ (1995–2018): 2.7 ind/100 TN, recorded in 55% of trappings (Table 2). Seasonal and long-term population density of the species vary. This species is distributed throughout the CEZ and prefers deciduous forests, though it is also common in other habitats with dense woody vegetation. In the PSRER, its numbers and distribution are not fully confirmed; in locations where it was trapped in 2003–2006, it was moderately abundant, at 0.5 ind/100 TN [Kuchmel 2008; Biodiversity… 2022].

***Sylvaemus sylvaticus*.** In 1995–2018, the species' status was common (sometimes and in certain areas, abundant), with 0.5 ind/100 TN, observed in 18% of trappings (Table 2). Seasonal and long-term population fluctuations are typical. It was captured in multiple locations within the CEZ, especially in semi-open arid habitats with tall grass and shrubs, as well as young reforested areas. As the forest expands, the abundance of this species seems to decline. In the PSRER, this species was common in the 1990s, but only a few findings have been reported since then [Kuchmel 2008; Biodiversity… 2022].

***Mus musculus*.** Following the Chornobyl accident, this species experienced a population explosion and spread across all former agricultural areas [Gaichenko *et al.* 1993]. However, by the mid-

1990s, it had nearly vanished from natural habitats and was only found in and around buildings where people stayed. While it undoubtedly exists within the CEZ, its population size and distribution remain unclear due to the lack of targeted trapping in areas where people live and work. Its status is therefore considered as non-abundant. Similar trends are reported in the PSRER: 0.02 ind/100 TN in natural habitats, and up to 2.5 ind/100 TN near human settlements [Biodiversity… 2022].

Rattus rattus (Linnaeus, 1758). This species has phantom status within the CEZ.

It was last recorded in the area in the 1960s [Hyrenko 1950; Zagorodniuk 1996; Shevchenko & Zolotukhina 2002]. Since 1986, there have been no confirmed sightings. The only dubious visual observation ('rat', likely 'black') was made by Oleksandr Naglov (pers. com.) on 4 August 2009 in an old oak forest (N51.363/E29.715), very far from any human constructions. In the PSRER, the species was recorded in abandoned villages in the 1990s, but no findings have been reported in the decades since [Kuchmel 2008; Biodiversity… 2022].

Rattus norvegicus. Non-abundant. This species has been observed and captured in locations where people live and work. However, due to the lack of targeted surveys, there is no accurate data on its abundance or distribution. A similar situation is observed in the PSRER [Kuchmel 2008; Biodiversity... 2022].

Family Arvicolidae Gray, 1821

***Ondatra zibethicus*.** Currently is a likely rare species. Introduced to the region in the mid-20th century [Panov 2002], it was observed in several water bodies during the 1990s, though no specific survey was conducted. General observations indicated unstable numbers. Its current status is unknown, as sightings and signs of activity are infrequent. During a 2018 CEZ-wide otter survey, *O. zibethicus* was recorded only at two locations (pers. comm. by Eugene Skorobagatov). In the PSRER, the species was common and widely distributed in the 1990s, with an estimated population size of 720 ind. [Kuchmel 2008]. However, by 2005–2007, it had become rare and it was found in 2015–2021 only in two locations [Biodiversity... 2022].

***Myodes glareolus*.** The species' status is abundant. The most common small mammal in regular captures, excluding meadow, marshy, and riparian habitats, with a relative abundance of 5.7 ind/100 TN, recorded in 77% of trappings (Table 2). Seasonal and long-term population fluctuations are typical. Found almost everywhere in the CEZ, particularly in forested areas with dense undergrowth, but less common in dry, young, sparsely vegetated woods. In the PSRER, it was a dominant species in the 1990s (up to 8 ind/100 TN), distributed across the entire area [Kuchmel 2008]. However, in certain years, its numbers dropped to as low as 0.5 ind/100 TN [Biodiversity... 2022].

Arvicola amphibius (Linnaeus, 1758). This species has phantom status in the CEZ.

It was last recorded in the mid-20th century [Korneev 1950], with no subsequent data. However, a few occurrences have been noted in the northern PSRER [Kuchmel 2008; Biodiversity... 2022].

***Microtus subterraneus*.** Considered rare. Despite hundreds of trapping campaigns in 1995–2021, only two individuals were captured, both in July 2000 (N51.360/E29.737). However, skulls have been found in owl pellets at several CEZ locations (early 2000s: N51.41/E29.74; N51.38/E29.99; N51.48/E29.93; N51.46/E30.12) [Gashchak *et al.* 2006], suggesting a potentially wider distribution. According to Zagorodniuk [2020], the boundary between two chromosomal forms (2n=52/54) of this species lies somewhere in the Polissia, but which one occurs in the CEZ remains unknown. In the PSRER (1994–2014), it was also infrequently caught in various habitats and detected in owl pellets [Kuchmel 2008; Biodiversity... 2022].

***Microtus agrestis*.** Based on trapping results (1995–2021), this species is non-abundant, recorded in only 10 locations (in the central industrial area, and near the villages of Illintsi, Zamoshnia, and Rozizdzhe). It was present in just 9.3% of trapping campaigns, with a relative abundance of 0.24 ind/100 TN (Table 2). It was found in habitats with dense grass and young, sparse reforestation. Skulls were also found in owl pellets at several locations (early 2000s: N51.41/E29.74; N51.38/E29.99; N51.48/E29.93; N51.46/E30.12) [Gashchak *et al.* 2006]. The species' relative abundance in the PSRER ranged from 0.03 to 0.7 ind/100 TN, and in some areas up to 3–4 ind/100 TN [Biodiversity... 2022]. This species occupies a broad range of habitats [Kuchmel 2008].

Microtus levis. This species is considered rare, mainly due to the technical difficulties of identification (requiring at least cytogenetic analysis). Information on its distribution and abundance is incomplete. In the study period, *Microtus levis* was identified only in six locations (near the Chornobyl NPP) and only in 1995–2000, despite the application of cytogenetic methods afterward also. In captures together with its sibling species (*M. arvalis*), *M. levis* was notably less abundant. It was found mainly in meadow habitats in early stages of reforestation. Its presence in the PSRER is assumed but has not been checked [Biodiversity... 2022].

***Microtus arvalis*.** During trappings in 1995–2021, this species was common in meadow complexes, with a relative abundance of 0.59 ind/100 TN and recorded in 11.8% of trappings (Table 2). When both sibling species were undifferentiated, these values rose to 1.4 ind/100 TN and 39.4%, respectively (Table 2). It was captured throughout the CEZ, mainly in meadows, including young reforested areas, and occasionally in birch–alder–aspen forests. Seasonal and long-term fluctuations in population density are typical. In the PSRER (2003–2020), *M. arvalis* and *M. levis* were not distinguished, with a total abundance 1–6 ind/100 TN [Kuchmel 2008; Biodiversity... 2022].

Alexandromys oeconomus. The current status of this species is unclear and provisionally considered rare. In 1995–2002, it was common and numerous in relatively wet meadows (up to 1–4 ind/100 TN, 67% of trappings). However, no individuals were recorded in the CEZ after 2002, despite extensive small-mammal trapping. It remains unknown whether this decline is due to forest expansion, habitat redistribution, increased droughts, or other factors. The species' presence in the region remains possible. In the neighbouring PSRER, it was also common in the 1990s, mainly in wet meadows, with a relative abundance of 0.14 ind/100 TN (2003–2006) [Kuchmel 2008], and up to 1.4 ind/100 TN in northern PSRER in autumn 2020 [Biodiversity... 2022].

Order Soriciformes, seu Soricomorpha

The regional fauna includes six species, and one more species classified as phantom.

Family Erinaceidae Fischer, 1814

Erinaceus roumanicus. Limited information is available regarding its abundance and distribution. Based on visual observations, the hedgehog is considered conditionally non-abundant, with most sightings occurring in areas inhabited by people. Its predominantly nocturnal lifestyle and lack of targeted studies significantly limit detection in the CEZ. Sightings have been incidental and may not reflect its actual population size and distribution. Identification of local hedgehogs as *Erinaceus roumanicus* follows Zagorodniuk & Emelyanov [2008]. A similar situation is observed in the PSRER, where the species has been recorded throughout the territory [Kuchmel 2008].

Family Talpidae Fischer, 1814

***Talpa europaea*.** No targeted surveys have been conducted in the CEZ; however, moles and molehills are widespread across the region suggesting that the species is common. The situation is similar in the PSRER [Kuchmel 2008].

Family Soricidae Fischer, 1814

***Crocidura suaveolens*.** This is a rare species. Since 1986, it has been captured only three times: in 1989 near the village of Kopachi [Gaichenko *et al.* 1993]; in 2001, within work premises in the city of Chornobyl (in 2001 and 2003, dead individuals were found there also); and in 2007, on a dam between the Chornobyl NPP cooling pond and the Prypiat River (N51.374/E30.174). The species is also rare in the PSRER, with all records occurring in buildings where people work [Kuchmel 2008]. Since 9 of the 11 records were made in buildings where people work, this species likely has a synanthropic distribution in the region.

***Neomys fodiens*.** The species status is rare; it has been captured only 13 times across six locations (five in the central CEZ: N51.374/E30.027, N51.337/E30.145, N51.382/E29.990, N51.384/E30.066, N51.382/E30.038; and one on the left bank of the Prypiat River at N51.447/E30.065).

It was primarily captured near natural water bodies and only once near a small artificial pond in a forest. This species is also rare in the PSRER, where it was sporadically captured near water bodies from 1988 to 2021 [Kuchmel 2008].

Sorex minutus. The species' status is non-abundant, with a relative abundance of 0.12 ind/100 TN, recorded in 8.4% of trappings (Table 2). It is found across various habitats in the region, primarily in areas with well-developed forest litter, sod, and grass cover. It is also non-abundant in the PSRER, where relative abundance ranged from 0.1 to 0.3 ind/100 TN in 2003–2020 [Kuchmel 2008; Biodiversity... 2022].

Sorex caecutiens Laxmann, 1788 so far considered a phantom species.

No sightings have been recorded within the CEZ. However, the species was captured in the northern PSRER in the 1990s and has been recorded approximately 15 km east of the CEZ, between the Prypiat and Dnipro rivers [Biodiversity... 2022].

***Sorex araneus*.** The species' status is abundant. This is the most frequently observed member of the family in the CEZ, with an average abundance of 2.53 ind/100 TN, occurring in 59% of trappings (Table 2). It is found throughout the CEZ, particularly in habitats with rich forest litter, sod, and grass cover. Seasonal and long-term population fluctuations are typical for this species. In the PSRER (2003–2020), it is considered a subdominant species, with relative abundance ranging from 0.3 to 2.0 ind/100 TN [Biodiversity… 2022].

Order Vespertilioniformes, seu Chiroptera

To date, 14 bat species have been recorded in the CEZ, all belonging to a single family. An additional two species have phantom status.

Family Vespertilionidae Gray, 1821

Myotis nattereri (Kuhl, 1817) currently has phantom status.

No records exist for the CEZ, but it has been documented across the broader Polissia region, including the Rivnensky Reserve [Godlevska *et al.* 2016] and the Belarusian Stary Zhaden Zakaznik, approximately 150 km west of the CEZ [Dombrovski *et al.* 2017]. Therefore, the presence of this species in the CEZ remains possible.

***Myotis brandtii*.** This species is classified as occasional. It has only been recorded once during the entire period of bat studies (2007–2018): a young male was captured in July 2011 near the village of Vilcha (N51.358/E29.459) in a mixed old-growth forest close to a forest pond (Fig. 6a) [Gashchak *et al.* 2013]. However, two maternal colonies were discovered in the neighbouring PSRER in 2016–2017 (about 20 km north of the CEZ) [Dombrovski 2018], located in a sparse oak forest with a significant amount of dead wood.

***Myotis mystacinus*.** Another occasional species, recorded only once in August 2009, approximately 7 km west of the village of Denisovichi (N51.472/E29.613) in an old deciduous forest with a significant amount of dead wood and small water bodies (Fig. 6b) [Gashchak *et al.* 2013]. This species has not been recorded in the PSRER.

***Myotis dasycneme*.** Classified as rare. This species was caught only four times (in 2007 and 2011), including two occasions involving the same individual (Fig. 6c). It was captured three times along the Prypiat River (N51.480/E29.946; N51.375/E30.176) and once in the village of Zymovyshche (N51.423/E30.193, also relatively close to the river). In each case, only mature males were found [Gashchak *et al.* 2013]. In the PSRER, the species is known exclusively from ultrasonic detections, also near the Prypiat River [Biodiversity... 2022].

***Myotis daubentonii*.** This is a common species near large water bodies and, occasionally, near small forest ponds. Its relative abundance is 0.03 ind/TH (Table 3), with captures occurring in 8.2% of the surveyed locations. The species is represented by all sex and age groups, breeds within the CEZ, and hibernates outside the CEZ [Gashchak *et al.* 2013]. In the PSRER, it has been recorded acoustically at three sites, most abundantly along the Prypiat River [Biodiversity... 2022].

***Plecotus auritus*.** The species is non-abundant; it is sedentary, possibly partially nomadic, and recorded in various parts of the CEZ [Gashchak *et al.* 2013]. Its relative abundance is 0.05 ind/TH,

and it was found at 22% of mist-netting sites (Table 3). Its abundance may be underestimated due to its ability to detect and avoid mist-nets. Captures include individuals of all sex and age groups, and the species both breeds and hibernates within the CEZ. In the PSRER, it is considered rare, likely due to challenges in detecting it acoustically and capturing it in mist-nets [Biodiversity... 2022].

***Barbastella barbastellus*.** This is an occasional species in the CEZ. In the past, it has been recorded near the village of Vilcha [Abelentsev *et al.* 1956]. The species was observed only twice recently: a female on 28 July 2010 (N51.398/E29.885) [Gashchak *et al.* 2013] and an immature male on 6 July 2018, in the town of Prypiat (N51.409/E30.062; Fig. 6*d*). Monitoring of bat ultrasonic vocalisations from May to August 2018 at three locations on the left bank of the Prypiat River did not detect *B. barbastellus* (unpubl. data). However, ultrasonic detections from the PSRER [Biodiversity... 2022] indicated its presence there, in spring and autumn in 2016–2019, and during the entire warm season in 2020–2021. Finally, one immature individual was caught in the same location (Babchin) in October 2021. This suggested that breeding might occur in the area. Two of these three captures occurred in urban settings (Prypiat, Babchin), and one in an old oak-hornbeam forest. The species was also acoustically detected in wet oak forests in the PSRER [Biodiversity... 2022].



Fig. 6. (*a*) *Myotis brandtii*, male, sad, 01.08.2011, E29.459, N51.358; (*b*) *M. mystacinus*, ♂ ad, 01.08.2009, E29.613, N51.472; (*c*) *M. dasycneme*, ♂ ad, 14.06.2007, E30.176, N51.375; (*d*) *Barbastella barbastellus*, ♂ sad, 06.07.2018, 30.062, 51.409; (*e*) *Nyctalus lasiopterus*, ♀ sad, 22.07.2013, E29.616, N51.395.

Рис. 6. (*a*) *Myotis brandtii*, самець, нестатевозрілий, 01.08.2011, E29.459, N51.358; (*b*) *M. mystacinus*, ♂ ad, 01.08.2009, E29.613, N51.472; (*c*) *M. dasycneme*, ♂ ad, 14.06.2007, E30.176, N51.375; (*d*) *Barbastella barbastellus*, ♂ sad, 06.07.2018, 30.062, 51.409; (*e*) *Nyctalus lasiopterus*, ♀ sad, 22.07.2013, E29.616, N51.395.

Table 3. Relative abundance and distribution of bats in the CEZ in 2001–2018 according to mist-net trappings
Таблиця 3. Відносна чисельність і поширення рукокрилих у ЗВ у 2001–2018 роках. За результатами відлову

Species	Number of cases 'location-date', where and when the species was caught	Percentage of succesful cases 'location-date', %	Total number of caught individuals	Relative abundance, ind/TH
Nyctalus noctula	85	46.2	1592	0.979
Pipistrellus nathusii	81	44.0	679	0.392
Pipistrellus pygmaeus	74	40.2	483	0.295
Nyctalus leisleri	66	35.9	424	0.242
Vespertilio murinus	45	24.5	181	0.115
Plecotus auritus	40	21.7	96	0.051
Eptesicus serotinus	24	13.0	88	0.045
Myotis daubentonii	15	8.2	57	0.029
Barbastella barbastellus	2	1.1	2	0.002
Myotis dasycneme	2	1.1	4	0.001
Pipistrellus lepidus	2	1.1	14	0.001
Myotis brandtii	1	0.5	1	0.001
Nyctalus lasiopterus	2	1.1	2	0.001
Myotis mistacinus	1	0.5	1	0.0004
All species total	138	77.2	3624	2.154

Notes: Calculations were based on the total results obtained during July–August of 2007 to 2018. Overall, there were 184 instances of 'location-date' mist-netting, with 46 cases where no bats were captured, though ultrasonic detections confirmed their presence at those sites. Average values were calculated, taking into account these null results.

***Nyctalus leisleri*.** The species' status is common [Gashchak *et al.* 2013]. The species comprises up to 11.7% of all bats caught in the CEZ, with a relative abundance of 0.24 ind/TH, recorded at 36% of surveyed locations (Table 3). It is represented by all sex and age groups, but the number of mature females exceeds nine times of that of mature males. The species breeds in the CEZ but leaves the region for the winter. It prefers old deciduous (oak-hornbeam) and mixed forests and is often captured near small forest ponds [Gashchak *et al.* 2013]. The species has similar status in the PSRER [Biodiversity... 2022].

***Nyctalus noctula*.** The species' status is abundant [Gashchak *et al.* 2013], constitutes 44% of all bats caught in the CEZ, with a relative abundance of 0.98 ind/TH and recordings from 46% of surveyed locations (Table 3). It includes all sex and age groups, with a mature female-to-male ratio of nearly 2 : 1. The species breeds in the CEZ and typically leaves for winter, although a few individuals are occasionally detected (acoustically) in winter. During summer, the species is recorded almost everywhere, especially in old deciduous and mixed forests near small water bodies [Gashchak *et al.* 2013]. Similar observations have been reported from the PSRER [Biodiversity... 2022].

***Nyctalus lasiopterus*.** This is an occasional species in the CEZ, recorded only twice, both times at the same location above the small Illia River in old oak-beam and mixed forest (N51.395/E29.616): an immature male on 30 July 2009, and an immature female on 22 July 2013 (Fig. 6e) [Gashchak *et al.* 2013]. Acoustic signals of this species were also detected from May to August 2018 at three locations (N51.447/E30.216, N51.333/E30.334, N51.283/E30.402) on the left bank of the Prypiat River (unpublished data). This species has not been recorded in the PSRER [Biodiversity... 2022], although a maternal colony was identified 150 km west in the Staryi Zhaden Reserve [Dombrovsky *et al.* 2017].

***Pipistrellus lepidus*.** This species is classified as rare within the CEZ. Nearly all captures (n=11) and findings of dead individuals occurred near the Chornobyl NPP and the town of Prypiat, some animals were observed within the power plant's technological premises during winter [Gashchak 2018]. Both adult females and males have been recorded, suggesting that breeding within the CEZ is possible. The species has not been recorded in the PSRER; however, an adult male was captured slightly to the north (Khoiniki) in June 2020 [Biodiversity... 2022].

***Pipistrellus nathusii*.** The species status within the CEZ is abundant [Gashchak *et al.* 2013], almost 19% of all bats captured, with a relative abundance of up to 0.39 ind/TH. It was mist-netted at 44% of sites (Table 3), showing a preference for forest habitats near water bodies but was also recorded across various locations. Both sex and age groups are represented, with a nearly 1 : 1 ratio of adult females to males. The species breeds in the CEZ but leaves the region in August until the next April–May [Gashchak *et al.* 2013]. It holds a similar status in the PSRER [Biodiversity... 2022].

***Pipistrellus pygmaeus*.** According to our studies in 2007–2018, this is the only representative of the sibling species *Pipistrellus pipistrellus* s.l. in the region. Species identification was confirmed through acoustic vocalisation analysis and morphological examination of captured individuals. Its status is common, constituting 13.3% of all bats captured, with a relative abundance of 0.30 ind/TH, and was recorded at 40% of locations (Table 3) [Gashchak *et al.* 2013]. The species inhabits a variety of habitats but is most frequently observed in forests. Mature females and juveniles were commonly recorded, while adult males were rarely observed. The species breeds in the CEZ and migrates out for the winter [Gashchak *et al.* 2013]. A similar pattern is observed in the PSRER [Dombrovskyi 2017; Biodiversity... 2022].

Vespertilio murinus. The species' status is non-abundant, representing 5.0% of all bats captured in the CEZ, with a relative abundance of 0.12 ind/TH and recorded at 24.5% of locations (Table 3). Most captures occurred in forests and human settlements. The sex ratio of adult females to males is 3.3 : 1. The species breeds in the CEZ, and it is likely that some individuals hibernate within the region [Gashchak *et al.* 2013]. It has also been recorded in the PSRER, where it is considered rare [Dombrovskyi 2017; Biodiversity... 2022].

***Eptesicus serotinus*.** The species' status is non-abundant in the CEZ, accounting for 2.4% of all bats captured, with a relative abundance of 0.05 ind/TH and recorded at 13% of locations (Table 3), primarily in and around human settlements [Gashchak *et al.* 2013]. The number of adult males exceeds that of females by a factor of 2.7. The species both breeds and hibernates in the CEZ. In the PSRER, it is also considered rare [Dombrovskyi 2017; Biodiversity... 2022].

Eptesicus nilssonii (Keyserling, Blasius, 1839) currently has phantom status in the CEZ.

It has not been recorded within the CEZ; however, it was detected during the migration season 55 km to the south on the left bank of the Kyiv Reservoir [Miropolskyi 2001]. Also, lactating females were captured 150 km to the west in the Stary Zhaden Zakaznik [Dombrovskyi *et al.* 2017]. Thus, the occurrence of this species within the CEZ is considered possible.

Order Caniformes, seu Carnivora

The regional fauna includes 15 species of this order, representing four families, with two species having phantom status.

Family Felidae Fischer, 1817

Felis silvestris Schreber, 1777 has phantom status in the CEZ.

The first observation of a cat resembling a wildcat was reported after a camera trap recorded a cat near the abandoned village of Rozhava in the PSRER in the summer of 2017 [Biodiversity... 2022]. Due to the low quality of this nighttime photo, it was not possible to confirm whether the animal was indeed *Felis silvestris*. However, given the proximity to the CEZ boundary (5–7 km north), in autumn 2017, we deployed camera traps at the closest Ukrainian location, Medin Les, along the state border (6 points in deciduous and mixed forests along the Prypiat River floodplain, approximately N59.48/E29.93). Additional traps were placed in floodplain habitats near the Chornobyl NPP (5 locations, approximately N51.41/E30.11). Each camera trap had a stick treated regularly with valerian solution in front of it. Throughout a year of monitoring, no cats were recorded at these sites, nor at other locations where camera traps were also active during the same period. Only in 2020, a camera trap recorded a cat in the village of Denisovichi (N51.484/E29.696), about 7 km west of where the 'wildcat' was recorded in 2017 in the PSRER. Our camera trap captured the cat twice, on 12 May and 7 August 2020, both times at night, and it was likely the same animal in both instances (Fig. 7). Its dimensions (body length from nose to tail base, tail length, and height at pelvis) were 60–62, 25–28, and 35–37 cm, respectively. The cat had a black, broad tail tip, approximately four rings, with no ring near the tail base. It also had outer stripes on the hind legs and an inner stripe on the front legs. The overall colouration was uniform, lacking distinctive spots or stripes. While these nocturnal images were of low quality, they did not provide reliable features to confirm the

identification as *Felis silvestris*. Denisovichi is an abandoned village, and the CEZ personnel visit this remote site infrequently, making it unlikely that a domestic cat would have arrived from the Ukrainian side. However, the neighbouring PSRER territory has a more regular human activity, so the cat(s) photographed in 2017 and 2020 could potentially be feral domestic cat(s) originating from Belarus. However, it remains plausible that the recorded animal could indeed be a true *Felis silvestris*. A recent review of available data on wildcat sightings in Ukraine [Zagorodniuk *et al.* 2014] shows that the species expanded its range significantly northward and eastward in the 2000s, with recent records reported even from western Polissia and the Dnieper River area. If this expansion continues, *Felis silvestris* could plausibly appear in the CEZ (Kyiv Polissia), though the nearest confirmed locations are still hundreds of kilometres away. The cat recorded in Denisovichi was somewhat smaller than wildcats documented in the eastern part of the species' range but closer in size to wildcats from the Carpathian region and Central Europe [Zagorodniuk *et al.* 2014]. In terms of possible wildcat presence in the CEZ, it is noteworthy that between 2012 and 2022 camera traps were placed at 500–700 points within the CEZ, with a total exposure of tens of thousands of trap-days. These traps captured numerous animals, including very rare species represented by only a few individuals (e.g. bear, bison). *Felis* sp. was recorded only a few times, with the Denisovichi cat as the only animal resembling a 'wildcat'.

***Felis catus*.** The species' current status is non-abundant. Following the evacuation of all residents in 1986, domestic cats disappeared from most locations despite their ability to survive without human support. In recent years, they have persisted only in some villages in the southern and western sectors of the CEZ, where people still reside, especially in Chornobyl town. Feral cats also inhabit certain industrial areas, with some individuals occasionally moving several kilometers from these locations. The population of *F. catus* in the CEZ is unknown. In the PSRER, feral cats are likewise found primarily in areas with human presence [Biodiversity... 2022].

***Lynx lynx*.** The species' status is non-abundant. As a result of persecution, this autochthonous species had nearly vanished in the region by the mid-20th century, and reappeared only in the 1990s, after the Chornobyl accident. Its population gradually grew, and in 2013–2018 was estimated at 53–68 ind. of various ages and sexes [Gashchak *et al.* 2022]. The ratio of mature females to males was 1 : 2.7, and yearlings comprised about 22% of the population. Density was recorded at 2.2–2.7 ind/100 km². The average frequency of camera trap records ranged from 0.3–0.9 ind/100 TD in meadows to 1–5 ind/100 TD in forests (Fig. 8a, Table 4).

Lynxes inhabit the entire CEZ and occasionally approach areas where people work and stay. The species prefers habitats with fertile, moist soils and dense tree cover [Gashchak *et al.* 2022]. Similar trends of recovery have been observed in the PSRER, where the species is also not numerous (at least 34–39 ind), inhabiting the entire region [Biodiversity... 2022], the frequency of camera trap records was estimated at 2.9 ind/100 TD [Dombrovskyi *et al.* 2018].



Fig. 7. A cat recorded by camera trap on 7 August 2020 near the village of Denisovichi. An image of the measuring pole (with marks at every 20 cm), at the same position, was laid over the cat image using graphic software.

Рис. 7. Кіт знятий фотопасткою 7.08.2020 біля с. Денисовичі. Зображення калібрувальної жердини (з мітками кожні 20 см), у тій самій позиції, накладене на зображення кота за допомогою графічного редактору.

Family Canidae Fischer, 1817

***Nyctereutes procyonoides*.** This is a common non-native species, introduced in the neighbouring districts of Homel and Kyiv oblasts in 1936–1941, and quickly dispersed including the area of present CEZ, which was considered favourable for the species [Pavlov *et al.* 1974; Litus 1986]. Detailed population assessments have not been carried out in the CEZ, but camera trap data show record frequencies of 2–11 ind/100 TD, sometimes even higher (Fig. 8b, Table 4). The species occurs throughout the region, preferring moist habitats with dense vegetation, especially near water bodies. In the PSRER, relative abundance was estimated at 1.3–1.8 ind/1000 ha (1996–2006) [Biodiversity... 2022], while camera traps recorded 8.1 ind/100 TD [Dombrovskyi *et al.* 2018].

***Canis familiaris*.** The species' status is non-abundant. Similar to the domestic cat, the dog disappeared from most of the region following the relocation of the human population in 1986. In recent decades, semi-feral dogs have been found only near human settlements and industrial areas, occasionally roaming a few kilometers beyond. Exact population data are not available, though it is believed that there were over 800 individuals at their peak, primarily in two groups near the Chornobyl NPP and Chornobyl town, some of which were sterilised to limit growth [Spatola *et al.* 2023].

Canis lupus. The species' status is non-abundant, but the wolf remains the most numerous and important large predator in the region (if to admit the negligible wildlife role of domestic dog that is more abundant). It is an autochtonous species. This part of the Polissia has always had a relatively high wolf density (>0.1 ind/1000 ha in the past), and is considered a refugium for the species [Wolf 1985]. Wolves are present throughout the area and occasionally enter human-occupied sites. Recent camera trap records vary from 1.7 to 26.7 ind/100 TD (Fig. 8c, Table 4).

After 1986, the wolf population increased significantly, leading to periodic control measures in the 1990s–2000s, which have mostly ceased over the last decade. In the 2000s, at least six reproductive packs and up to 40 ind (around 0.15 ind/1000 ha) were estimated [Shkvyria & Vishnevsky 2012]. In the same period, in the PSRER, where systematic and large-scale surveys were conducted every year, wolf densities were reported as 0.4–1.5 ind/1000 ha [Kuchmel 2008], suggesting potentially higher numbers in the CEZ as well. The survey of wolves in the PSRER varied in methodology, and periodic hunting influenced the population estimates. Therefore, estimates ranged at 14–15 packs and 90–300 individuals in the 2000s [Kuchmel 2008; Biodiversity... 2022]. After some animals were marked with satellite transmitters in 2016–2017, researchers investigated the home range and territorial behaviour of two packs. This analysis suggested a wolf density closer to 0.4–0.5 ind/1000 ha, with a total estimated population size of 80–100 individuals [Dombrovskyi *et al.* 2017]. Thus, taking into account the comparable size of the CEZ and PSRER territories, a similar magnitude of the wolf population can be expected in the CEZ as well (i.e., 104–130 individuals or 13–19 packs).

***Canis aureus*.** The species' status is occasional. Despite its spread across Ukraine since the late 1990s, with sightings even further north in Europe [Zagorodniuk 2014], it has only recently appeared in this region. Extensive use of camera traps in the CEZ since 2012 yielded no evidence of jackals. However, only 50 km west of the CEZ, a jackal was first recorded in 2014 [Zhyla 2023]. Later, jackal-like tracks were seen in the CEZ near the village of Zalissia [Zhyla 2023]. The first verified sighting in the CEZ occurred on 8 March 2024, when a camera trap captured an image of a *Canis aureus* near the village of Bovische (pers. comm. A. Simon[2]). So far, the species has not been recorded in the PSRER.

***Vulpes vulpes*.** The species' status is non-abundant, autochtonous. Information on population size and long-term trends is limited, with only general estimates available [Gaichenko *et al.* 1994]. Following an increase in small rodents in 1987–1989, the fox population grew significantly, with reproductive dens reaching 2–3 per 1000 ha. Soon, the species population experienced depression, and stabilised only by the mid-1990s, though exact population estimates are lacking. Camera trap records from 2013–2021 showed a frequency of 0.2–3.6 ind/100 TD (Table 4). Foxes are found in

[2] Source link: https://www.facebook.com/share/p/s3pDVcFRBahLj1zL/

various habitats but prefer semi-open areas like sparse woodlands, meadows, and abandoned settlements. In the PSRER, the fox population dropped from 10–12 ind/1000 ha in 1986 to 1.7 ind/1000 ha in 2007 [Kuchmel 2008], and their numbers have remained low in recent years [Biodiversity... 2022]. PSRER camera traps recorded a frequency of 4 ind/100 TD [Dombrovskyi *et al.* 2018].



Fig 8. Carnivorans of the CEZ: (*a*) *Lynx lynx*; (*b*) *Nyctereutes procyonoides*; (*c*) *Canis lupus*; (*d*) *Ursus arctos*; (*e*) *Meles meles*; (*f*) *Lutra lutra*.

Рис. 8. Хижі ссавці ЗВ: (*a*) *Lynx lynx*; (*b*) *Nyctereutes procyonoides*; (*c*) *Canis lupus*; (*d*) *Ursus arctos*; (*e*) *Meles meles*; (*f*) *Lutra lutra*.

Table 4. Relative abundance of medium- and large-sized mammals at study sites in the CEZ in 2013–2021 on the camera-trap records, ind/100 TD (standard deviations are shown in parentheses)

Таблиця 4. Відносна рясність ссавців середнього і великого розміру на дослідних ділянках ЗВ у 2013–2021 р. за результатами роботи фотопасток, ос./100 ПД (в дужках — стандартне відхилення)

Species	Study sites (starting year of the study) (see: Fig. 1). Number of trap-months (n)							
	S1 (2013) n = 64	S2 (2014) n = 51	S3 (2016) n = 165	S4 (2017) n = 87	S5 (2018) n = 122	S6 (2018) n = 153	S7 (2020) n = 188	S8 (2021) n = 55
Cervus elaphus	24.8 ± 27.1	16.9 ± 26.8	14.8 ± 27.6	44.2 ± 65.1	3.2 ± 8.2	123.0±187.1	14.1 ± 25.1	28.4 ± 41.2
Equus ferus	6.58 ± 26.0	1.9 ± 7.3	6.24 ± 22.5	0.64 ± 4.24	–	140.1±280.0	2.16 ± 8.2	14.8 ± 30.1
Alces alces	16.5 ± 18.1	9.6 ± 10.8	11.8 ± 14.9	13.3 ± 18.6	18.5 ± 28.7	3.57 ± 7.72	28.8 ± 39.2	58.8 ± 93.1
Sus scrofa	30.3 ± 46.4	27.6 ± 53.7	1.99 ± 6.67	15.4 ± 39.3	16.2 ± 41.7	2.34 ± 8.87	7.0 ± 27.7	1.3 ± 4.8
Lepus europaeus	18.0 ± 109.4	4.4 ± 17.1	17.2 ± 35.6	0.4 ± 1.5	0.2 ± 1.0	30.5 ± 68.3	2.5 ± 7.6	2.0 ± 7.4
Nyctereutes procyonoides	66.9 ± 107.4	10.8 ± 21.7	7.74 ± 25.6	4.0 ± 9.8	3.5 ± 8.4	2.80 ± 9.51	2.4 ± 6.3	11.1 ± 18.3
Capreolus capreolus	8.32 ± 11.1	3.8 ± 9.4	8.8 ± 13.2	6.8 ± 12.5	4.6 ± 7.9	3.21 ± 11.5	11.7 ± 24.1	17.5 ± 21.6
Canis lupus	10.0 ± 32.0	26.7 ± 90.7	10.0 ± 17.2	3.7 ± 7.0	1.7 ± 5.7	7.03 ± 13.5	9.7 ± 24.8	12.9 ± 26.4
Meles meles	14.0 ± 24.9	7.5 ± 13.2	5.8 ± 12.0	0.9 ± 3.3	0.9 ± 2.5	2.08 ± 8.3	2.9 ± 7.2	9.5 ± 20.4
Vulpes vulpes	0.7 ± 2.7	3.6 ± 9.7	2.3 ± 8.2	0.8 ± 2.3	0.2 ± 0.9	3.6 ± 8.3	1.4 ± 4.0	3.1 ± 4.7
Lynx lynx	4.9 ± 8.0	0.9 ± 2.5	0.8 ± 4.8	0.4 ± 1.1	0.9 ± 3.1	0.5 ± 1.8	1.1 ± 3.2	1.1 ± 2.8
*Sciurus vulgaris**	0.3 ± 1.1	2.2 ± 8.7	1.6 ± 8.9	–	1.4 ± 4.0	–	0.2 ± 1.2	1.7 ± 9.8
Martes sp.*	1.1 ± 2.9	0.2 ± 1.0	0.5 ± 1.6	1.2 ± 4.6	1.0 ± 3.5	0.13 ± 0.9	0.2 ± 1.1	2.0 ± 3.8
*Lutra lutra**	5.2 ± 17.0	0.3 ± 1.8	0.02 ± 0.3	0.2 ± 1.4	0.2 ± 1.4	–	0.02 ± 0.3	0.4 ± 2.6
*Ursus arctos**	–	0.1 ± 0.5	0.2 ± 1.1	0.1 ± 0.5	0.1 ± 0.6	0.02 ± 0.36	0.1 ± 1.2	0.2 ± 0.8
Castor fiber *	+	+	–	+	–	+	+	+
*Bison bonasus**	–	–	+	–	–	–	+	–
*Mustelidae**	+	+	+	+	+	–	–	–
*Erinaceus roumanicus**	–	–	–	–	–	+	–	–
*Equus caballus**	–	–	–	–	–	+	–	–
*Felis catus**	–	–	–	–	–	+	+	–
*Canis familiaris**	+	–	–	–	–	+	–	–

Notes: The camera trap records represent individual frequencies per 100 trap-days (ind./100 TD), either as monthly averages or for the full period of trap operation (10–12 months). 'Trap-month' denotes a calendar month (28–31 days) during which the camera trap was active; the exact number of 'trap-days' (TD) in each trap-month varies based on when the camera was set up or stopped. An asterisk (*) indicates species considered incidental within this study due to factors like small body size, arboreal or aquatic lifestyle, or low population. Single records are marked as '+'. Camera traps occasionally captured images of bats and mice/voles, which were excluded from this table.

Family Ursidae Fischer, 1817

Ursus arctos. The current status of the species is rare. Bears were once common but disappeared by the 19th century due to human persecution and deforestation [Sokur 1961]. Evidence of their return was first noted in the 1990s, and up to four individuals were recorded in the neighbouring PSRER in the 2000s, and a female with cubs was observed there in 2007 [Deriabina 2008]. Evidence from the CEZ has been limited to unconfirmed reports, occasional footprints, and scratches on trees [Gashchak *et al.* 2006; Shkvyria & Vishnevsky 2012]. The first bear capture by a camera trap occurred in the village of Tovstyi Lis in October 2014, and by the end of 2016, there had already been 17 photo-records [Gashchak *et al.* 2016]. Later, up to 10 photo-records and visual observations occured across the territory annually (Fig. 8d).

The bears are most frequently recorded in productive wet forests or nearby meadows with rich grass cover. Despite these regular sightings, the total population size, sex and age structure, and reproduction remain unknown as of 2023. A similar situation exists in the PSRER, where the bear population is believed to be stable without growth [Biodiversity... 2022].

Family Mustelidae Fischer, 1817

Mustela erminea Linnaeus, 1758 is currently considered a phantom species.

In the entire observation period (1986–2023), there has been no confirmed sightings or reliable reports. Nevertheless, this species is regarded as present in the region according to the Red Data List [Volokh 2009]. In the neighbouring PSRER, the ermine was considered to be common, with an estimated abundance of up to 10 ind/1000 ha in wet meadows during the 1990s [Sydorovych 1995]. Later, this abundance had declined to 0.5–0.9 ind/1000 ha by the mid-2000s [Kuchmel 2008]. The species is thought to prefer wet habitats with tall grasses [Kuchmel 2008; Volokh 2009].

Mustela nivalis. The species is non-abundant. It has been recorded visually and through small mammal traps. It is found almost everywhere but prefers meadows and young reforested areas. Data on population size and long-term trends are absent. In the PSRER, the species was estimated at 20 ind/1000 ha in the 1990s [Sydorovych 1995], and it has remained common in the last decade [Biodiversity... 2022].

Mustela putorius. In the mid-20th century this species was common in the Polissia, though already in 1960s a decrease of its population was noted [Abelentsev 1968]. Currently, this species is occasional in the CEZ. During the entire observation period, there have been only two reliable records: 1) by camera trap on 4 October 2002 at N51.409/E29.883 and 2) visually on 1 August 2012 at N51.222/E30.012. In both cases, sightings occurred in old deciduous or mixed forests. The relative population density of polecats in the PSRER was estimated at 10 ind/1000 ha in the 1990s, although it had declined to 0.2 ind/1000 ha by 2005 [Kuchmel 2008].

***Neogale vison*.** The species' status is non-abundant. It is an introduced species that arrived in the region in the 1950s, likely due to the dispersal of animals that escaped from fur farms [Panov 2002]. In the CEZ, the American mink is found in nearly all water bodies and has been recorded in various ways, but abundance data remain unavailable. The species is common in the PSRER, although its numbers fluctuate annually from 0.5–1 to 4–10 ind/10 km of stream [Sydorovych 1995; Biodiversity... 2022].

***Martes martes*.** The species is non-abundant. It has been recorded by different methods, though population data are absent. Camera trap footage typically does not distinguish between *Martes martes* and *Martes foina*, both of which inhabit the region; thus, they are considered together (Table 4). The species is present throughout the territory, mainly in wooded areas and abandoned settlements. In the PSRER, the population of *Martes martes* decreased from 0.4–1.9 ind/1000 ha in the 1990s to 0.6–0.9 ind/1000 ha in 2005–2007 [Voronetskyi *et al.* 1999; Kuchmel 2008] and has remained relatively low in the last decade [Biodiversity... 2022].

***Martes foina*.** This species is also non-abundant and precise or relative population data are absent. It is more frequently observed near settlements or industrial areas. In the PSRER, its population density was estimated at 15–20 ind/1000 ha in the 1990s, declining to 2.3–4.3 ind/1000 ha in 2005–2007, likely due to reforestation [Sydorovych 1995; Kuchmel 2008; Biodiversity... 2022].

***Meles meles*.** The badger's status in the CEZ is non-abudant. Camera trap records vary from 0.9 to 14.0 ind/100 TD (Fig. 8e, Table 4). There are no other assessments available. Badgers have been recorded across various habitats in the CEZ, including settlements. In the PSRER, population density ranged from 0.14–0.60 ind/1000 ha in the 1990s–2000s [Deriabina 2008] and about 0.4 ind/1000 ha in 2020–2021 [Biodiversity... 2022], with camera trap records (2016–2018) of 2.7 ind/100 TD [Dombrovskyi *et al.* 2018]. It is believed that despite the absence of human pressure, the badger population remains relatively low due to unfavourable natural conditions (high groundwater levels and light soil) [Deriabina 2008].

***Lutra lutra*.** The species' status is non-abudant; it has been recorded in most water bodies of the region (Fig. 8f). A 2018 survey estimated its population at 72–153 individuals, or up to 3.8 ind/10 km along large rivers (Prypiat, Uzh) and around 1.0 ind/10 km along channels and small streams [Skorobagatov *et al.* 2019]. In the PSRER, the otter was common, reaching 450–500 individuals or 2–5 ind/10 km of stream in 2005–2006 [Kuchmel 2008]. By 2010, the population had declined to 0.5 ind/10 km, reflecting a general decrease in otter populations nationwide [Biodiversity... 2022].



Fig 9. Przewalski's horse (tarpan) *Equus ferus*, introduced in 1998–2004 in the CEZ.
Рис. 9. Кінь Пржевальського *Equus ferus*, інтродукований у 1998–2004 роках у ЗВ.

Order Equiformes, seu Perissodactyla

This order is presented by only one family and one species in the regional fauna.

Family Equidae Gray, 1821

***Equus ferus*.** The current status of this species is non-abudant. This is an introduced species, brought to the region in 1998–2004 (Fig. 9), with a total of 44 individuals released into the CEZ; 23 survived, of which only 17 became founders of the current herd [Zharkykh & Yasynetskaia 2008]. By 2018, the population had grown to at least 137 individuals, organised in 12 harem herds and some smaller groups; some individuals showed signs of past hybridisation with domestic horses. In 2018, one domestic mare joined a harem herd and participated in reproduction [Gashchak & Paskevich 2019]. Since the domestic horse (*E. caballus*) is not currently considered part of Ukraine's fauna [Zagorodniuk & Emelyanov 2012], it is also excluded from the list of species in the CEZ. The growth rate of the *Equus ferus* population slowed in 2008–2018 compared to the previous period, which was explained by changes in the age structure of mares [Gashchak & Paskevich 2019].

Between 2007 and 2010, some horses migrated to the PSRER, establishing a local herd; later, a few individuals crossed the Prypiat River [Deriabina 2013] and began appearing in the Ukrainian left-bank part of the CEZ. Since 2018, they have been regularly recorded near the villages of Usov, Krasno, and Mashevo. As of 2019, the horse population in the PSRER numbered approximately 50 individuals in five harem herds, along with some smaller groups [Biodiversity... 2022].

Thus, the total population of *Equus ferus* in 2018–2019 reached 180–190 individuals, most of which reside within the CEZ. The horses predominantly inhabit meadow areas, though they do not avoid long stays in large forested areas. In summer 2020, we observed a harem herd deep within a large deciduous and mixed forest in the northwest part of the CEZ. The horses often enter abandoned human structures, especially farms, using them as shelters (particularly in spring and summer) or seeking mineral supplements [Paskevych 2021].

Order Cerviformes, seu Artiodactyla

In the CEZ, this order comprises three families and six species.

Family Suidae Gray, 1821

Sus scrofa. This species is currently non-abundant, though its numbers have fluctuated widely since 1986. Population estimates have primarily relied on selective assessments [Legeida & Panov 1993; Vyshnevskyi & Kotliarov 2008] or relative estimates [Gashchak 2008], with no high-quality surveys conducted. In the early 2000s, the CEZ was home to up to 2500 wild boars [Gashchak *et al.* 2006] making them the most frequently recorded species on camera traps (21.6%) [Gashchak 2008]. However, in 2013–2021, the frequency of camera trap records varied from 30 ind/100 TD in 2013–2014 to 1.1 ind/100 TD in 2021 (Fig. 10a, Table 4). In 2017–2018, near the villages of Benivka and Rechitsa, camera traps captured a few individuals showing hybrid traits (large spots of different colours) from domestic pigs. The species is found throughout the CEZ, including areas with human presence. Seasonal territorial redistribution depends on food availability in the habitats. In the PSRER, the wild boar population was monitored almost annually. In the early 1990s, numbers peaked at up to 36 ind/1000 ha. From then until 2014, the population varied within 10–20 ind/1000 ha. The numbers were artificially reduced after 2014 as a preventive measure against African swine fever, bringing the population down to 5 ind/1000 ha; by 2020–2022, wild boars were the rarest of the ungulate species [Kuchmel 2008; Biodiversity... 2022]. In 2016–2018, the PSRER camera trap frequency was 3.3 ind/100 TD [Dombrovskyi *et al.* 2018].

Family Cervidae Goldfuss, 1820

***Cervus elaphus*.** This species is currently classified as abundant. This autochthonous species was once common, and had nearly vanished by the 20th century [Kirikov 1960]. In 1986, red deer existed only in small herds on some game farms [Boiarchuk *et al.* 1990]. Following human evacuation, the species gradually spread throughout the area and increased in number significantly [Gashchak *et al.* 2006]. Camera trap recordings from the last decade vary widely (3–80 ind/100 TD), depending on conditions at the study sites (Fig. 10b, Table 4). The total CEZ population in January 2021 was estimated at 3400 individuals, nearly twice the number of other ungulate species combined [Zhyla 2022]. Red deer are widespread and regularly move between resting, grazing, and watering areas. Seasonal shifts occur based on food availability, and they frequently enter abandoned farms searching for mineral supplements. It is believed that red deer in the PSRER migrated from the Ukrainian CEZ in the 1990s. They are now the most numerous ungulates in the PSRER, with densities reaching 5.6–9.3 ind/1000 ha (2018–2020) [Biodiversity... 2022].

***Capreolus capreolus*.** This common autochthonous species was one of the most abundant ungulates in the 1990s–2000s, though population assessments were rarely conducted [Gashchak *et al.* 2006]. Over time, however, roe deer populations appear to have declined, possibly due to competition with the growing *Cervus elaphus* population [Zhyla 2021a]. In the early 1990s, roe deer densities reached up to 25 ind/1000 ha [Boiarchuk *et al.* 1990]; by 2020–2021, densities had dropped to just 4 ind/1000 ha, with a total population of around 1000 individuals [Zhyla 2021a]. The species inhabits a variety of locations, including areas with human presence, and favours forest habitats with high trophic capacity. In 2013–2021, camera trap records ranged from 3.8–18 ind/100 TD (Fig. 10c, Table 4). In the PSRER, a similar trend was observed. Roe deer densities reached 8.2 ind/1000 ha in 2005 [Kuchmel 2008] but had declined almost eightfold by 2015. As in the CEZ, the roe deer population has recently increased again [Biodiversity... 2022]. In 2016–2018, PSRER camera traps recorded 4.8 ind/100 TD [Dombrovskyi *et al.* 2018].

***Alces alces*.** Currently classified as common in the CEZ. This autochthonous species was estimated at 7 ind/1000 ha in the late 1980s [Boiarchuk *et al.* 1990], though no comprehensive elk surveys have been conducted since. Indirect assessments suggested that elk populations could have reached up to 1500 individuals by the early 2000s [Gashchak *et al.* 2006]. By 2020–2021, the population was estimated at 900 individuals (or 3–3.5 ind/1000 ha), with higher densities in the northeastern CEZ, on the left bank of the Prypiat River [Zhyla 2023].

Camera trap records from 2014–2021 varied between 5.5 and 59 ind/100 TD (Fig. 10d, Table 4). Elk are found in most habitats but prefer wetter environments and exhibit seasonal movements to richer feeding areas. In the PSRER, the elk population tripled between 1986 and 1996 [Kuchmel 2008] and grew 5.4 times by 2018, with annual density variations from 6–10 ind/1000 ha in the last decade [Kuchmel 2008; Biodiversity... 2022].



Fig 10. Even-toed ungulates of CEZ: (*a*) *Sus scrofa*, (*b*) *Cervus elaphus*, (*c*) *Capreolus capreolus*, (*d*) *Alces alces*, (*e*) *Bos taurus*, (*f*) *Bison bonasus*.

Рис. 10. Оленеподібні ЗВ: (*a*) *Sus scrofa*, (*b*) *Cervus elaphus*, (*c*) *Capreolus capreolus*, (*d*) *Alces alces*, (*e*) *Bos taurus*, (*f*) *Bison bonasus*.

Family Bovidae Gray, 1821

Bos taurus. After the Chornobyl NPP accident, all cattle in the region were either evacuated with the local population or culled. A small number of surviving cattle were kept in a few private farms under human care. Inclusion of cattle in the regional fauna list became relevant only in the 2010s, when a small herd of black-and-white cattle in the village of Lubianka became completely feral following the death of their owners. These animals now live without any human support or care. According to unconfirmed reports, there were initially 'up to 30 individuals', though in 2012–2013, we observed no more than seven animals, including calves. In 2019, the herd included 13–14 individuals; by October 2020, the herd had increased to 18 animals, comprising two adult bulls (Fig. 10e), 11 adult cows, three immature females, and two calves born that year; in 2021, 19 animals were recorded [Zhyla 2021b; Nature… 2021]. Throughout these years, the herd remained a single group, showing good health with an annual birth rate of 2–4 calves. They have displayed signs of restored defensive behaviour toward predators and humans and early signs of splitting into separate groups [Zhyla 2021b]. The limited growth of the herd suggests possible issues with reproduction, potentially due to a predominance of a single old bull, embryonic mortality, or low juvenile survival rates. The herd mainly roams meadows and sparse young woodlands within a 4 km radius around the village of Lubianka, occasionally seeking refuge in older forests and frequently resting in abandoned farm structures [Zhyla 2021b; Nature… 2021]. The cattle survived the 2020 wildfire (which partially burned the village and surrounding forest) and the temporary Russian invasion in 2022, and observations continued into 2024. The current status of this species is considered rare.

Bison bonasus. This species is rare in the region. Historically common, the bison had disappeared from the area by the 18th century [Kirikov 1979a–b]. Evidence of its presence resurfaced in spring 2012 in woodlands north of the village of Lubianka, with a bull captured on camera trap in spring 2015. By 2016, there were 19 records across seven locations [Gashchak *et al.* 2017]. The most probable source of these bison is located 30 km north, across the Prypiat River in the PSRER, where European bison were introduced in 1996 [Deriabina 2008, 2012]. During repeat studies in 2020 in the same district, six additional sightings were documented, all between October and December at a single location (N51.418/E29.686) (Fig. 10f). Each observation recorded an adult male, though it is unknown if it was the same or different individuals.

To date, there have been no confirmed records of the species on the Ukrainian left bank of the Prypiat River, although this area is likely the most suitable habitat for potential future migrations from the PSRER. The military activity after February 2022 has limited wildlife monitoring in the frontier zone with Belarus, leaving the fate of the observed bison and any potential new arrivals uncertain. Since 1996, the total bison population in the PSRER has grown by 11.5 times to 184 individuals (5.8 indi/1000 ha), and they are now spread throughout the reserve's left bank [Biodiversity... 2022]. The preferred habitats by this species in both the CEZ and the PSRER are wet woodlands dominated by deciduous trees (oak, hornbeam, aspen) or nearby meadows.

Species with unlikely presence

Several species (actually 9) are occasionally suggested as potentially present in the region, though their current ranges are distant from the CEZ. These species are considered improbable for the area based on historical records and present distribution:

Pteromys volans (L., 1758). There are no historical or recent records of this species in the region. The only mention of flying squirrels in Ukraine was recorded in the northern part of present-day Sumy Oblast in the 18th century [Bagaliy 1887, on: Sokur 1961]. Historical limits of the range were approximately 100 km northeast of the current CEZ [Zagorodniuk 2022]. The closest confirmed habitats for the species are now 300 km northeast [Sitnikova 2004, on: Zagorodniuk 2022] and 450 km north [Abramchuk 2021]. In theory, such distance does not seem too large for the flying squirrel. It is more important how the local habitats correspond to the species demands. The CEZ has several mature deciduous and mixed forests with old aspen stands, which are attractive to this species [Abramchuk 2021].

Sylvaemus uralensis (Pallas, 1811). Some publications (e.g., [Panteleev 1998]) suggest that this species' natural range includes the area of the present CEZ. Additionally, two specimens labeled *Sylvaemus uralensis* (catalogue No. 1432, 1433) were obtained in 1925 near the village of Poliske (western CEZ) and are stored in the Zoological Museum of the National Museum of Natural History in Kyiv [Shevchenko & Zolotukhina 2002]. However, these specimens require further verification, as other specimens from this collection came from more distant locations. No records of the species have been reported from the CEZ or nearby areas in recent decades, consistent with current species distribution maps that place the CEZ outside of the species' range [Zagorodniuk 2005, 2020].

Cricetus cricetus (Linnaeus, 1758). The CEZ region is sometimes considered part of this species' range [Emelyanov *et al.* 1987]. In the past, the European hamster was documented in nearby areas, including the districts of Kyiv, Chernihiv (S. V. Kirikov, 1934, as cited in [Tymofeev-Resovskyi *et al.* 1973]), and even in the Homel region (A. V. Fediushin, 1930, as cited in [Kirikov 1960]). In each case, the hamsters were found in areas with alfisols, which are nearly absent in the CEZ. Presently, *Cricetus cricetus* is observed more southward in the forest-steppe zone, where soils are heavier, though the species remains rare in these areas as well [Mezhzherin 2009].

Crocidura leucodon (Hermann, 1780). Over the past sixty years, there have been no reports of this species in the CEZ or surrounding areas. Historically, it was considered common in the Polissia and noted south of the Teteriv River (Kyiv Oblast) and westward near Ovruch (Zhytomyr Oblast) [Abelentsev *et al.* 1956].

Neomys anomalus Cabrera, 1907. There have been no reports of this species in the CEZ or neighboruing regions in the past fifty years. Historically, it was rare and primarily recorded in the forest-steppe zone [Mishta 2009], with the nearest sightings in Zhytomyr Oblast, near the western boundary of the present CEZ [Abelentsev *et al.* 1956].

Plecotus austriacus (Fischer, 1829). To date, there is no information about this species in the CEZ or surrounding areas, despite the eastward and northward range expansion in Ukraine from 2000 to 2020 [Zagorodniuk 2019]. It is currently found only farther south in the forest-steppe zone.

Pipistrellus pipistrellus (Schreber, 1774). At the beginning of bat studies in the CEZ, this species was considered common and perhaps even numerous [Gashchak *et al.* 2006]. However, the species' identification was later questioned. In 2007–2018, in annual chiropterological studies using both ultrasonic detectors and morphological investigation of mist-netted bats, no *P. pipistrellus* were recorded [Gashchak *et al.* 2009, 2013; Gashchak 2018]. A recent review of all available data on *P. pipistrellus* s.l. in Ukraine [Zagorodniuk 2018, 2019] suggests that *P. pipistrellus* mainly inhabits the western, southern, and possibly eastern regions, while only *P. pygmaeus* was recorded in the Polissia. Identification by vocalisation of *P. pipistrellus* (40–45 kHz) is deemed unreliable, as it can match frequencies of *P. lepidus* and *P. nathusii*, which are confirmed in the CEZ. This species was initially included in the fauna of the PSRER also [Dombrovskyi 2017] but was later removed due to unreliability of vocalisation-based identification [Biodiversity... 2022].

Procyon lotor Linnaeus, 1758. Attemts to introduce this North American species in the Polissia took place in 1954–1958 in Homel Oblast of Belarus, followed by population growth and spread in the Prypiat River basin [Pavlov *et al.* 1973]. Moreover, in the adjoining (to the current CEZ) Narovliansky Raion of Homel Oblast the species was recorded in 1965 [Savitsky *et al.* 2005]. However, the raccoon had almost vanished already by the 1970s, and by the end of 20th century became a phantom species [Savitsky *et al.* 2005]. In Ukraine, the species has only been observed as single escapees [Nikolaichuk & Zagorodniuk 2019]. According to the last review, all claims of this species in the CEZ and nearby PSRER were unconfirmed, often incorrect or fabricated. None of the hundreds of camera traps in the area over the last decade has recorded this species.

Mustela lutreola (Linnaeus, 1761). This species has not been recorded in the region since 1986. The last capture was in 1978 near the Yakovetske forestry (N51.395/E29.634), and the last observation occurred in 1984 near the Poliske settlement [Panov 2002]. The extinction of this species in the region aligns with the decline of its range, and current surviving populations are far from the CEZ [Volokh & Rozhenko 2009].

Discussion

Thus, compared to the initial summary [Gashchak *et al.* 2006], the list of mammal species has significantly increased, from 49 to 61 species (Fig. 11). This expansion is primarily due to studies on bats, which added nine new species. However, the status of one previously listed species, *Pipistrellus pipistrellus,* was revised after it was determined to have been misidentified and is not present in the region; as a result, it was excluded from the fauna list. Importantly, the addition of these bat species is not due to their recent colonisation of the region but rather the initiation of targeted studies beginning in 2007. These species likely inhabited the area before these investigations. Additionally, the domestic *Felis catus* and *Canis familiaris* have been included in the checklist due to the presence of feral or semi-feral populations near Chornobyl town, the Chornobyl NPP, and other locations within the CEZ.

Three species genuinely appeared in the region after the previous review in 2006: 1) *Canis aureus* (spread into the region as part of its ongoing range expansion in Europe from the south); 2) *Bison bonasus* (came to the area naturally from Belarus, where it had been reintroduced in 1996); and 3) *Bos taurus*, a feral herd that has been living and reproducing independently for over 10 years in the vicinity of its former domestic range. Formally, this species shifted its status from 'domestic in culture' to 'feral domestic' (AS1c) [Zagorodniuk 2023]).

In the future, this checklist may be further expanded by up to nine currently phantom species (*Lepus timidus*, *Glis glis*, *Rattus rattus*, *Arvicola amphibius*, *Sorex caecutiens*, *Myotis nattereri*, *Eptesicus nilssonii*, *Felis silvestris*, and *Mustela erminea*). These species either have been recorded in neighbouring territories (e.g., the PSRER) or are likely to visit the region during seasonal migrations.

Most of the recorded species (83.6%) are autochthonous. Some of these species previously experienced range reductions or population declines but have recovered recently, particularly after the Chornobyl NPP accident, which effectively established a de facto protected regime in the affected lands. This recovery is evident in game species such as *Lynx lynx, Canis lupus*, *Ursus arctos*, *Lutra lutra*, *Sus scrofa*, *Cervus elaphus*, and *Alces alces*.

The recovery of some species, such as *Castor fiber* in the 1950s and *Bison bonasus* in the 1990s, was facilitated by reintroduction programmes.

The following nine non-native species have been identified in the CEZ (non-native status of each species after [Zagorodniuk 2023]):

Rattus norvegicus (expanded during the 19th century);
Ondatra zibethicus (introduced in the mid-20th century);
Pipistrellus lepidus (expanded from the south over the last 40 years);
Pipistrellus pygmaeus (expanded in the early 20th century);
Eptesicus serotinus (expanded in the mid-20th century);
Nyctereutes procyonoides (introduced in the mid-20th century);
Canis aureus (expanded from the south over the last 30 years);
Neogale vison (introduced deliberately via escapes from fur farms in the mid-20th century);
Equus ferus (introduced between 1998 and 2004).

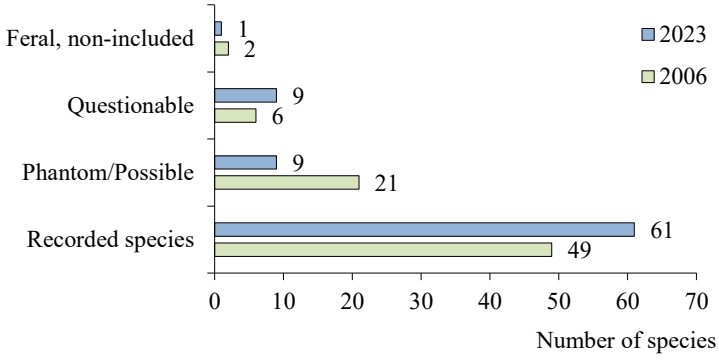


Fig 11. Composition of the two checklists of mammals of the CEZ as of 2006 [Gashchak *et al.* 2006] and 2023 (the present study)

Рис. 11. Порівняння двох контрольних переліків ссавців ЗВ — відповідно до знань у 2006 [Gashchak *et al.* 2006] і у 2023 роках (дана робота).

Additionally, *Bison bonasus*, which historically inhabited this region but had been extirpated by the 17th century, appeared in 2012 from the neighbouring PSRER, where it was reintroduced in 1996. Formally, this species is considered adventive as it meets the criteria of an 'artificially introduced former indigenous species' [Zagorodniuk 2023]. Most of the non-native species (excluding *Pipistrellus lepidus* and *Canis aureus*) have become at least partially naturalised. Lastly, *Bos taurus*, a feral cattle herd near the village of Lubianka, could also be classified as an adventive species (AS1c). However, its ecological significance and impact on natural ecosystems remain unchanged from the period when it was managed under human care.

Most of the mammal species recorded in the CEZ live and reproduce within the area. An exception is the bat fauna, where 9 out of the 14 known species are present only during the warm period (approximately April–August) for breeding. These bats hibernate outside the region.

Assessments of species statuses and abundances in this review are somewhat conditional, as no comprehensive surveys have been conducted over the entire period of investigation. On one hand, the immense size of the CEZ and socio-economic challenges in Ukraine present significant obstacles. On the other hand, the methods most frequently used in studies—such as camera trapping, live-trapping, and mist-netting—are highly specific to certain groups of mammals (e.g., large- and medium sized terrestrial mammals, shrews and small rodents, bats) and are not equally effective for all mammal species. Consequently, the results are difficult to compare across species. Seasonal and long-term fluctuations in population sizes, uneven spatial distribution, and the lack of systematic, large-scale research further contribute to uncertainty in these estimates. Additionally, ecological and biological characteristics of certain species decrease their likelihood of detection without targeted research efforts. For instance, species inhabiting riparian or marsh complexes rarely venture into terrestrial habitats, arboreal species may be overlooked as the traps are normally near the ground, and careful species can easily detect and avoid recording or trapping devices.

Synanthropic species are often excluded from research priorities, as the focus tends to be on wild species, which are perceived as more 'interesting'. As a result, abundance estimates should only be considered valid within species groups studied using consistent methods. Also, it is likely that species with low abundance values are underestimated, while those with high values may be somewhat overestimated.

Analysis of record data shows that most individual detections are concentrated among a small number of species. For example, nearly 96% of all individuals recorded by camera traps belong to only 9 of 26 species; 88% of bats belong to just 4 of 14 species; and 87% of small mammals (rodents and shrews) are represented by 4 of 18 species (Table 5). Thus, the majority of species have relatively rare or occasional records, often overlooked due to methodological limitations or lack of research focus. This trend is especially significant as many of these 'non-abundant' or 'occasional' species include a large proportion of protected or endangered species (see: Table 5). This underrepresentation is common, but it is particularly concerning because this 'non-abundant' or 'occasional' status is likely due to a lack of targeted studies while such species often form the foundation of the region's biodiversity and frequently hold conservation status.

Due to the insufficient extent of research, it is challenging to assess negative trends in the populations of certain species. The absence or low frequency of some species in surveys does not necessarily indicate population declines, as this could simply result from a lack of targeted investigations. Evidence for this can be seen when examining where and how intensively research has been conducted within the CEZ (see Figs 1–3).

Examples of species potentially affected by this limitation include *Sicista betulina*, *Micromys minutus*, *Microtus subterraneus*, *M. levis*, *Alexandromys oeconomus*, *Crocidura suaveolens*, *Neomys fodiens*, *Mustela putorius*, and the set of nine phantom species.

The CEZ is undergoing continuous change, both naturally over time and as a result of wildfires and human activities. Restricting research efforts to specific 'field stations', focusing primarily on radioecological studies, or relying on traditional methods creates significant knowledge gaps and reduces the efficiency of conservation efforts.

Table 5. General distribution pattern of mammal abundance classes in the CEZ. Number of species and their total share (%) of all recorded individuals (n) over the studies

Таблиця 5. Загальний розподіл класів рясності ссавців у ЗВ. Кількість видів і їх сумарна частка (%) від загальної кількості особин зареєстрованих під час досліджень (n)

Abundance class (% total sample of recorded individuals)	Camera-trapping in 2013–2021, n = 30 358 ind in total		Mist-netting of bats in 2007–2018, n = 3624 ind in total		Trapping of shrews and rodents in 1995–2018, n = 6002 ind in total	
	Number of species (incl. RL)*	Share (%) in the total sample	Number of species (incl. RL)	Share (%) in the total sample	Number of species (incl. RL)	Share (%) in the total sample
7 (>30.1%)	0	0	1 (1)	43.9	1	41.5
6 (10.1–30%)	3 (2)	56.7	3 (3)	43.8	3	45.7
5 (3.1–10.0%)	6	38.9	1 (1)	4.99	1	4.85
4 (1.1–3.0%)	1	1.46	3 (3)	6.65	3	5.70
3 (0.3–1.0%)	3 (1)	2.14	1 (1)	0.39	3 (1)	1.65
2 (0.11–0.3%)	2 (1)	0.40	1 (1)	0.11	3	0.50
1 (0.03–0.1%)	5 (3)	0.33	4 (4)	0.17	3	0.12
0 (<0.03%)	6	0.05	0	0	1	0.02
???**	3 (3)	0	–	–	–	–

Note: * RL—including species from the Red List [Order… 2021]. ** ???—means species not recorded by this way, nevertheless they were recorded earlier in the CEZ or in the PSRER.

Despite these challenges, there is no doubt that the mammal fauna of the CEZ continues to grow richer. The confirmed species (n = 61) account for nearly half of Ukraine's current mammal fauna (n = 133, [Emelyanov & Zagorodniuk 2012]). Moreover, one-third of these species (n = 22) are listed in the Red Data Book of Ukraine [Order… 2021], and six species are included in the European Red List [IUCN 2024]. Over the past two decades, populations of species that were once rare or uncommon, such as *Ursus arctos*, *Lynx lynx*, *Bison bonasus*, and *Equus ferus*, have continued to grow. The CEZ's large size has proven beneficial for the recovery of species with extensive individual ranges. Without human interference, predator–prey dynamics are developing naturally, enriching the CEZ and allowing it to act as a source of wildlife for surrounding areas. The CEZ plays a critical role in conserving Ukraine's natural resources, and the importance of the Chornobyl Radioecological Biosphere Reserve will only continue to grow in this regard.

Acknowledgements

The author is thankful to D. Vyshnevskyi, S. Domashevskyi, V. Dombrovskyi, S. Zhyla, S. Obrizan, S. Paskevych, A. Simon, E. Skorobagatov, and I. Chyzhevskyi for the exchange and discussion of the faunistic information from the CEZ. The author thanks Z. Barkaszi for editing and proofreading the manuscript. Special gratitude to I. Zagorodniuk for the useful comments and discussions during preparation of this work.

Declarations

Funding. Factual information used in this work was primarily collected as part of the research project 'Investigation and identification of the locations within the exclusion zone with the most valuable natural complexes worthy the upper protective status, and their certification' (2011–2021), State Research Organisation 'Chornobyl Centre for Nuclear Safety, Radioactive Waste and Radioecology', according to the Program classification of expenditures and crediting of the local budget No. 2408110 'Support of the ecologically safe state in the zones of exclusion and unconditional (mandatory) resettlement'.

Conflict of interests. The author has no conflicts of interest to declare that are relevant to the content of this article.

Handling of materials. Collection specimens were handled according to the regulations of the respective housing institutions.

References

Abelentsev, V. I., I. G. Pidoplichko, B. M. Popov. 1956. *General Characteristics of Mammals. Insectivores, Bats*. Acad. Sci. Ukr. RSR, Kyiv, 1–448. (Series: Fauna of Ukraine; Vol. 1: Mammals, Is. 1). [Ukrainian]

Abelentsev, V. I. 1968. *Mustelids*. Naukova Dumka, Kyiv, 1–280. (Series: Fauna of Ukraine; Vol. 1: Mammals, Is. 3). [Ukrainian]

Abramchuk, A. V. 2021. The Siberian flying squirrel (*Pteromys volans*) in Belarus: distribution, abundance, threats, and conservation. *Theriologia Ukrainica*, **22**: 69–79. CrossRef

Bezrodnyi, S. V. 1991. Distribution of dormice (Rodentia, Gliridae) in Ukraine. *Vestnik zoologii*, No. 3: 45–50. [Russian]

Biological ... 2022. *Biological diversity of animals in Poleski state radioecological reserve*. Ed.: M. Y. Nikiforov [*et al.*]. Belaruska navuka, Minsk, 1–407. [Russian]

Boiarchuk, V. P., V. I. Kryzhanovskyi, A. D. Kolesnik [*et al.*]. 1990. Game animal resources of the 30-km zone and strategy of their use. *In: Proceedings of 2nd All-Union ... Meeting on the Results of the Accident Consequences Elimination on Chernobyl NPP*. Chernobyl, **6** (3): 435–448.

Deriabina, T. G. 2013. Przewalski's horse (Equus przewalskii Poljakov): observation results of an invasive species. *In: Ecosystems and radiation: aspects of being and development*: Collection of articles. Ed. by Y. I. Bondar. Institute of Radiology, Minsk, 301–308. [Russian]

Deryabina, T. G. 2008. Distribution and number of the large mammals (bison, bear, lynx, badger) included into the Red Book of Belarus Republic in the territory of Paliessie State Radiation and Ecology Reserve. *In: Faunal Studies in Paliessie State Radiation and Ecology Reserve*. Institute of Radiology, Homel, 19–35. [In Russian]

Deriabina, T. G. 2012. Polissya population of European bison (1996–2011). *In: Wildlife of Belarus*. (3.12.2012) [Russian] https://goo.gl/IL5HVg

Dombrovski, V. C. 2018. Maternity colonies of Myotis brandtii in the Polesie State Radiation-Ecological Reserve. *Theriologia Ukrainica*, **16**: 91–94. CrossRef

Dombrovskyi, V., V. Fenchuk, D. Zhurauliou. 2017. The bat fauna (Mammalia, Chiroptera) of Stary Zhaden Zakaznik, Southern Belarus. *Proceedings of the Theriological School*, **15**: 3–9. CrossRef

Dombrovskyi, V. C. 2017. Survey results of bats (Chiroptera) in Polesskyi state radioecological reserve in 2016–2017. *In: Actual Problems of Zoological Science in Belarus. Volume 1:* Proceedings of XI International Conference (Belarus). Minsk, 105–112. [Russian]

Dombrovskyi, V. C., D. I. Shamovich, J. Beasley, [*et al.*] 2017. If do not shoot: Number, territorial structure and predation of the wolf in winter period 2016–2017 in the exclusion zone of Chernobyl NPP. *In: Modern Problems of Game Management and Biodiversity Conservation*: Proceedings of International Conference (Minsk). Minsk, 93–97. [Russian]

Dombrovskyi, V. C., P. Schlichting, J. Beasley. 2018. Application of camera traps to study relative abundance and daily activity of big and medium sized species of mammals in Polesskyi state radioecological reserve (Belarus). *In: Problems and Prospects of Development of Territories Affected in a Result of the Catastrophe on Chernobyl NPP, on the Modern Stage*: Proceedings of International Conference (Khoiniky). Minsk, 30–34. [Russian]

Emelyanov, I. G., I. V. Zagorodniuk, S. I. Zolotukhina. 1987. Ecologcial and systematic review of the recent hamsters (Cricetidae, Rodentia) of fauna of Ukraine. *In: Hamsters of Fauna of Ukraine: Faunistics, Systematics, Ecology and Practical Value*. Kyiv, 3–18. (AoS USSR. I. Shmalhausem Institute of zoology; Preprint 87.6, part 1). [Russian]

Gaichenko, V. A., I. V. Zhezherin, I. V. Nebogatkin. 1993. Changes of species composition and abundance of small mammals in 30-km zone of ChNPP during the post-accidental period. *Mammals of Ukraine*. Naukova Dumka, Kyiv, 153–164. [Russian]

Gaichenko, V. A., V. I. Kryzhanovskyi, V. N. Stovbchatyi, [*et al.*]. 1990. Ecological situation in 30-km zone of ChNPP and its change over the last 3 post-accidental years. *In: Proceedings of 2nd All-Union ... Meeting on the Results of the Accident Consequences Elimination on Chernobyl NPP*. Chernobyl, **6** (3): 4–11. [Russian]

Gaichenko, V. A., V. I. Kryzhanovskyi, V. N. Stovbchatyi. 1994. State of faunistic complexes of the ChNPP exclusion zone in the post-accidental period. *Ecological and faunistical studies in the zone of Chornobyl NPP*. Kyiv. 4–18. (Preprint of Schmalhausen Institute of zoology, NAS Ukraine, 94.5, iss. 1). [Russian]

Gashchak, S. P. 2006. 'Reserved problems' of the Chornobyl zone. *Zapovidna sprava v Ukraine*, **12** (2): 83–90. [Ukrainian]

Gashchak, S. P. 2008. About an experience of automatic photography of wild animals in Chornobyl zone. *Rarity Theriofauna and Its Conservation*. Luhansk, 28–36 (Proceedings of the Theriological School. Vol. 9) [Ukrainian]

Gashchak, S. P., A. S. Vlaschenko, A. V. Naglov. 2009. Study results of bats fauna and its radioactive contamination in Chernobyl exclusion zone in 2007–2009. *Problems of the Chornobyl Exclusion Zone*, **9**: 102–124. [Russian]

Gashchak, S. P., E. G. Buntova, G. A. Rudenska, [*et al.*]. 2000. Species structure peculiarities of Insectivores and Rodents in the Chornobyl Exclusion Zone (Ukraine). *Vestnik Zoologii*, **34** (6): 51–56. [Russian]

Gashchak, S. P., D. O. Vishnevsky, O. O. Zalissky. 2006. *Fauna of Vertebrates of Chornobyl Exclusion Zone (Ukraine)*. Slavutych, 1–100. [Ukrainian]

Gashchak, S. P., A. S. Vlaschenko, A.V. Naglov, [*et al.*]. 2013. Bats fauna of the exclusion zone in concern of assessment of environmental value of its areas. *Problems of Chornobyl Exclusion Zone*. Slavutych, **11**: 56–79. [Russian]

Gashchak, S. P., Y. O. Gulyaichenko, N. A. Beresford, [*et al.*]. 2016. Brown bear (Ursus arctos L.) in Chernobyl exclusion zone. *Proceedings of Theriological School*, **14**: 71–84. CrossRef

Gashchak, S. P., Y. O. Gulyaichenko, N. A. Beresford, [*et al.*]. 2017. European bison (*Bison bonasus*) in the Chornobyl exclusion zone (Ukraine) and prospects for its revival. *Proceedings of Theriological School*, **15**: 58–66. CrossRef

Gashchak, S. P. 2018. Vertebrates of Chornobyl zone (Chornobyl radiation and ecological biosphere reserve) included into Red list of Ukraine (2009). *Problems of the Chornobyl exclusion zone. Slavutych*, **18**: 5–54. [Russian]

Gashchak, S., S. Paskevich. 2019. Przewalski's horse (Equus ferus przewalskii, Poljakov, 1881) in Chornobyl exclusion zone 20 years after introduction: number, population structure and distribution. *Theriologia Ukrainica*, **19**: 80–100. CrossRef

Gashchak, S., C. L. Barnett, N. A. Beresford, [*et al.*]. 2022. Estimating the population density of Eurasian lynx in the Ukrainian part of the Chornobyl Exclusion Zone using camera trap footage. *Theriologia Ukrainica*, **23**: 47–65. CrossRef

Gashchak, S., D. Vyshnevskii, S. Zhyla. 2024. Theriological studies in the exclusion zone (Chornobyl, 1986–2021). *Novitates Theriologicae*, **17**: (in press).

Godlevska, L. V., S. V. Rebrov, P. S. Panchenko. 2016. New data on bat fauna of Rivne oblast (Ukraine). *Zapovidna sprava*, **1** (22): 72–77. [Ukrainian]

Hyrenko, L. L. 1950. In concern of distribution of Black rat in USSR. *Proceedings of the Zoological Museum of Kyiv State University,* **2**: 75–95. [Russian]

Kirikov, S. V. 1960. *Changes of Fauna in Natural Areas of the USSR (in the 13th–19th centuries). Forestlands and Forest Tundra.* Publishing House of the USSR Academy of Sciences, Moscow, 1–158. [Russian]

Kirikov, S. V. 1979a. Distribution of European bison on territory of Soviet Union in XI–XX centuries. *In: European bison. Morphology, Systematics, Evolution, Ecology.* Ed. by V. E. Sokolov. Nauka Publishers, Moscow, 476–487. [Russian]

Kirikov, S. V. 1979b. *Man and Nature in the Eastern European Forest Steppe in the 10th — Early 19th Centuries*. Nauka, Moscow, 1–184. [Russian]

Korneev, O. P. 1950. *Wolf and Its Abolition*. Publ. House of Agricultural Literature of URSR, Kyiv & Kharkiv, 1–104. [Ukrainian]

Kuchmel, S. V. 2008. Species composition of mammals of Orders Insectivora, Lagomorphs, Carnivorans, Rodents and Odd-toed Ungulate in Paliessie State Radiation and Ecology Reserve. *Faunal Studies in Paliessie State Radiation and Ecology Reserve*. RNIUP Institute of Radiology, Homel, 38–64. [Russian]

Legeida, I. S., G. M. Panov. 1993. Some peculiarities of wild boar biology in the zone of ChNPP. *Abstracts of Reports of Radiobiological Congress* (Kyiv, 20–25 September 1993). Puschino, 587–588. [Russian]

Litus, I. E. 1986. *Acclimatization of wild animals*. Urodzhai, Kyiv, 1–192. [Russian]

Matsala, M.; A. Bilous, V. Myroniuk, [*et al.*]. 2021. The return of nature to the Chernobyl exclusion zone: increases in forest cover of 1.5 times since the 1986 disaster. *Forests*, **12**, 1024. CrossRef

Mezhzherin, S. V. 2009. European hamster *Cricetus cricetus* (Linnaeus, 1758). *In:* I. A. Akimov (ed.). *The Red Data Book of Ukraine. Animals.* Hlobalkonsaltynh, Kyiv, 531. [Ukrainian]

Miropolskyi, V. 2001. Autumn finding Eptesicus nilssonii on Kyivshiny. *In: Migration status of bats in Ukraine*. 114. (Novitates Theriologicae; Pars 6). [Ukrainian]

Mishta, A. V. 2009. Mediterranean water shrew Neomys anomalus (Cabrera, 1907). *In:* I. A. Akimov (ed.). *The Red Data Book of Ukraine. Animals.* Hlobalkonsaltynh, Kyiv, 489. [Ukrainian]

Nature Chronicles of 2020 of Chornobyl Radioecological Biosphere Reserve. Volume 4. Kyiv, 1–221. URL [Ukrainian]

Nikolaichuk, O., I. Zagorodniuk. 2019. The northern raccoon (*Procyon lotor*) in urban environment of Kyiv and persp-?ctives of formation of its wild populations in Ukraine. *Theriologia Ukrainica*, **18**: 108–112. CrossRef

Order of Ministry of Environmental Protection and Natural Resources of Ukraine No 29 on 19.01.2021 'About confirmation of the animal species list which are put down into the Red Data Book of Ukraine (Fauna), and the list of species that are excluded from the Red Data Book of Ukraine (Fauna). Supplement 1. [Ukrainian] URL (web)

Panov, G. M. 1990. *Beavers*. Urozhai, Kyiv, 1–176. [Russian]

Panov, G. M. 2002. Dynamic of home ranges and abundance of semi-aquatic fur mammals in Ukraine in the second part of 20th century. *Visnyk of L`viv University. Biology series*, **30**: 119–132. [Ukrainian]

Panteleev, P. A. 1998. *Rodents of Palearctic: Composition and Home Ranges*. Moscow, 1–117. [Russian]

Paskevych, S. 2021. Behavior peculiarities of Przewalsky horses in the conditions of abandoned urbolandscapes of Chornobyl exclusion zone. *Chornobyl science HUB*, **1-2** (2-3): 16–23. [Ukrainian]

Pavlov, M. P., S. B. Korsakova, N. P. Lavrov. 1974. *Acclimatization of game mammals and birds*. Part 2. Kirov, 1–460. [Russian]

Savitskyi, B. P., S. V. Kuchmel, L. D. Burko. 2005. *Mammals of Belarus*. Publishing Center of BSU, Minsk, 1–319. [Russian]

Shevchenko, L. S., S. I. Zolotukhina. 2002. *Mammals. Issue 1: Murids (Muridae).* Zoological Museum NAS of Ukraine, National Museum of Natural History, Kyiv, 1–217. (Collection catalogue of Zoological Museum of NMNH NAS of Ukraine) [Russian]

Shkvyria, M., D. Vishnevsky. 2012. Large carnivores of the Chornobyl NPP exclusion zone. *Vestnik of Zoology*, **46** (3): 239–246. CrossRef

Sidorovych, V. E. 1995. State of Weasel family species in Chernobyl zone. *In:* Suschenia, L. M. [*et al.*] (eds). *Wildlife in the Zone of the Accident on Chernobyl NPP.* Navuka i Tekhnika, Minsk, 193–198. [Russian]

Skorobagatov, I., A. Atemasov, S. Gashchak. 2019. Preliminary results of first-ever otter survey in Chornobyl exclusion zone, northern Ukraine. *OTTER, Journal of the International Otter Survival Fund*, **5**: 30–38.

Sokur, I. T. 1961. *Historical Changes and Use of Mammals Fauna in Ukraine*. AS Ukr. SSR, Kyiv, 1–84. [Ukrainian]

Spatola, G. J., R. M. Buckley, M. Dillon, [*et al.*]. 2023. The dogs of Chernobyl: Demographic insights into populations inhabiting the nuclear exclusion zone. *Science Advances*, **9**: eade2537(2023). CrossRef

The IUCN Red List of Threatened Species. 2024-1. https://www.iucnredlist.org/

The Red... 2009. *The Red Data Book of Ukraine. Animals.* Hlobalkonsaltynh, Kyiv, 1–540. [Ukrainian]

Timofeev-Resovskyi, N. V., A. V. Yablokov, N. V. Glotov. 1973. *Essay of Population Theory*. Nauka, Moscow, 1–278. [Russian]

Vishnevskyi, D. O., O. Kotliarov. 2008. Estimation of abundance of the mammal macrofauna in the exclusion zone of the Chornobyl NPP: analysis of different sources of data. *In:* Zagorodniuk, I. (ed.). *Rarity Theriofauna and Its Conservation*. Luhansk, 21–27. (Series: Proceedings of the Theriological School. Vol. 9) [Ukrainian]

Volokh, A. M. 2009. Ermine Mustela erminea (Linnaeus, 1758). *In:* Akimov, I. A. (ed.). *The Red Data Book of Ukraine. Animals.* Hlobalkonsaltynh, Kyiv, 539. [Ukrainian]

Volokh, A. M., M. V. Rozhenko. 2009. European mink *Mustela lutreola* Linnaeus, 1761. *In:* Akimov, I. A. (ed.). *The Red Data Book of Ukraine. Animals.* Hlobalkonsaltynh, Kyiv, 540. [Ukrainian]

Voronetskyi, N. N., V. F. Dunin, V. S. Piskunov, [*et al.*]. 1999. Number and biotopic distribution of wild animals in Polesskyi radioecological reserve. *Biological Diversity of National Park 'Prypiatsyi' and Other Special Protected Natural Territories*: Collection of scientific papers. Belyi veter Publ. House, Turov, Mozyr, 312–315. [Russian]

Wolf: History, Systematics, Morphology, Ecology / Ed. D. I. Bibikov. Moscow: Nauka publisher, 1985, 1–608. [Russian]

Zagorodniuk, I. 1996. Natural history of the black rat (Rattus rattus) in Ukraine. *In: Urbanized Environment: Protection of Nature and Human Health*: Proceedings of Ukrainian republic meeting. Kyiv, 228–231. [Ukrainian]

Zagorodniuk, I., O. Kysselyuk, I. Polischuk, [*et al.*]. 2002. Units of measure of population abundance and the minimal scheme for census of mammals. *Visnyk of Lviv University. Biology series*, **30**: 8–17. [Ukrainian] URL (pdf)

Zagorodniuk, I. 2005. Biogeography of mammals' cryptic species in the Eastern Europe. *Scientific Bulletin of the Uzhhorod University. Series Biology*, **17**: 5–27. [Ukrainian]

Zagorodniuk, I., I. Emelyanov. 2008. Cryptic diversity of mammals in Eastern Europe as reflection of variety of species phenomena. *Scientific Bulletin Uzhhorod University. Series Biology*, **22**: 166–178. [Ukrainian]

Zagorodniuk, I. V., I. G. Emelyanov. 2012. Taxonomy and nomenclature of mammals of Ukraine. *Proceedings of the National Museum of Natural History*, **10**: 5–30. [Ukrainian] https://bit.ly/3Y8cVRB

Zagorodniuk, I. 2014. Golden jackal (Canis aureus) in Ukraine: Modern expansion and status of species. *Proceedings of the National Museum of Natural History*, **12**: 100–105.

Zagorodniuk, I., M. Gavrilyuk, M. Drebet, [*et al.*]. 2014. Wildcat (*Felis silvestris* Schreber, 1777) in Ukraine: Modern state of the populations and eastwards expansion of the species. *Studia Biologica*, **8** (3–4): 233–254. CrossRef

Zagorodniuk, I. 2018. Close bat species in Ukrainian fauna: differences and position in structure of communities. *Theriologia Ukrainica*, **16**: 51–76. [Ukrainian] CrossRef

Zagorodniuk, I. 2019. Range dynamics in sibling species: facts and reconstructions for the mammal fauna of Eastern Europe. *Theriologia Ukrainica*, **18**: 20–39. CrossRef

Zagorodniuk, I. 2020. Close species of rodents of the superfamily Muroidae in the fauna of Ukraine: taxonomy, biogeography, diagnostics, and ecomorphology. *Theriologia Ukrainica*, **19**: 3–26. [Ukrainian] CrossRef

Zagorodniuk, I. 2022. The Siberian flying squirrel (*Pteromys volans*) in south of Eastern Europe: distribution boundaries and its changes. *Theriologia Ukrainica*, 23: 66–77. [Ukrainian] CrossRef

Zagorodniuk, I., M. Korobchenko, K. Ocheretna. 2022. Checklists of fauna and designations of species status. *Visnyk of Cherkassy University. Series Biological Sciences,* **2**: 21–31. [Ukrainian] CrossRef

Zagorodniuk, I. 2023. *Terrestrial Vertebrates of Ukraine: Adventive Component*. NAS of Ukraine, National Museum of Natural History, Kyiv, 1–62. ISBN 978-617-14-0080-1. [Ukrainian] Electronic edition: https://museumkiev.org

Zharkikh, T. L., N. I. Yasynetska. 2008. Demographic indices of population of Przewalski horses (Equus przewalskii Polj., 1881) in the exclusion zone of Chernobyl NPP. *Bulletin of Moscow Society of Nature Investigators. Division of Biology*, **113** (5): 3–9. [Russian]

Zhyla, S. 2021a. Roe deer in Polyssia and in Chornobyl radioecological biosphere reserve: Ecology, behavior, number. *Chronbyl Science HUB*, **1–2** (2–3): 42–51. [Ukrainian]

Zhyla, S. 2021b. Behavior and social structure of the feral cattle (*Bos taurus*) in Chornobyl radioecological reserve. *In: Chornobyl: Open Air Lab.* Proceedings I International Conference. Krok, Kyiv, Ternopil, 43–49. [Ukrainian] https://bit.ly/3b3neUl

Zhyla, S. 2022. Red deer (Cervus elaphus) in the Chornobyl Biosphere Reserve: monitoring, ecology, and behaviour. *Theriologia Ukrainica*, **24**: 151–170. [Ukrainian] CrossRef

Zhyla, S. 2023a. The elk (*Alces alces*) at the southern limit of its geographic range: population status in the Central Polissia, wolf predation, and vulnerability to climate warming. *Theriologia Ukrainica*, **25**: 173–186. [Ukrainian] CrossRef

Zhyla, S. 2023b. The golden jackal (Canis aureus) in the northern Polissia of Ukraine: occurrence in the wild, status, and slow dispersal. *Theriologia Ukrainica*, **26**: 96–104. [Ukrainian] CrossRef

Theriologia Ukrainica, **28**: 34–54 (2024)
p-ISSN 2616-7379 • e-ISSN 2617-1120
DOI: 10.53452/TU2804

THE MAMMAL FAUNA OF THE CITY OF LUHANSK (UKRAINE) IN THE PRE-WAR PERIOD (2004–2014)

Igor Zagorodniuk, Marina Korobchenko

Key words

mammal fauna, synanthropy, animal communities, fauna adventisation, eastern Ukraine

doi

http://doi.org/10.53452/TU2804

Article info

submitted 27.06.2024
revised 09.11.2024
accepted 30.12.2024

Language

Ukrainian, English summary

Affiliations

National Museum of Natural History, NAS of Ukraine (Kyiv, Ukraine)

Correspondence

Igor Zagorodniuk; National Museum of Natural History, NAS of Ukraine; 15 Bohdan Khmelnytsky Street, Kyiv, 01054 Ukraine;
Email: zoozag@ukr.net
orcid: 0000-0002-0523-133X

Abstract

The paper presents and analysis of the composition and key biological features of the synanthropic mammal fauna of parks and urban areas of the city of Luhansk, Ukraine, with a focus on central city districts, as well as suburban areas. The urban mammal fauna of Luhansk is characterised by a high proportion of wild species, which is facilitated by the significant dismemberment of the city by a ravine system and the river valley, as well as the presence of large little-transformed areas that was formed due to the development of the city using a modular system (residential quarters) and large areas of private estate-type housing, as well as a number of summer cottages and recreational areas that are part of the city. It is characterised by the dominance of typical synanthropes, including mouse-like rodents, sedentary bats and feral carnivorans, and the regular presence of a number of 'shadow' groups in the communities—hedgehogs, dormice, vesper bats, martens, etc.—for which the city provides convenient shelters, but without population growth. A total of 46 mammal species have been recorded, of which the stable core (including stray carnivorans) consists of 15 species, including 6 species in the central areas. In terms of the range of species of this group and their abundance, the fauna of Luhansk does not fundamentally differ from the synanthropic fauna of other Ukrainian cities, including the Kyiv megapolis. The synanthropic complex is characterised by a relatively small proportion of hedgehogs (*Erinaceus roumanicus*), a clear dominance of two alien bat species (*Eptesicus lobatus*, *Pipistrellus lepidus*), regular presence of synanthropic rodents (primarily *Mus musculus*) and rodents prone to synanthropy (*Dryomys nitedula*), shrews (*Crocidura suaveolens*) and carnivorans (*Martes foina*), the presence of introduced species (*Ondatra zibethicus*), and the existence of a number of species 'trapped' by the city, non-synanthropic species, including rodents *(Spalax microphthalmus*, *Microtus levis*, and *Mus spicilegus*), carnivorans (*Vulpes vulpes*, *Vormela peregusna*), and bats (*Plecotus auritus*, *Myotis aurascens*). The share of non-native species in the core group is 100% (6 species in total), and 67% in the 'associated fauna' group (15 species in total).

Cite as

Zagorodniuk, I., M. Korobchenko. 2024. The mammal fauna of the city of Luhansk in the pre-war period (2004–2014). *Theriologia Ukrainica*, **28**: 34–54. [In Ukrainian, with English summary]

© 2024 The Author(s); Published by the National Museum of Natural History, NAS of Ukraine on behalf of *Theriologia Ukrainica*. This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY-SA 4.0), which permits unrestricted reuse, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

Теріофауна міста Луганська (Україна) довоєнного часу (2004–2014)

Ігор Загороднюк, Марина Коробченко

Резюме. Аналіз складу та ключових біологічних особливостей синантропної фауни паркових і селітебних зон міста з увагою до центральних районів міста і меншою до приміських зон. Особливістю урбаністичної теріофауни Луганська є висока частка видів дикої фауни, чому сприяють як значна розчленованість міста балковою системою й долиною річки, так і наявність великих мало трансформованих ділянок, сформованих завдяки розвитку міста за модульною системою (житлові квартали) та великих районів приватної забудови садибного типу, а також низки дачних селищ і рекреаційних зон, що входять до території міста. Характерне домінування типових синантропів, включно з мишовидими гризунами, осілими кажанами і здичавілими хижими та регулярна присутність в угрупованнях низки «тіньових» груп — їжаків, сонь, лиликів, куниць тощо, для яких місто дає зручні прихистки, проте без збільшення популяцій. Загалом зареєстровано 46 видів ссавців, з яких стабільне ядро (рахуючи безпритульних хижих) становлять 15 видів, у тому числі в центральних районах міста — шість видів. Фактично всі види ядерної групи є сутінково-нічними. За спектром видів цієї групи і їхньою рясністю фауна Луганська принципово не відрізняється від синантропної фауни інших міст України, зокрема й Київського мегаполіса. Особливостями синантропного комплексу є відносно мала частка їжаків (*Erinaceus roumanicus*), виразне домінування двох чужорідних видів кажанів (*Pipistrellus lepidus, Eptesicus lobatus*), регулярна присутність синантропних гризунів (передусім *Mus musculus*) і схильних до синантропії видів гризунів (*Dryomys nitedula*), землерийок (*Crocidura suaveolens*) та хижих (*Martes foina*), присутність інтродуцентів (*Ondatra zibethicus*), існування низки «захоплених» містом видів, що не є синантропами — як гризунів (*Spalax microphthalmus*, *Microtus levis*, *Mus spicilegus*), так і хижих (*Vulpes vulpes*, *Vormela peregusna*) і кажанів (*Plecotus auritus*, *Myotis aurascens*). Рівень адвентизації в ядерній групі — 100 % (всіх 6 видів), в групі «супутня фауна» — 67% (всіх 15 видів).

Ключові слова: теріофауна, синантропія, тваринні угруповання, адвентизація фауни, східна Україна.

Вступ

До 100-річчя Донецького ІНО (1.01.1924) та
90-річчя кафедри зоології в ньому (10.1934)

Розвиток європейської цивілізації відзначається високими рівнями урбанізації, що повною мірою стосується не тільки людей, але й природи, у т. ч. ссавців [Klausnitzer 1987; Douglas *et al.* 2015] як представників того самого класу тварин, що й ініціатори урбанізації — люди. Отже, у диких тварин є по суті ті самі вимоги до якості середовища, що і у людей, а тому формуються подібні адаптації до нього. Проте людина у доповнення до свого статусу чужорідності — жорсткий аменсал, який витісняє всіх інших тварин і змінює природне середовище винятково під свої потреби. Тому для дикої фауни залишається все менше життєвого простору. І фактично всі види диких тварин перебувають у містах у ролі маргіналів, які можуть відносно спокійно існувати тільки в куточках неінтенсивного використання людиною міського середовища і в тих часових межах, коли місто затихає, тобто майже тільки вночі.

Власне тому тут домінуватимуть види зі сутінковою активністю, здатні до життя у сильно фрагментованому і по суті тривимірному просторі, а також види, пристосовані до зон і смуг відчуження, зокрема по периметру житлових масивів та уздовж автодоріг [Zagorodniuk 2003]. Тема синантропів є однією з докладно аналізованих, проте не для сходу України. Прикладами аналізу є описи теріофауни міст Брно [Pelikan *et al.* 1983], Відень [Spitzenberger 1990], Рига [Zorenko & Leontyeva 2003], Київ [Zagorodniuk 2003], Вільнюс [Baranauskas *et al.* 2005]. Міста сходу України — об'єкт особливої уваги через надвеликі рівні антропогенної трансформації. Не винятком є й Луганськ, матеріали по фауні якого є вкрай обмеженими, проте такі дані накопичуються [Zagorodniuk & Korobchenko 2008].

Меті цієї роботи — представити огляд теріофауни (по суті синантропної фауни) міста Луганськ, у т.ч. з увагою до видів з нічною чи сутінковою активністю.

Біотопи і біота Луганська

Особливість міста Луганськ — надвисокий ступінь його розчленованості, компактність селітебних зон, велика частка приватного сектора, протяжні яружно-балкові системи, значна частка зелених зон, включно з парками і кампусами, значна кількість градієнтів гемеробності на мапі міста, надзвичайне різноманіття міських культурфітоценозів, виразне ландшафтне різноманіття, включно з річковими долинами, макросхилами, балковим ландшафтом та плакорами. Деяку інформацію про прилеглі до міста природні ділянки містять довідник *Природно-заповідний фонд Луганської області* [Arapov *et al.* 2013] та огляди стану окремих зелених зон, зокрема Луганського дендропарку [Zagorodniuk & Minakova 2013].

Спеціальних публікацій про біотопи і біоту міста небагато, проте вони є. Окремі важливі відомості знаходимо в описах розподілу у міських біотопах птахів [Dymov 2012; Evtushenko & Telizhenko 2012] і червонокнижних комах [Glotov 2005]. Важливими у контексті поточного дослідження є публікації про живлення сов [Kondratenko *et al.* 2001; Zaika 2010 та ін.]. Важливими є й описи та аналіз бази даних Луганської СЕС щодо обліків дрібних ссавців [Zagorodniuk & Kuznetsov 2009]. Цінну інформацію містять описи колекцій Зоологічного музею ЛНУ [Filipenko 2017] і знахідок окремих видів хижих [Litvinenko & Evtushenko 2015].

Найбільш стабільною частиною осередків природи в межах Луганська є балки, які простягаються в сумі на десятки кілометрів і, починаючись далеко за межами міста, прорізають місто, а *de facto* міська забудова та дороги оминають утворене балковою системою мереживо водотоків та крутосхилів. Серед найбільш значимих балок треба назвати:

а) Балка Суча, б) Калмицький яр (яр у пд.-зх. окол. Луганська, північніше Балки Плоска, йде на пн.-сх., по краю кварталів Зарічний і Мирний), в) балка Плоска (найбільша система, що стікає в долину Вільхової з пд.-зх. на пн.-сх., в районі «Луганського моря», низовини якої забудовані кварталом Зарічний); г) Циганський яр (у центрі Луганська, за Центральним ринком, між вул. Магнітогорською й Алексєєва, місцями як зелена зона, проте в багатьох місцях за засмічені «задні подвір'я» приватних садиб по його бортах), д) Іванищів яр (це яр в межах міста, на схід від його центру, проходить з боку Гострої Могили на північ, з заходу вул. Кільцева, впадає в долину Лугані); є) Лісовий заказник Луганський з трьома паралельними балковими системами (між Гострою Могилою та довготним коридором уздовж Вільхівки та залізниці.

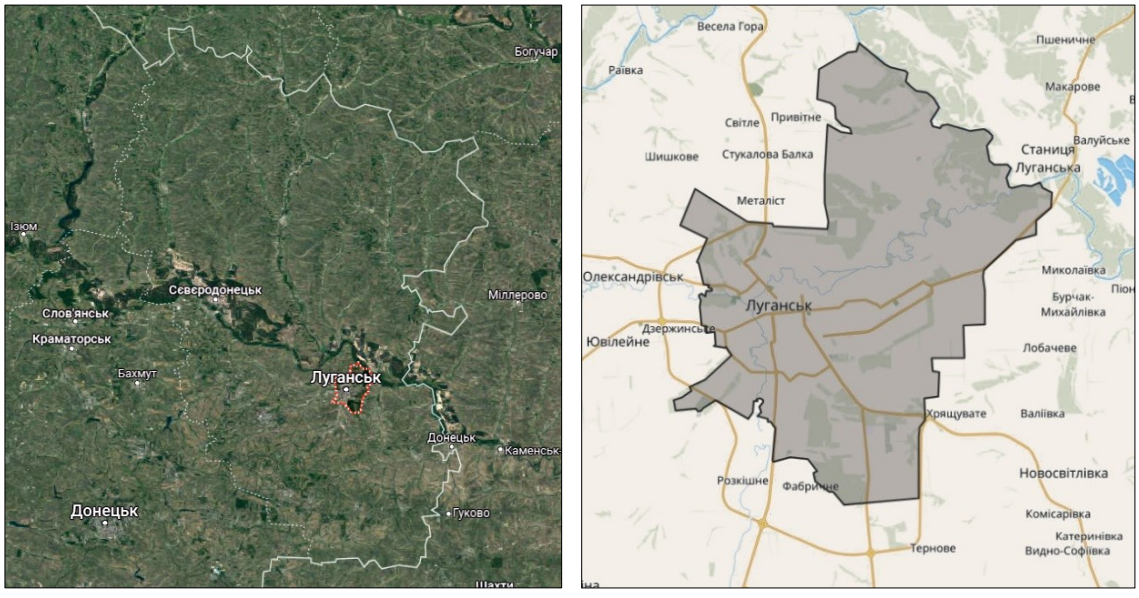


Рис. 1. Луганськ на мапі Луганщини та загальний абрис меж міста (з приміськими зонами).

Fig. 1. The city of Luhansk within Luhansk Oblast and general outline of the city boundaries (with suburban areas).



Рис. 2. Луганськ на мапі Луганської обл., загальний абрис офіційних меж міста (включно з приміськими зонами) та основна (селітебна) частина міста. Полігонами та лініями позначено основні зони уваги.

Fig. 2. The city of Luhansk within Luhansk Oblast, general outline of the official city boundaries (including suburban areas) and the main (residential) part of the city. Polygons and lines indicate the main areas of focus.

Другою важливою складовою мережі природних біотопів є саме річище Лугані та її притоки Вільхової (Вільхівки). Лугань перерізає місто з заходу на схід, і фактично до самого місця її впадіння в Донець входить в міську зону. Найбільш примітні великі природні масиви по долині Лугані в межах міста:

а) лісопарк «Парк Горького» з озером Вісімка (між залізницею і водотоком Лугані, вниз по течії до місця впадіння в Лугань Вільхової);
б) зелена зона в районі Вергунки (між Малою і Великою Вергунками на схід до околиць Вергунського роз'їзду та Червоного Яру);
в) долина річки Вонючка, від Жовтневої станції біологічного очищення («Очисні») до місця впадіння в Донець в с. Миколаївка).

Третя примітна особливість — вододіл в ур. Гостра Могила, витоки низки балкових систем Луганська, надто його південно-східного сектора, як у бік Вільхової (на зх.), так і Лугані (на пн.) й Дінця (на сх.); місце регулярних зимових скупчень сов і збору пелеток.

Місця, час та обсяг досліджень

Дослідження тривало 10 років, протягом 2005–2014 рр. Окрім того, авторами отримано чимало повідомлень колег і місцевих жителів про реєстрації видів до 2005 р. і після 2014 р. Основними полігонами дослідження були такі території (за спадом обсягів досліджень):

1) кампус Луганського університету та прилеглі квартали міста (до цирку, Білого дому, центрального ринку, автостанції, стадіону);
2) нижня частина міста в біг Луганки, включно з територією приватної забудови (район готелю Дружба, парк Першого Травня, Вічного вогню, Пішохідного мосту, ботсаду);
3) район Гострої Могили по яружній системі в бік до селищ Фабричне і Розкішне;
4) район східних кварталів міста (до «Лутри» та очисних споруд включно);
5) парк Горького і заплава Луганки, паркова зона за Домом Природи). Накопичено також відомості про фауну в ході епізодичних відвідувань інших районів місця (Ювілейний, Камброд[1], Металіст, Вергунка, Хрящувате).

Маючи можливість досліджувати фауни міста у вечірні години, з огляду на те, що активність дикої фауни спостерігається саме в такий час (кажани, їжаки, хижі), всі основні дослідження нічної фауни проводилися тільки в місцях з можливим таборуванням — окрім кампусу ЛНУ це були найближчі до кампусу околиці в межах 2–3 км від нього, а також яруги, що йдуть з Гострої могили, та великі паркові зони (очисні, парк Горького тощо), проте ключовими були перші два зазначені райони. Саме тут упродовж 10 років велися неперервні спостереження різних груп хребетних з особливою увагою до ссавців і збиралися факти виявлення тих чи інших видів, які повідомляли колеги, студенти на інший люд (зокрема й чергові та охорона кампусу Луганського університету).

Описати всі ключові факти і деталі спостережень вимагало би великого обсягу і часу, що за умов війни неможливо (напр., були детальні спостереження активності кажанів, включно з осінніми токуваннями лиликів і нетопирів, був облік збитих тварин на дорогах, була серія спостережень вивірок і фактів заходу диких тварин з приміських зон, був докладний аналіз бази даних обласної СЕС). Все це давало багато деталізацій, проте глушило загальне. Тому завданням цієї праці стала фіксація найголовніших особливостей, важливих для окреслення основних рис урбофауни Луганська, а докладні опис і аналіз будуть зроблені згодом.

Таблиця 1. Видовий склад і частки видів мікромамалій при різних способах обліку

Table 1. Species composition and proportions of micromammal species by different survey methods

Вид	Розкішне, пелетки*, 2008	Луганськ, невдоби, ліси, пастки**, 2012–2014	Луганськ, будівлі, пастки**, 2004–2014	Луганськ, різні райони, пелетки сича 2021***	∑
Sylvaemus tauricus	–	10 (35,7%)	–	–	10
Sylvaemus uralensis	8 (9,5%)	12 (42,9%)	–	1 (0,8%)	21
Sylvaemus sylvaticus	1 (1,2%)	–	–	–	1
Mus musculus	22 (26,2%)	4 (14,3%)	138 (99,3%)	34 (27,4%)	198
Rattus norvegicus	–	–	1 (0,7%)	–	1
Microtus levis	44 (52,4%)	2 (7,1%)	–	66 (53,7%)	112
Cricetulus migratorius	8 (9,5%)	–	–	12 (9,8%)	20
Crocidura suaveolens	1 (1,2%)	–	–	10 (8,1%)	11
Обсяг вибірки	n = 84	n = 28 (350 п.д.)	n = 139 (1100 п.д.)	n = 123 (бл. 50 пел.)	374

* Пелетки зібрано М. Колесніковим 10.2008 і визначено С. Заїкою за участі І. Загороднюка; ** з бази даних Луганської обл. СЕС, аналізовані й раніше [Zagorodniuk & Kuznetsov 2009]; *** пелетки зібрано 16.11.2021 і визначено С. Заїкою (три точки збору — с/г інститут (кв. Ювілейний), Східні квартали (очисні) і Гостра Могила + Обласна лікарня).

[1] Камброд — поширена місцева назва селища Кам'яний Брід (нині Кам'янобрідський район міста).

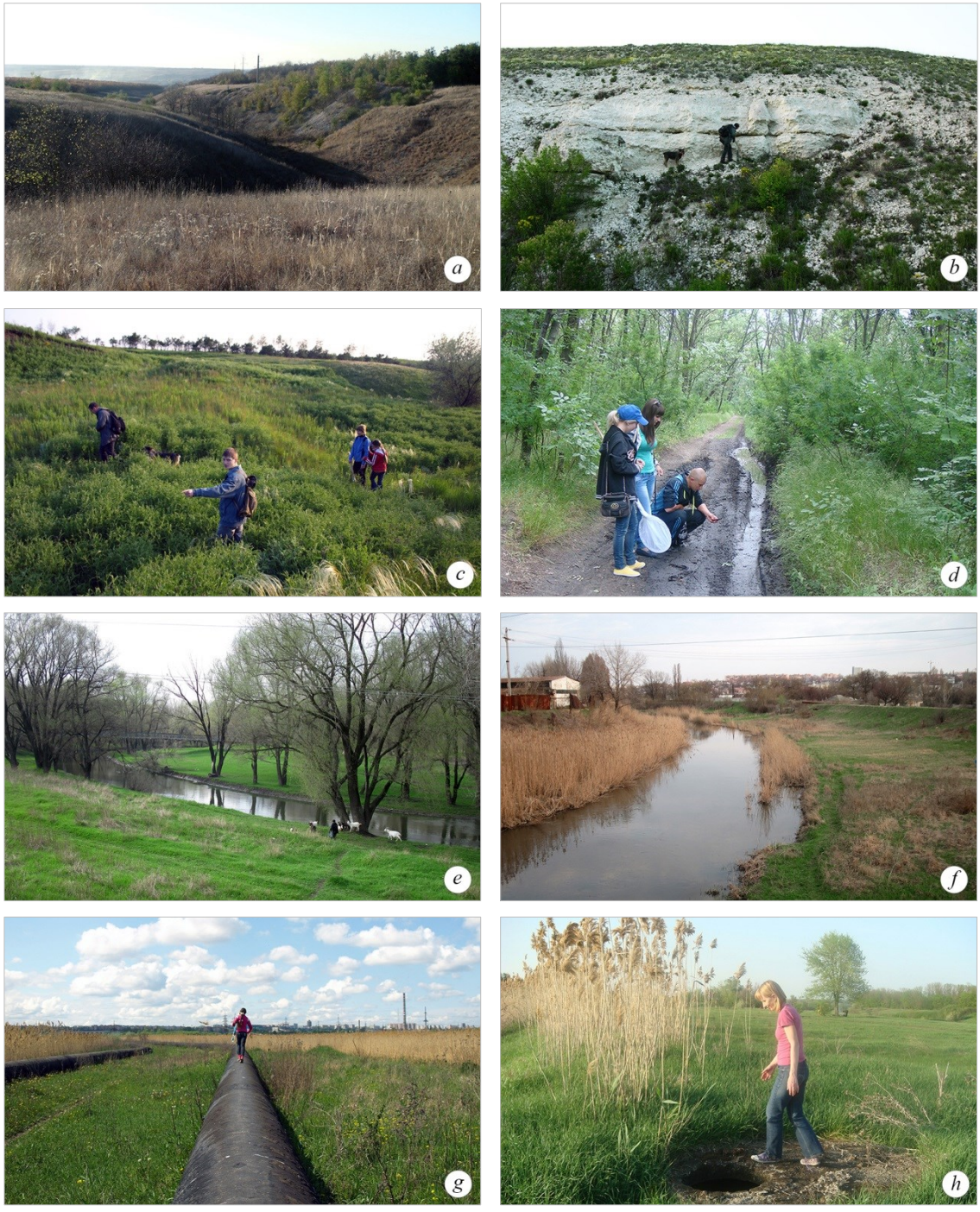


Рис. 3. Квазіприродні біотопи в околицях Луганська: (*a*) Гостра Могила, яружно-балкова система, 27.10.2012; (*b*) Суча балка, скелі на мергельних відслоненнях, 10.05.2008; (*c*) Суча балка, степова ділянка, 15.05.2008; (*d*) лісова дорога в уроч. Гостра Могила (за обласною лікарнею), 5.06.2013; (*e*) Парк Горького, річка Луганка, 17.04.2010; (*f*) берег р. Луганки біля Залізничного мосту, 24.04.2011; (*g*) Мала Вергунка, 09.05.2009; (*h*) зоологічні пошуки на Очисних спорудах, колодязі як пастки, 02.05.2013. Фото авторів.

Fig. 3. Quasi-natural habitats in the vicinity of Luhansk: (*a*) Hostra Mohyla, ravine and gully system, 27.10.2012; (*b*) Sucha Balka, rocks on marl outcrops, 10.05.2008; (c) Sucha Balka, steppe area, 15.05.2008. 2008; (d) forest road in the Hostra Mohyla tract (behind the regional hospital), 5.06.2013; (e) Gorky Park, Luhanka River, 17.04.2010; (*f*) bank of the Luhanka River near the Railway Bridge, 24.04.2011; (*g*) Mala Verhunka, 09.05.2009; (*h*) zoological survey at the Wastewater Treatment Plant, wells as traps, 02.05.2013. Photo by the authors.



Рис. 4. Міські біотопи Луганська: (*a*) район Авіаційного музею, 09.10.2010; (*b*) міський парк біля Луганки, 24.04.2011; (*c*) балка в середмісті в районі вул. Слов'янська, 02.05.2012; (*d*) долина р. Вільхівка, схили яру з несанкціонованим звалищем, 26.02.2027; (*e*) задвірки Обласної лікарні, 02.06.2013; (*f*) кампус ЛНУ навесні, 06.04.2013; (*g*) кампус ЛНУ з боку Парку кам'яних баб навесні; (*h*) кампус ЛНУ перед центральним корпусом влітку у вечерні години, 14.05.2014; фото авторів (fig4d: С. Заїка).

Fig. 4. Urban habitats of Luhansk: (*a*) Aviation Museum area, 09.10.2010; (*b*) City Park near Luhanka, 24.04.2011; (*c*) gully in the city centre near Slovianska Street, 02.05.2012; (*d*) Vilkhivka River valley, ravine slopes with an unauthorised landfill, 26.02.2027; (*e*) the backyard of the Regional Hospital, 02.06.2013; (*f*) campus of Luhansk University (LNU) in spring, 06.04.2013; (*g*) LNU campus from the side of the Stone Women Park in spring; (*h*) LNU campus in front of the central building in summer evening, 14.05.2014; photo by the authors (fig4d: S. Zaika).

Огляд реєстрацій ссавців

Описи наведено за розмірними-таксономічними групами, які в цілому відповідають визначеним раніше обліковим групам ссавців [Zagorodniuk *et al.* 2002]: дрібні ссавці (землерийки, мишовиді), середньорозмірні ссавці (їжаки, немишовиді гризуни), кажани, хижі (дикі), хижі (здичавілі свійські), копитні.

Дрібні ссавці (землерийки, мишовиді)

Значну частку інформації про види та їхню рясноту дають результати розбору пелеток *Asio otus* з приміських зон Луганська та облови обласної СЕС пастками. Виявлено 9 видів (табл. 1). Більшість з них (8) представляють надродину Muroidei, один — Soricidae.

Crocidura suaveolens (білозубка мала) — вид, що реєструється у приміських зонах і одноповерховій забудові, єдиний вид родини, відмічений в межах міста. Поява виду часто відмічається восени, коли їх відмічають як в приміщеннях переважно одноповерхової забудови, так і у здобичі свійських котів. Відомі знахідки:

> 1 екз. в пелетках *Asio otus* з Розкішного та 10 екз. в пелетках сича з приміських зон (табл. 1), 1 екз. (загиблий) на кампусі ЛНУ 10.2009; 1 екз. в офісній садибі у центрі міста (18.10.2010: А. Джос, особ. повід.), 1 екз. на пн.-сх. окол. міста біля с. Миколаївка (фото на рис. 5*a*). Через характерну осінню міграцію до садиб нерідко стає здобиччю свійських котів (рис. 5*b*).

Mus musculus (миша хатня) — зустрічається повсюдно, але загалом численні лише в приміській зоні і у приватному секторі, зокрема на Камброді (рис. 6) і в Хрящуватому. В пелетках з Розкішного частка виду становить 26,2%. У районах забудови це абсолютний домінант (див. табл. 1), проте розподіл вкрай нерівномірний. Наприклад, на кампусі ЛНУ нами не відмічений, позаяк в гуртожитках медінституту її запах відмічається повсюди.



Рис. 5. Землерийки з Луганська: (*a*) *Crocidura suaveolens*, 25.08.2007, Миколаївка, пастка-живоловка; (*b*) *C. suaveolens*, 28.08.2019, Камброд, здобич кота. Фото авторів (*a*) і О. Первушкіна (*b*).

Fig. 5. Shrews from Luhansk: (*a*) *Crocidura suaveolens*, 25.08.2007, Mykolaivka, live-trap; (*b*) *C. suaveolens*, 25.08.2019, Kambrod, cat prey. Photos by the authors (*a*) and O. Pervushkin (*b*).



Рис. 6. Мишовиді гризуни з Луганська: (*a*) *Mus musculus*, 17.06.2020, Камброд, здобич кота; (*b*) *Microtus obscurus*, околиці Луганська, 15.06.2014.

Fig. 6. Mouse-like rodents from Luhansk: (*a*) *Mus musculus*, 17.06.2020, Kambrod, cat prey; (*b*) *Microtus obscurus*, vicinity of Luhansk, 15.06.2014.

Mus spicilegus (миша курганцева) — типовий мешканець рудеральних місцезнаходжень, перелогів та інших подібних біотопів. Найімовірніше є вселенцем з південно-східних теренів, перші знахідки на Луганщині пов'язані зі Станично-Луганським районом [Kondratenko 1998], проте згодом вид виявлено в ярах околиць Луганська: В. Бондарьов в рамках дослідження нідікольної фауни гнізд *Mus spicilegus* [Bondarev 2011] у вересні 2009 р. у балці Плоска відловив і передав авторам 7 особин, здобутих із курганчиків.

Sylvaemus tauricus (мишак жовтогрудий) — обмежено поширений лісовий вид, загалом не характерний для степової зони, проте завдяки системі штучних деревостанів (парки, лісосмуги) досяг помітного рівня рясноти в регіоні. Відомий лише в приміських лісопаркових зонах (табл. 1); в міських парках не відмічений.

Sylvaemus uralensis (мишак уральський) — типовий мешканець всіх приміських зон. В пелетках з приміських зон — до 10% (див. табл. 1). У центрі міста і в районах забудови цей мишак відсутній, проте двічі відмічений як «приносний» — у поїдях хижих птахів (раз на вул. Шовкового біля Центрального ринку, загублений боривітром, весна 2010 р.; вдруге — в пелетці боривітра на кампусі ЛНУ, 2013 р.).

Sylvaemus sylvaticus (мишак європейський) — рідкісний в регіоні вид, що пов’язано з тим, що тут проходить його східна межа поширення [Zagorodniuk 1993]. Більшість давніших описів «*Apodemus sylvaticus*» треба відносити до *Sylvaemus uralensis*. Відмічений лише раз у пелетках сови вухатої (*Asio otus*) з Розкішного, що на пд.-сх. Луганська (табл. 1: ідентифіковано 1 екз. у вибірці з пелеток 2008 р.). Інша близька знахідка цього виду — в окол. с. Кондрашівка, що біля Станиці Луганської.

Microtus levis (полівка лучна) — вид, не відомий в місті, проте звичайний у приміських лучних і паркових зонах. У пелетках вухатих сов виявлений з частотою 52% в Розкішному та 54% в пелетках сича з різних районів міста (див. табл. 1). Відома також знахідка 1 ос. в пелетці з цвинтаря на Гострій Могилі (могила І. Сахна). В паркових зонах міста не відмічений, як і в поїдях котів у приватному секторі Камброду, проте очевидно, що по лучним біотопам уздовж річок може бути присутнім. Це єдиний вид суходільних полівок (з водних є ондатра і щур), однозначно виявлений нами в Луганську за 10 років[2].

Cricetulus migratorius (хом’ячок сірий) — звичайний нечисленний вид гризунів в околицях міста, відсутній в самому місті. Єдина «міська» знахідка стосується однієї реєстрації в пелетці сови вухатої на цвинтарі «Гостра Могила». В осінніх пелетках сови вухатої з Розкішного частка виду сягає 10% (дані 2008 р.) та в пелетках сича з різних районів міста (дані 2021 р.) (докладніше див. табл. 1).

Середньорозмірні ссавці (їжаки, немишовиді)

Мова про п’ять видів із сутінково-нічною або цілодобовою активністю, у т.ч. по одному виду з родин їжакових (Erinaceidae), вовчкових (Gliridae), сліпакових (Spalacidae), щурових (Arvicolidae) та мишевих (Muridae).

Erinaceus roumanicus (їжак білочеревий) — виразний синантроп[3]. В Луганську зустрічається повсюдно в усіх типах синантропних місцезнаходжень, у т.ч. в районах щільної багатоповерхової забудови, чому сприяють численні вкраплені в міський ландшафт природні і квазіприродні ділянки, системи ярів, паркові зони та приватна забудова. Чисельність невисока, за годину маршруту звичайно можна зустріти не більше 1–2 особин, проте вид фактично є всюди. Поміж інших місць його регулярно відмічали й автори на кампусі ЛНУ: тут їжаки влаш-

[2] Можливо, тут буде виявлено й його двійник *Microtus obscurus*, але на сьогодні даних про нього в Луганську немає, попри вказівки для регіону [Kondratenko *et al.* 2001]. Не було й знахідок *Myodes glareolus*, хоча вид очікуваний у зв’язку з розширенням ареалу [Zagorodniuk 2008]) і його виявленням в суміжних районах, зокрема в Іванівці (наші дані) та Кондрашівці [Kondratenko & Zagorodniuk 2006]. До ймовірно присутніх відносимо *Lagurus lagurus*, який відомий нам за фактичними знахідками лише із суміжних районів (зокрема, цей вид ідентифіковано у пелетках сови *Asio otus* з Іванівки Перевальського р-ну).

[3] Зниження чисельності і зникнення в регіоні їжачка вухастого (*Hemiechinus auritus*) ми розглядаємо як наслідок росту популяції їжака білочеревого [Zagorodniuk 2006].

товують сховища в різного роду нішах і захаращених кутках будинків, у т.ч. в місцях виведення назовні поливних систем (кранів, гідрантів).

Sciurus vulgaris (вивірка лісова), форма телеутка (*S. v. exalbidus*). Один з небагатьох видів ссавців Луганська з виразно денною активністю[4]. Чисельність з роками наростає, що визначається як низькою чисельністю ворогів, так і зростанням частки зрілих дерев, передусім ялин. Ще одним фактором є випуски в природу: в місті є декілька розплідників, що постачають тварин на ринок, проте тварин нерідко довго не тримають і ті врешті стають втікачами з культури. Ареал в регіоні (рис. 7) ми відносимо до вторинно сформованого ареалу [Загороднюк 2011][5], проте наразі складно говорити про чисту популяцію цього підвиду через безконтрольні випуски різних рас, що є популярними об'єктами місцевого зооринку.

Dryomys nitedula (соня лісова) — мешканець приміських зон, дачних селищ і частково приватної забудови. Одна зі знахідок — «мишеня» [вид з'ясовано тільки коли воно підросло], знайдене студентами під порогом дачного будинку в ур. «Зелений Гай» ~1.06.2007, взяте нами на вирощування (рис. 8). Вид відмічено не раз на ентомологічних пастках[6] в ур. Березовий гай, у верхів'ях Калмицького яру, за обласною лікарнею [Lazarev 2022]. Гнізда сонь відмічені на деревах (ясен, клен) в лісосмузі в районі Південних і Зарічних кварталів (С. Литвиненко, особ. повід.). Це було відмічено 3–4 рази, восени, коли дерева скинули листя; зовні такі гнізда — листяні, витягнутої форми, обсягом 0,5–0,7 л, розміщені на висоті 4–5 м, в розвилках бічних гілок. Подібні гнізда не раз відмічали раніше (С. Панченко, особ. повід.).

Spalax microphthalmus (сліпак східний) є повсюдно у передмісті, надто в ярах, що проникають глибоко в місто: напр. у балці Плоска, Сучій балці (рис. 9), менше — на перелогах в районі Обласної лікарні, на Гострій Могилі, на виїзді на Станицю, на Очисних спорудах. У самому місті одні з небагатьох знахідок виду біля забудов — парк за Будинком Природи, дачі на Лутрі (де їх активно здобувають [Korobchenko 2011]). У приватний сектор проникають з боку прилеглих до міста ценозів. Одного малюка (що свідчить про успішне розмноження) передано нам І. Лазарєвим, який його виявив на поверхні, вдень, у Сучій балці 6.06.2012. Фактором згасання є низька природна щільність виду, посилена фрагментацією міського простору, і трансформація рослинності, зокрема, зникнення цибулинних рослин.



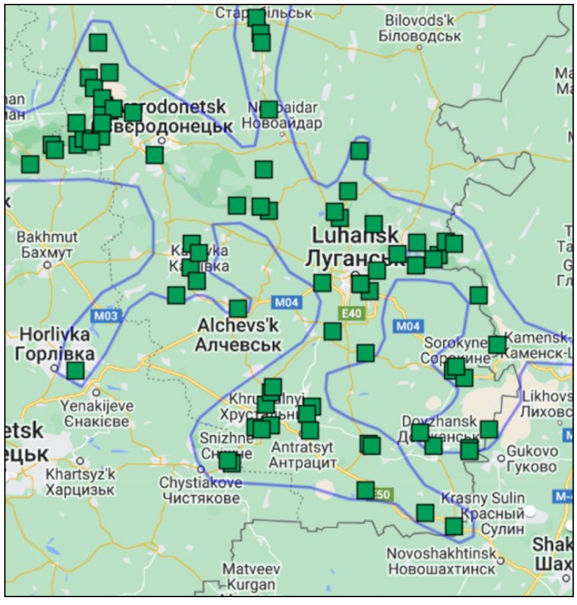


Рис. 7. Вивірка з Луганська (авіазавод, 05.2012) та ареал її поширення на Луганщині за оригінальними даними (https://bit.ly/3L6rkti). Фото авторів.

Fig. 7. Red squirrel from Luhansk (aircraft factory, 05.2012) and the range of its distribution in Luhansk Oblast according to original data. Photo by the authors.

[4] До певної міри це можна говорити і про ондатру та щура водяного, частково про сарну.
[5] Мапа https://www.google.com/maps: https://bit.ly/3L6rkti.
[6] Мова про ловчі пет-пляшки з атрактивно-фіксуючою сумішшю на основі вина й гліцерину.

Ondatra zibethicus (ондатра мускусна) — чужорідний вид, що з'явився на водоймах міста на початку 1980-х років (найімовірніше, внаслідок втеч із культури). У середині 1980-х і в 1990-х цей вид був об'єктом уваги місцевих «промисловиків», по всьому ходу Вільхової і Луганки, від «Луганського моря» і Парку Горького до Вергунки, де його умільці здобували десятками за рік (В. Вєтров, особ. повід.). Чисельність після 2000 р. (надто після 2010 р.) різко скоротилася. Вид існує й тепер, але в значно меншій чисельності, і його можна спостерігати у сутінкові години на багатьох ділянках, зокрема біля Пішохідного мосту.

(Можна очікувати на появу ще одного гризуна-вселенця — нутрію болотяну, *Myocastor coypus*, проте наразі цей вид відомий у Луганську лише в культурі).



Рис. 8. Соня лісова з Луганська (уроч. Зелений Гай), що була на утриманні, у трьох віках: 18.06.2009 (*a*), 18.08.2009 (*b*), 16.09.2009 (*c*).

Fig. 8. A forest dormouse from Luhansk (Green Grove [Zelenyi Hai] tract) in captivity at three ages: 18.06.2009 (*a*), 18.08.2009 (*b*), 16.09.2009 (*c*).



Рис. 9. Сліпак східний — типовий вид гризунів у складі степових місцезнаходжень: (*a*) порії сліпака в низовині балки Суча (10.05.2008), (*b*) сліпак, зустрінутий на Лутрі (07.06.2008). Фото авторів (*a*) і Є. Кудінова (*b*).

Fig. 9. The greater mole rat, a typical rodent species of steppe habitats: (*a*) mole rat burrows in the lower Sucha gully (10.05.2008), (*b*) a mole rat encountered in the Lutri tract (07.06.2008). Photos by the authors (*a*) and E. Kudinov (*b*).

Arvicola amphibius (щур водяний) — абориген, колись численний і характерний для заплав малих і великих річок регіону та ставків, проте останніми десятиліття став рідкісним. Донецька популяція описана як підвид *A. a. tanaitica* Kalabuchov & Raevsky 1930. Останнє, на нашу думку, визначається господарським освоєнням та зарегульованістю водойм, значним пресом на водних ссавців з боку браконьєрів, передусім через поширення різного роду сіток (не можна виключати й пряме винищення задля зменшення конкуренції з ондатрою). Авторам вид відомий звідси тільки за колекційними зразками.

Rattus norvegicus (пацюк мандрівний) — чужорідний вид, відомий на Слобожанщині з кінця XIX ст. [Silantiev 1896], у 1950–1960-х роках досяг найвищих позицій у рейтингу синантропів Луганщини [Sakhno 1963]. За базою даних Луганської обл. СЕС зміни рясноти за роками становлять (кількість особин і місцезнаходжень): 1957–1965 — 1 ос. (1 лок.), 1966–1974 — 0 (0), 1975–1988 — 58 (13), 1989–2003 — 15 (11), 2004–2014 — 1 (1). За численними повідомленнями інтернет-видань, у місті після 2014 р. відбуваються часті спалахи чисельності пацюків[7], що, щоправда, категорично не підтверджують колеги-резиденти.

Кажани

На рівні видового багатства родин та рядів ссавців кажани — найрізноманітніша група, яка представляє більшість видів ссавців, при тому за часткою видів зі стабільними популяціями в містах вони — головні. Власне тому цій групі присвячено багато публікацій. Типовими для міст сходу є два чужорідні види (пергач донецький, нетопир білосмугий); ще один чужорідний вид (нетопир пігмей) є тільки в окремих місцезнаходженнях. Окрім цих видів, по околицях і в міграційний час реєструють ще 5–7 видів, і ще кілька є спорадичними: серед них нічниці степова і водяна, вечірниця дозірна, вухань бурий, лилик двоколірний.

Звідси описано перші для Луганщини антропогенні пастки [Godlevska & Kondratenko 2004] звідси описано кажана донецького, у т.ч. на матеріалах із корпусів ЛНУ [Zagorodniuk 2009]; описано також особливості формування зимового «синантропного» ареалу вечірниць [Zagorodniuk & Rebrov 2014] та особливості формування осілих форм перелітних видів зокрема [Zagorodniuk 2018], синантропні популяції нетопирів [Rebrov 2012 *a–b*] і роботу організованого за нашої участі Луганського центру реабілітації кажанів [Rebrov 2014*a*].

Myotis aurascens (нічниця степова) — вид, виявлений в більшості докладно обстежених місцезнаходжень Луганщини і єдиний вид роду, відомий однозначно для Луганська. Дві фактичні знахідки стосуються мергельних відслонень Сучої балки (рис. 10), де існує доволі стабільне угруповання (очевидно, що цілорічно). Вперше відмічено 02.05.2008 на карнизі скель, проте вже 17.05.2008 на тому самому місці виявлено поїдь, що зробила дрібна мустела (очевидно, що ласка). Вдруге це місце обловлено 16.05.2013, що дозволило здобути і взяти на утримання одну особину (всі знахідки зроблені С. Фоміним).

Plecotus auritus (вухань бурий) — рідкісний вид, відомий лише за кількома знахідками: перша стосується вилову двох особин тенетами біля вапнякових відслонень Сучої балки у травні 2008 р.; ці особини жили у неволі близько місяця, випущені на кампусі ЛНУ. Друга знахідка — на кампусі ЛНУ, навесні 2009 р.: тричі у вечірні години автори спостерігали двох вуханів у стані полювання на комах на стінах гуртожитків ЛНУ, у світлі ліхтарів, фактично у тому ж місці, де був випуск. Жодного повідомлення про знахідки вуханів у місті (з бл. 300 повідомлень, доставок, виїздів) більше не було, проте в недалеких околицях (рекреаційний центр ЛНУ «Іванівка») відловлювали по декілька десятків особин [Rebrov 2014*b*].

Nyctalus noctula (вечірниця дозірна) — вид, що раніше був тут транзитним, а наразі активно заселяє регіон і формує зимові групи, переважно на шляхах міграцій уздовж річкових долин і міст в них [Zagorodniuk & Rebrov 2014]. У Луганську дуже нечастий вид, регулярно лише транзитно на весняному прольоті і влітку в долинах річок та в ярах. Всі зустрічі цього кажана в районах міської забудови — епізодичні й поодинокі.

[7] Напр., стаття на ресурсі «Остров» від 16.06.2023 «В окупованому Луганську — навала пацюків» (URL).



Рис. 10. Кажани з квазіприродних місцезнаходжень Луганська: (*a*) нічниця *Myotis aurascens* в скелях Сучої балки, 02.05.2008; (*b*) той самий вид, там само, 16.05.2013 (leg. С. Фомін), (*c*) вухань *Plecotus auritus*, там само, 17.10.2008, (*d*) вечірниця *Nyctalus noctula,* Луганськ, 13.03.2014.

Fig. 10. Bats from quasi-natural localities of Luhansk: (*a*) *Myotis aurascens* in the rocks of Sucha Balka, 02.05.2008; (*b*) the same species, ibid. 16.05.2013 (leg. S. Fomin), (*c*) *Plecotus auritus*, ibid. 17.10.2008, (*d*) *Nyctalus noctula*, Luhansk, 13.03.2014. Photos by the authors.

Pipistrellus lepidus (нетопир білосмугий) — перші знахідки у позаприморських регіонах України — саме з Луганська, як «*P. kuhli*» [Kondratenko 1999]. Типовий синантроп [Rebrov 2012 *a–b*]. Найчисленніший вид кажанів у місті, який виявляли сотні разів за УЗ-сигналами і десятки разів за передачами залітних у приміщення особин [Zagorodniuk & Korobchenko 2008 та ін.]. Всі особини мали типове світле забарвлення і широку білу смугу на крилі, що маркує їх як *lepidus*. Десятки знахідок стосуються також виявлення цього виду (групи по 2–10 особин) під віконними рамами при заміні вікон, зокрема й у стані гібернації (рис. 11).

Pipistrellus pygmaeus (нетопир пігмей) — перші знахідки в регіоні стосуються 2001 р. [Petrushenko *et al.* 2002][8], перший аналіз проведено лише 2008 р. [Zagorodniuk & Korobchenko 2008]. Попри звичайність виду в регіоні і саме в синантропних місцезнаходженнях, в Луганську виявлено тільки одне поселення — в одному із пд.-зх. кварталів в масиві «хрущовок» із зеленими широкими дворами (ймовірно, на балконі нежилої квартири на 2 поверсі) у червні 2012 р. В інших місцях, як по місту, так і в балках, попри часті обліки кажанів з використанням УЗ-детектора, цей вид нетопира не виявлено.

Eptesicus lobatus (пергач донецький) описаний як новий вид за матеріалами з Луганська та прилеглих місцезнаходжень [Zagorodniuk 2009]. Найчисельніший вид кажанів міста, характерний для всіх типів міських просторів — від центральних проспектів до прирічкових зон. Вид часто виявляють в оселях і офісах, особливо молодих, які залітають у вікна в погоні за комахами. Приклади повідомлень останнього часу (всі з фото):

[8] Аналіз давніших колекцій показав, що за морфологічними ознаками (вкл. жилкування крила) всі раніше зібрані і позначені як *P. pipistrellus* зразки нетопирів з Луганщини мають бути перевизначені як *P. pygmaeus*.



Рис. 11. Синантропні кажани з урбаністичних місцезнаходжень Луганська: (*a*) пергач донецький, *Eptesicus lobatus*, Луганськ, центр, квартира, 28.08.2016; (*b*) нетопир білосмугий, *Pipistrellus lepidus*, 11.03.2008, доставлений авторам з обламаним крилом, після його ампутації жив у неволі три роки; (*c*) зимівельна група *P. lepidus*, виявлена під віконною рамою при заміні вікон, 14.01.2009. Фото респондента (*a*), авторів (*b*) і М. Кропотка (*c*).

Fig. 11. Synanthrope bats from urban habitats of Luhansk: (*a*) *Eptesicus lobatus*, Luhansk, centre, flat, 28.08.2016; (*b*) *Pipistrellus lepidus*, 11.03.2008, delivered with a broken wing, after its amputation it lived in captivity for three years; (*c*) a hibernating group of *P. lepidus* discovered under a window frame during window replacement, 14.01.2009. Photos by the respondent (*a*), authors (*b*), and M. Kropotko (*c*).

1) квартал Волкова, на балконі, в коробці з паперами, 5-й поверх, 25.08.20; 2) Східні квартали, колонія, 18 особин, під обшивкою балкона, яку зняли, 5-й поверх, 16.07.19; 3) 2–3 екз. постійно крутяться в квартирі в центрі міста, колега виїжджав на відлов, 24.08.16 (рис. 11*a*).

Vespertilio murinus (лилик двоколірний) — вид, найбільше відомий за осінньою піснею, численні факти чого наведено нами раніше [Zagorodniuk & Korobchenko 2008]. Загальні закономірності — це завжди пізньо-осіння активність, після перших заморозків, протягом 3–5 тижнів (з 2–3 декади жовтня до 1–2 декади грудня); переважно в районах високої забудови і новобудов (вкл. Південні квартали), проте також і в центрі міста, включно з кампусом ЛНУ. В останньому місці були знахідки загиблих особин — всі тільки самці. Очевидно, самці зупиняються в подібних місцях, сприймаючи їх за мету міграції (вкл. з обманом від теплих стін будівель), позаяк самки летять далі [Zagorodniuk 2018].

Хижі (дикі)

Мова про шість видів ряду, у т.ч. п’ять видів родини мустелових (Mustelidae) та один вид псових (Canidae). Ще два види хижих, що представляють собою здичавілі (безпритульні) форми свійських тварин, — пес (Canidae) та кіт (Felidae) — розглянуто окремим підрозділом. Хижі нерідко стають жертвами автотранспорту (табл. 2).

Mustela nivalis (мустела ласиця). Відомий колекційний зразок в ЗМЛУ: м. Щастя, осінь 2009, череп, col. С. Литвиненко [Filipenko 2017]. Виявлена нами в балці Сучій на скелях поїдь хижака з рештками нічниці (опис вище) напевно зроблена ласкою. Відомі неодноразові знахідки слідових ланцюгів по р. Лугань, зокрема в районі підвісного мосту через Лугань, що між лікарнею № 4 і старим стадіоном (М. Колесников, особ. повід.).

Таблиця 2. Реєстрації збитих тварин на дорогах Луганська (переважно великорозмірні ссавці, обліки 2004–2009 рр.)

Table 2. Records of roadkill within Luhansk (mostly large mammals, survey during 2004–2009)

Вид	∑	%	Вид	∑	%
Microtus [levis] (полівка [лучна])	1	2,0	*Vulpes vulpes* (лис рудий)	6	11,8
Erinaceus roumanicus (їжак білочеревий)	3	5,9	*Canis familiaris* (пес свійський)	23	45,1
Pipistrellus lepidus (нетопир білосмугий)	1	2,0	*Mustela putorius* (тхір темний)	1	2,0
Martes foina (куниця кам'яна)	4	7,8	*Felis catus* (кіт свійський)	12	23,5
Разом				51	100,0

Martes foina (куниця кам'яна) — типовий синантроп, який зустрічається переважно в районах приватного сектору. Реєстрації в центрі пов'язані з загибеллю від авто; приклади з бази даних: 10.2004, центр міста, р-н школи № 17; 14.07.2006, центр, вул. Радянська, біля Барбюса; 1.09.2006, центр, р-н школи № 17, вул. Сосюри; 1.08.2007, центр, біля Обладміністрації. Тому вид виживає передусім в районі приватної забудови[9]. Детальний опис мешкання куниці на одній із садиб Камброду (разом з фото посліду і описом переміщень звіра, який «залазив на горище по стіні!») отримано 16.08.2020.

Martes martes (куна лісова) — вид із загалом привабливими умовами існування (відсутність полювання, відносно висока чисельність вивірки), проте нечастий. В середині XX ст. був відсутній в регіоні [Sakhno 2015], розселення сталося завдяки інтродукції вивірок. В каталозі хижих ЗМЛУ є запис: 15.04.2014. Луганськ, Вергунський роз'їзд, М-00192, череп, col. С. Філіпенко [Filipenko 2017]. Відомі гібриди з куною кам'яною з окол. Луганська, які автори мали змогу дослідити (матеріали Г. Буракова).

Vormela peregusna (перегузня степова). Вид не є урбанофілом, проте завдяки спеціалізації на живленні сліпаками і через «сліпуватість» (по суті толерантність) щодо урбанізації проникає в межі міста. За оглядом 2008 р. щодо раритетної теріофауни Луганщини [Zagorodniuk & Korobchenko 2008] цей вид посів перше місце за кількістю реєстрацій на Луганщині, у т.ч. було наведено три знахідки з Луганська та околиць (поля авіаційного училища 07.2003, Металіст 06.2004, кв. Ювілейний 07.2007).

Нові знахідки: 1) м. Щастя, 12.2009, ЗМЛУ, череп, опудало, leg.? [Filipenko 2017]; 2) ур. Лутри, 26.07.2009, здобуто біля курятника; 3) розвилка на краю міста, за кв. «50-річчя», 1 екз., збито машиною, leg. В. Вєтров; 4) пд. окол. міста, сад за Хрящуватим, фото, 28.06.2010, leg. Є. Кудінов; 5) Вел. Вергунка, трансформаторна будка, 11.2009, 1 ос., опудало в ЗМЛУ; 6) с. Металіст, 2010 р., лайка спіймала 1 ос., мешкала у клітці в гаражі, втекла; 7) м. Щастя, 01.2012, 1 ос., череп в ЗМЛУ [5–7: Litvinenko & Evtushenko 2015]; 8) Луганськ, сх. окол., 26.05.2011, leg. М. Колесніков (рис. 12); 9) пд. окол. міста, пасовище, 20.09.2020, фото, leg. Т. Сова (соцмережі).



Рис. 12. Перегузня степова — *Vormela peregusna*, Луганськ, східна околиця, 26.05.2011; автор фото М. Колесніков.

Fig. 12. Marbled polecat, *Vormela peregusna*, Luhansk, eastern outskirts, 26.05.2011; photo by M. Kolesnikov.

[9] З літератури відомі такі реєстрації (скорочено): «сліди куниці в 2000-ні роки в районі Великої Вергунки і с. Красний Яр. У Кам'янобрідському районі взимку 2004 р. місцевим мешканцем спіймано 1 ос., тушка в ЗМЛУ» [Litvinenko & Evtushenko 2015]. В огляді колекції хижих ЗМЛУ відмічено екз. № М-00165 (череп), Гостра Могила, окол. Медмістечка, 05.12.2008, leg. В. Табакін [Filipenko 2017].

Meles meles (борсук європейський) — вид, що зазнав значного скорочення ареалу у XX ст., проте відновлює його тепер, зокрема на сході України [Zagorodniuk & Korobchenko 2008]. У Луганську відмічено поселення у балці на околиці кварталу «Зарічний» [Kolesnikov 2003]. Напевно, це не єдине поселення, проте інших даних немає.

Vulpes vulpes (лисиця руда) — представник «захопленої» фауни і фауни околиць. Відмічений у всіх обстежених яружно-балкових системах і великих лісопарках. На Гострій Могилі в системі яруг відмічено успішне полювання на зайця (17.05.08). У таблицях обліку жертв доріг є 6 записів (по 1 екз.): м. Луганськ, р-н Калмицького яру (25.04.2005); між Луганськом і Станицею (біля пам'ятника кн. Ігорю (01.2005); перед мостом через Донець (18.11.2006); між Луганськом і Щастям (04.04, 12.05.2007), с. Щастям і Металістом (7.02.2008).

Хижі (здичавілі свійські)

Статистика щодо здичавілих свійських тварин в Луганську засвідчує надвисоку їх чисельність: мова має йти про тисячі особин (М. Колесніков, особ. повід.). За даними «Луганськсервіс» на вулицях Луганська тільки за 2005 р. підібрано збитими 1788 псів і 154 кота. Неблагополучною є й ситуація зі сказом [Korobchenko 2007]: на Луганщині рейтинг по сказу очолюють кіт (PPi = 25,6%) і пес (23,1%)[10]. Індекс залученості в зооноз у котів: IZI = 44,8; у псів — 36,5, лиси лише на третьому місці (IZI = 32,3).

Canis familiaris (пес свійський). Загальна чисельність надвисока, до 3–5 тис., багато територіальних, тісно прив'язаних до окремих ділянок (базари, промислові майданчики).

Пси формують зграї і в центрі міста. Морфологічний тип нестабільний (рис. 13*a*), є значна мінливість за розмірами і забарвленням, що відмічено також для Харкова [Berezina & Yarotskiy 2011]. Активні переважно під вечір, вночі — явні господарі територій, часто ведуть себе агресивно. Неодноразово відмічені напади на людей, зокрема й на кампусі ЛНУ (двічі покусали співробітників). За даними «Луганськ-сервіс», щоквартал на автодорогах міста збирали до 300–400 жертв доріг [Korobchenko 2006].

Felis catus (кіт свійський). Довгий час у центрі міста на території Міської лікарні існувала колонія чорних котів (рис. 13*b*), яка мешкала в системі закинутих підземель і жила за рахунок трьох джерел: полювання на птахів (переважно голубів), підкормки котолюбами і підживленням на смітниках у суміжних дворах. Чисельність групи була до 20 ос., трималися вони на дистанції і при наближенні зникали у сховищі, а ареал простягався до суміжних дворів, включно з переходами через автодорогу. Коти — регулярні учасники зоонозу сказу типу EBLV [Zagorodniuk & Korobchenko 2007]. Вуличних котів у Луганську на порядок менше, ніж псів.



Рис. 13. Здичавілі хижі на центральних вулицях Луганська: (*a*) зграя псів перед входом до кампусу Луганського університету, 23.03.2010; (*b*) локальна популяція чорних котів на території Центральної лікарні, вони ж відвідують суміжні житлові квартали в пошуках їжі. Фото авторів.

Fig. 13. Stray carnivorans on the central streets of Luhansk: (*a*) a group of dogs in front of the entrance to the campus of the Luhansk University, 23.03.2010; (*b*) The local population of black cats in the territory of the Central Hospital, which also forage in neighbouring residential quarters. Photos by the authors.

[10] PPi — % реєстрацій зоонозу у певного виду відносно реєстрацій у всіх ссавців, IZI — індекс залученості виду в зооноз як добуток абсолютної кількості реєстрацій на відносну їх частоту (pi * N) [Korobchenko 2007].

Ратичні

Загалом ця група ссавців має в місті статус ксенобіонтів, тобто випадково присутніх видів. Ця присутність пов'язана з лісопарками і заплавою Луганки тільки по краях міста.

Sus scrofa (свиня дика) — вид, що фактично відсутній у складі місцевої фауни, проте відомі неодноразові реєстрації в порослих лісом ярах у районі Зеленого Гаю (поблизу гирла Луганки). У перші роки війни (бл. 2017–18 рр.) в соцмережах з'являлися відео з табунами диких свиней у міжбудинкових просторах багатоповерхової забудови (ймовірно, на Південних кварталах), які поводилися абсолютно незалежно і не звертали на людей увагу.

Capreolus capreolus — більш очікуваний і регулярно присутній вид у лісопаркових зонах. Автори двічі відмічали сарн за гавканням самців у лісових кварталах біля Сучої балки, з боку вул. Тінистої та на проміжку між Обласною лікарнею і с. Фабричне. За краніометричними особливостями і розвитком рогів (ЗМЛУ) луганські сарни перевищують сарн з інших регіонів України. У роки війни, за повідомленнями місцевих колег, чисельність виду явно зросла (немає полювання), і його реєструють майже на кожному виході у природу.

Загальний аналіз

Загалом теріофауна Луганщини включає 14 видів ссавців, типових для урбосистем [Zagorodniuk 2012]. Всі вони властиві для Луганська, проте важливо розрізняти окремі статуси присутності, з яких тут розглянемо три: «ядерна група» (базова компонента синантропів), «супутня фауна» (гемерофіли та «факультативні» синантропи), «захоплені види» (види природних і квазіприродних сегментів міського середовища).

Ядерна груп

До ядерної групи відносимо види, що формують стабільні популяційні системи і можуть існувати одночасно і як типові синантропи, і як гемерофіли, тобто за умов підтримки людиною (містом) і в умовах окультуреного ландшафту.

Першою стабільною компонентою цієї групи є обидва види здичавілих хижих, проте їхні популяції переважно не є самовідтворюваними і підтримуються притоком нових особин з культури. Вони локалізовані на всіх активно експлуатованих людиною ділянках міста — проммайданчиках, дворах, гаражах, вокзалах, автостанціях, сміттєзвалищах, базарах, лікарнях.

Яскраві приклади для Луганська — автовокзал, центральний ринок, заводи уздовж залізниці; в окремі періоди — кампуси університетів. В умовах Луганська це абсолютні коменсали. Другим компонентом ядра є миші й пацюки.

«Супутня» та «захоплена» фауна

Друга складова ядерної групи — гемерофіли, т.зв. супутня фауна (табл. 3, другий стовпчик). В їх числі — три види кажанів (один сезонний), один вид їжаків, два види гризунів, місцями один вид хижих. Більшість (майже всі) — чужорідні види, які в природних ландшафтах за межами міста відсутні або вкрай нечасті. Такими є пергач донецький, нетопир білосмугий, лилик двоколірний (сезонно присутній), пацюк мандрівний, миша хатня, куна кам'яна.

Третя група — «захоплені містом» види. Їх не можна відносити до синурбістів, і їхні міські популяції не стабільні, знаходяться у стані згасання, а почасти й відсутні; часто це види із «захоплених» містом «зелених зон» та рудеральних ценозів. Такими є чотири типи місцезнаходжень: 1) пустища, 2) парки й лісопарки, 3) прирічкові луки й чагарники, 3) яри та інші крутосхили; 5) еугемеробні ділянки районів забудови (кампуси вишів і шкіл, дитсадків, лікарень, присадибні ділянки). Попри наявність таких оселищ, на всіх них ведеться жорсткий контроль присутності дикої фауни, як комунальними службами, так і користувачами. Яскравий приклад — сліпак східний, дуже характерний для регіону в цілому, проте вкрай не бажаний за версією мешканців приватного сектора і дачників [Korobchenko 2022].

Четверта група — ксенобіонти — випадково присутні (виявлені) види внаслідок заходів, зальотів, запливів. Види, що не формують ні сталих популяцій, ні якихось сезонних (напр.

зимівельних) груп і виявляються у місті у формі окремих особин. Такими є заходи копитних, зальоти деяких кажанів тощо. Цю групу можна ще розширяти, зокрема, за рахунок таких видів як вовк (відомі відстріли на скотомогильниках в межах міської межі), видра та бобер (історично були в районі міста й тепер відомі за випадковими заходами в межі території міста). Тут відомості про них не наведено.

П'ята група — втрачені види — тут наведена у дуже неповному складі: довести відсутність, тим паче давню, для багатьох видів, що мали би існувати на території міста в недавньому минулому (до його розбудови) звичайно неможливо, оскільки немає ні публікацій, ні колекцій. У переліку достовірно виявлених і зниклих (не підтверджених після 2000 р.) є два — їжачок вухастий (*Hemiechinus auritus*) та ховрах малий *Spermophilus planicola* (*pygmaeus* s.l.). Останні знахідки їжачка вухастого датовані 2005 р. (в Розкішному) [Dzhos 2010], ховрахи зникли значно раніше [Zagorodniuk & Kondratenko 2006].

Окрім того, у статусі «фантомних» у переліку може бути низка степових видів, які напевно були раніше в межах сучасного міста, проте наразі не відомі в районі міста в цілому (тушкан, мишівки, хом'як, строкатка). Тут відомості про них не наведено. В таблиці назви видів 4+5 груп наведено одним списком.

Фактичні й очікувані зміни

Теріофауна Луганська зазнавала і зазнає виразних змін внаслідок розвитку міста і трансформації міського середовища. Як видно з даних, узагальнених у таблиці 3, розподіл видів ссавців за рівнями урбанізації вкрай нерівномірний і одночасно закономірний.

Вершину всіх списків за типовістю посідають шість видів ссавців; всі вони є чужоріднимиː два види хижих, два мишовидих гризунів, два види кажанів[11].

Другий сегмент (гемерофіли) — на третину більша за обсягом група, у складі якої є велика частка вселенців, переважно ближніх інвайдерів, видів з суміжних регіонів та біомів.

Третя група видів, що включає мешканців залишків природних оселищ, представлена аборигенами. Те саме стосується й четвертої групи, яка в дійсності напевно на третину більша, але за фактичними реєстраціями невелика — все це види рідкісні, червонокнижні, які уникають культурного ландшафту, тобто є екзантропами.

Загалом убування різноманіття у міру зростання урбанізованості та одночасно зростання рівня адвентизації біоти (див. суми внизу таблиці 3) відповідає раніше описаному нами убуванню різноманіття для Київського мегаполісу [Zagorodniuk 2003].

Особливість Луганська — помірність таких градієнтів: якщо в Києві крок між групами за рівнями урбанізації становив 3^x (тобто збереження 1/3 видів від попереднього рівня), то в Луганську маємо арифметичну прогресію, з кроком +1/3 видів у напрямку природного стану, тобто градієнт змін в Луганську є на порядок меншим порівняно з оцінками для Києва. Це пояснюється загалом значно меншим рівнем урбанізації біоти Луганська і фрагментації міського простору. Зокрема, ключовими особливостями є такі:

1) наявність великих нефрагментованих природних і близьких до природного стану ділянок уздовж річок, що перерізають місто,
2) значний відсоток площі одноповерхової забудови, що формує зелену зону,
3) низька щільність міської забудови в цілому, зокрема й багатоповерхової,
4) наявність збережених у близькому до природного стану довгих ярів, які глибоко входять у місто і по суті є екокоридорами,
5) просторова ізольованість низки житлових масивів (кварталів) міста,
6) незрівняно малий ступінь рекреаційного навантаження на природні комплекси;
7) високе ландшафтне різноманіття, від заплав і лісопарків до остепнених ярів.

[11] «На підході» ще один вид, що демонструє широку експансію з півдня і виразну синантропію — гіпсуг гірський (*Hypsugo savii*), нетопировидий кажан, до певної міри подібний (з огляду на склад місцевої фауни) до *Pipistrellus lepidus*. Особливості його розселення в Україні описано в окремій статті в цьому томі.

Таблиця 3. Групи видів ссавців за статусом присутності та їхній склад
Table 3. Groups of mammal species by presence status and their composition

Ряд	Ядерна група	Супутня фауна	Захоплені види	Ксенобіонти і згаслі**
Хижі	*Canis familiaris** *Felis catus**	*Martes foina** *Mustela putorius(*)*[RBU]	*Vulpes vulpes* *Mustela nivalis* *Martes martes* *Vormela peregusna*[RBU]	*Canis lupus* *Meles meles* *[Mustela erminea]*[RBU] *[Lutra lutra]*[RBU]
Кажани	*Eptesicus lobatus**[RBU] *Pipistrellus lepidus**[RBU]	*Nyctalus noctula(*)*[RBU] *Pipistrellus pygmaeus**[RBU] *Vespertilio murinus*[RBU]	*Plecotus auritus*[RBU] *Myotis aurascens*[RBU] *Nyctalus lasiopterus*[RBU]	*[Nyctalus lasiopterus]*[RBU] *Myotis nattereri*[RBU] *Myotis daubentonii*[RBU] *Myotis brandtii*[RBU]
Комахоїди	*(no)*	*Crocidura suaveolens* *Erinaceus roumanicus(*)*	*[Hemiechinus auritus]*[RBU]	*Sorex araneus* *Sorex minutus* *Neomys fodiens*
Гризуни	*Mus musculus** *Rattus norvegicus**	*Ondatra zibethicus** *Dryomys nitedula*	*Spalax microphthalmus* *Arvicola amphibius* *Microtus levis* *Cricetulus migratorius*[RBU] *Mus spicilegus* *Sylvaemus uralensis* *Sylvaemus tauricus(*)*	*[Allactaga major]*[RBU] *[Cricetus cricetus]*[RBU] *Lagurus lagurus*[RBU]
Ратичні	*(no)*	*(no)*	*(no)*	*Sus scrofa* *Capreolus capreolus*
Суми	6 видів (I_{adv} = 100 %) 6 родів, 4 родини	9 видів (I_{adv} = 67 %) 9 родів, 6 родин	15 видів (I_{adv} = 7 %) 13 родів, 8 родин	16 видів (I_{adv} = 0 %) 13 родів, 9 родин

* Чужорідні види (зірочка в дужках — умовно чужорідні, види із суміжних біомів, що розселилися в історичні часи); ** наведено тільки ті види, що були зареєстровані в місті або околицях, що входять до меж міста; у квадратних дужках — назви видів, тут не описаних у зв'язку зі статусом «згаслі», проте які *de facto* виявляли на території міста. Індекс [RBU] позначає віднесення виду до «Червоної книги України» 2009 року (види *Eptesicus lobatus, Pipistrellus lepidus* та *Myotis aurascens* в ЧКУ фігурують у складі *Eptesicus serotinus* s. lato, *Pipistrellus kuhlii* s. lato та *Myotis mystacinus* s. lato).

Якщо оцінювати таксономічне різноманіття, то у випадку теріофауни Луганська маємо приклад монотипізації вищих таксонів у градієнті урбанізації, що свідчить про наростання несприятливих для ссавців факторів при урбанізації. Явище монотипізації вищих таксонів, описане нами для теріофауни різних висотних поясів Карпат [Zagorodniuk *et al.* 1995], засвідчує таксономічне (екоморфологічне) збіднення угруповань у подібних градієнтах, коли кожний вид представляє інший рід або й родину.

Очікувані зміни полягатимуть у подальшій деградації природних комплексів, мезофітизації та адвентизації міської біоти, а, отже, й у подальшому згасанні популяцій трьох груп ссавців: а) великорозмірних видів, б) степових видів, в) захоплених видів.

Відповідно, «танення» груп (див. табл. 3) відбуватиметься, в першу чергу, з боку аборигенів (тобто правих стовпчиків) і не торкатиметься адвентивної фракції (ліві стовпчики)[12]. Все це при розвитку міста (і надто при збільшенні рівня його забудови) призведе до розширення «плями» урбанізації до його околиць. Проте такий напрямок розвитку біоти малоймовірний через триваючу деіндустріалізацію всього регіону, його обмежені водні ресурси, від'ємний приріст населення і загалом занепад економіки внаслідок війни.

[12] Термін «адвентизація» на позначення зростання часток і чисельності чужорідних видів стає актуальним, хоч він і не загальновживаним (в Google Scholar є 326 таких записів).

Післямова

Автори представляють цей текст як головні підсумки 10-річного (2004–2014) циклу досліджень фауни Луганська і Луганщини і присвячують його 100-річчю відкриття ДІНО (Донецького інституту народної освіти), що сталося 1 січня 1924 року. Цей огляд підготовлено до 10-річчя виїзду авторів із Луганська (12.07.2014), з надією, що ці дослідження буде продовжено нашими колегами з порівнянням нових даних із даними довоєнного часу.

Подяки

Автори дякують В. Бондарьову, В. Вєтрову, А. Джосу, С. Заїці, М. Колеснікову, М. Кропотку, Є. Кудінову, І. Лазарєву, С. Литвиненку, С. Панченку, С. Реброву, О. Резніку, С. Філіпенку, С. Фоміну, В. Форощуку, П. Форощуку за сприяння у проведенні досліджень та цінні відомості. Автори дякують З. Баркасі, Ю. Зізді (Войнарович) та І. Мерзлікіну за редакторські правки тексту.

Декларації

Фінансування. Збір первинного матеріалу автори проводили в рамках наукової теми Лабораторії екології та біогеографії Луганського національного університету «Раритетна фауна хребетних Луганщини та її історичні зміни». Поточний огляд підготовлено в рамках планової теми ННПМ (держреєстрація № 0124U000572) за розділами «1. Вивчення раритетного різноманіття теріофауни зон окупації та бойових дій, аналіз їх поширення на підставі аналізу колекцій та оцінка факторів їх вразливості в умовах війни» та «2. Динаміка біоти в умовах змін клімату та воєнних дій на прикладі теріофауни сходу і півдня України».

Конфлікт інтересів. Автори не мають жодних конфліктів інтересів, які могли вплинути на зміст статті.

Поводження з матеріалом. Дослідження проведено з дотриманням вимог чинного законодавства України щодо роботи з живим матеріалом.

References

Arapov, O. A., T. V. Sova, O. A. Sovenko, [et al.]. 2013. *Nature Reserve Fund of the Luhansk Region. 3rd edition.* Virtual Reality LLC, Luhansk, 1–224. ISBN 978-966-492-326-9 [Ukrainian]

Baranauskas, K., L. R. Balčiauskas, Mažeikytė. 2005. Vilnius city theriofauna. *Acta Zoologica Lituanica*, **15** (3): 228–238. CrossRef

Berezina, E. S., V. Y. Yarotskiy. 2011. Morphological peculiarities of the random mating dogs in the urban landscapes. *Vestnik KrasGAU*, No 9: 185–192. [Russian]

Bondarev, V. Y. 2011. To the study of acarofauna of nesting chambers of the mound-building mouse on the territory of the Striltsivsky steppe department of the Luhansk Nature Reserve. *In: Flora and Fauna and their Conservation: Scientific works of the Luhansk Natural Reserve*. Luhansk, 93–96. [Russian]

Douglas, I., D. Goode, M. C. Houck, R. Wang. (eds). 2015. *The Routledge Handbook of Urban Ecology.* Routledge, Oxon, U.K. 1–664. ISBN 978-1-138-82442-3

Dymov, A. 2012. Seasonal dynamics and biocenotic role of birds of the family Corvidae in the city of Luhansk. *In:* Zagorodniuk, I. (ed.). *Dynamics of Biodiversity 2012.* Luhansk Taras Shevchenko National University, Luhansk, 156–157. [Ukrainian]

Dzhos, A. 2015. The long-eared hedgehog (Hemiechinus auritus) in Ploska balka in Luhansk Oblast: records, activity, behaviour. *In:* Zagorodniuk, I. (ed). *Mammal Research in the Steppe Regions*. Ukrainian Theriological Society & NMNH, NAS of Ukraine, Kyiv, 126–131. (Series: Novitates Theriologicae; Pars 9). URL

Evtushenko, G., V. Telizhenko. 2012. Avifauna of quasi-natural landscapes of Luhansk city. *In:* Zagorodniuk, I. (ed.). *Dynamics of Biodiversity 2012.* Luhansk Taras Shevchenko National University, Luhansk, 158–161. [Ukrainian]

Filipenko, S. 2017. Carnivore mammals in the osteological collection of the Zoological museum of Luhansk National University. *Visnyk of Lviv University. Biological series*, **75**: 107–118. CrossRef

Glotov, S. 2005. Rare species of insects of Luhansk and its environs. *Scientific Bulletin of Uzhhorod University. Series Biology*, **17**: 110–112. [Ukrainian] URL

Godlevskaya, E. V., A. V. Kondratenko. 2004. Mortality of bats in trap windows. *Plecotus et al.,* **7**: 97–99. [Russian] URL

Klausnitzer, B. 1987. *Ökologie der Grostadtfauna (Ecology of the Metropolitan Fauna)*. Gustav Fischer, Stuttgart. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York, 1–225.

Kolesnikov, M. A. 2003. Badger (Meles meles) in the anthropogenic landscape of Luhansk city (Eastern Ukraine). *Vestnik zoologii*, **37** (3): 22. [Russian]

Kondratenko, A. V. 1998. The mound-building mouse, Mus spicilegus (Mammalia, Rodentia) in eastern regions of Ukraine. *Vestnik zoologii*, **32** (5–6): 133–136. [Russian] URL

Kondratenko, O. V. 1999. The first record of Kuhl's pipistrelle (Pipistrellus kuhlii) in Luhansk oblast (Eastern Ukraine). *Vestnik zoologii*, **33** (3): 96. [Ukrainian] URL

Kondratenko, O., V. Kuznetsov, V. Timoshenkov. 2001. Peculiarities of diet of the long-eared owl (Asio otus) in the Donets-and-Don and Azov steppes. *Bulletin of Luhansk Taras Shevchenko State Pedagogical University. Series Biological Sciences,* No. 6 (38): 116–120. [Russian] URL

Kondratenko, O., Zagorodniuk, I. (2006) Small mammal's fauna of reserved territories of Eastern Ukraine based on results of census using traps and pitfalls. *Mammal Fauna of Eastern Ukraine.* Luhansk, 120–135. (Series: Proceedings of the Theriological School; Vol. 7). [Ukrainian] URL

Korobchenko, M. 2006. Dynamics of Lyssavirus appearance in towns: anthropogenic transmission from of feral natural nidus. *Modern Ecological Problems and Youth. Volume 4.* Proceedings of scientific conference. ZDIA Publ. House, Zaporizhzhia, 72–76. [Ukrainian] URL

Korobchenko, M. A. 2007. Rabies zoonosis among wild and

synanthrope mammal communities in eastern part of Ukraine. *In: Biodiversity and Role of Animals in Ecosystems: Extended abstracts of the IV International Conference.* Dnipropetrovsk University Press, Dnipropetrovsk, 486–488. [Ukrainian] URL

Korobchenko, M. A. 2011. Status of mole-rats as hunting mammals and its changes during last 100 years. *Scientific Herald of NUBiP. Series Forestry*, **164** (3): 108–117. [Ukrainian] URL

Korobchenko, M. 2022. Dynamics of spatial distribution, burrowing activity, and foraging of the greater blind mole rat (Spalax microphthalmus). *Theriologia Ukrainica*, **23**: 110–129. CrossRef

Lazariev, I. 2022. Dormice and anthropogenic traps: features of catching. *Novitates Theriologicae*, **13**: 103–105. [Ukrainian] CrossRef

Litvinenko, S. P., G. O. Evtushenko. 2015. To the fauna of Mustelidae of Luhansk Oblast. *Novitates Theriologicae*, **9**: 32–36. [Ukrainian]

Pelikan, J., J. Zejda, M. Homolka. 1983. Mammals in the urban agglomeration of Brno. *Acta Scientiarum Naturalium*, **17** (9): 1–49.

Petrushenko, Y., L. Godlevska, I. Zagorodniuk. 2002. Investigations on bat communities in the Siversky Donets floodlands. *Visnyk of the Luhansk Pedagogical University. Biological Sciences*, No. 1 (45): 121–124. [Ukrainian] URL

Rebrov, S. 2012a. The use of anthropogenic roosts by bats (on the example of Luhansk region). *In:* Zagorodniuk, I. (ed.). *Dynamics of Biodiversity 2012.* Luhansk Taras Shevchenko National University, Luhansk, 167–168. [Ukrainian] URL

Rebrov, S. 2012b. Findings of pipistrelle bats (Pipistrellus) in the Luhansk region in anthropogenic storage facilities. *In:* Zagorodniuk, I. (ed.). *Theriofauna of Protected Areas and Conservation of Mammals.* Ukrainian Theriological Society, Hola Prystan, 60. (Series: Novitates Theriologicae; Pars 8). URL

Rebrov, S. 2014a. Research and protection of bats in Luhansk region (results of the work of the regional centre of the UCC). *Luhansk Taras Shevchenko National University. Scientific Search of Young Researchers. Series Natural Sciences,* **5**: 146–152. [Ukrainian]

Rebrov, S. 2014b. Long-eared bats of Plecotus genus in Luhansk region. *Studia Biologica*, **8** (2), 141–148. CrossRef

Sakhno, I. I. 1963. A brief review of the fauna of mammals of Luhansk region. *Reports and Communications. Luhansk Pedagogical Institute. Faculty of Physics and Mathematics and Faculty of Natural Geography*, 49–54. [Russian]

Sakhno, I. 2015. Changes in the composition of the mammal fauna of Luhansk Oblast (as of 1969). *Novitates Theriologicae*, **9**: 49–57. [Ukrainian]

Silantiev, A. 1896. Zoological studies and observations of 1894–96. *Proceedings of the Expedition ... under the leadership of Prof. Dokuchaev. Scientific Department. Volume 4, issue 2.* Published by the Forest Department, St. Petersburg, I–III + 1–180 + I–XLII. [Russian]

Spitzenberger, F. 1990. *Die Fledermäuse Wiens*. J&V Edition, Wien, 1–72. ISBN 3-85058-045-8

Zagorodniuk, I. V. 1993. Identification of East European forms of Sylvaemus sylvaticus (Rodentia) and their geographic occurrence. *Vestnik zoologii*, **27** (6): 37–47. [Russian] URL

Zagorodniuk, I., O. Kyseliuk, I. Polischuk, I. Zenina. 2002. Units of measure of population abundance and the minimal scheme for census of mammals. *Visnyk of the Lviv University. Biology Series*, **30**: 8–17. [Ukrainian] URL

Zagorodniuk, I. V. 2003. Wild mammal fauna of the Kyiv city and its vicinities, and trends in its urbanization. *Vestnik zoologii*, **37** (6): 29–38. URL

Zagorodniuk, I. 2006. Mammals of eastern provinces of Ukraine: composition and historical changes of the fauna. *Proceedings of the Theriological School*, **7**: 216–259. [Ukrainian] https://bit.ly/2zEofz1

Zagorodniuk, I., O. Kondratenko. 2006. Modern distribution and state of populations of susliks (Spermophilus) in the East of Ukraine. *Mammal Fauna of Eastern Ukraine*. Luhansk, 211–214. (Series: Proceedings of the Theriological School; Vol. 7). [Ukrainian] URL

Zagorodniuk, I. V., M. A. Korobchenko. 2007. Bats and lyssaviruses: analysis of cases from Ukraine and hypotheses of rabies migrations into anthropocenoses. *Visnyk of Luhansk Pedagogical University. Series: Biological Sciences*, 16 (132): 104–116. [Ukrainian] URL

Zagorodniuk, I. V. 2008. Voles (Rodentia: Arvicolidae) in the Siversky Donets Basin: biotope preferences, changes of geographical ranges, and species identification. *The Journal of V.N. Karazin Kharkiv National University. Series Biology,* No. 7 (814): 74–93. [Ukrainian] URL

Zagorodniuk, I., M. Korobchenko. 2008. Rare mammal fauna of eastern Ukraine: composition and distribution of rare species. *In:* Zagorodniuk, I. (ed.). *Rarity Mammal Fauna and Its Protection.* Luhansk, 107–156. (Series: Proceedings of the Theriological School; Vol. 9). [Ukrainian] URL

Zagorodniuk, I., V. Kuznetsov. 2009. Long-term monitoring of small mammal communities in Luhansk province: analysis of database of Luhansk sanitary-epidemiological station for 1957–2008. *In: Zoocenosis–2009. Biodiversity and Role of Animals in Ecosystems*: *IV Intern. Conference*. Dnipropetrovsk, Lira Press, 329–331. [Ukrainian] URL

Zagorodniuk, I. 2011. Interspecies hybridization and factors of its formation in the East-European mammalian fauna. *Studia Biologica*, **5** (2): 173–210. [Ukrainian] CrossRef

Zagorodniuk, I. 2012. Mammals of the Eastern Ukraine: changes in species list and abundance since I. Sakhno review (1963) to now. *The Journal of V. N. Karazin Kharkiv National University. Series: Biology*, **16** (1035): 97–108. [Ukrainian] https://bit.ly/3lnoJCg

Zagorodniuk, I., T. Minakova. 2013. Luhansk Albert Verbin Arboretum. *In:* Diachenko, V. D., Kyseliova, O. O., Klymov, A. O. (eds). *Faculty of Natural Sciences: by Ways of Growth*. Elton-2 Publ., Luhansk, 348–349. [Ukrainian]

Zagorodniuk, I., S. Rebrov. 2014. Pattern of geographic distribution of Nyctalus noctula (Mammalia: Chiroptera) in Eastern Ukraine and the formation of new hibernating groups in urban landscapes. *Visnyk of the Lviv University. Series Biology*, **67**: 138–147. [Ukrainian] URL

Zagorodniuk, I. 2018. A game against natural selection? Hibernation of migratory bat species in their summering range in Eastern Ukraine. *Theriologia Ukrainica*, **16**: 111–119. http://doi.org/10.15407/pts2018.16.111

Zorenko, T., T. Leontyeva. 2003. Species diversity and distribution of mammals in Riga. *Acta Zoologica Lituanica*, **13** (1): 78–86. CrossRef

Theriologia Ukrainica, **28**: 55–68 (2024)
p-ISSN 2616-7379 • e-ISSN 2617-1120
DOI: 10.53452/TU2805

CRANIOLOGY OF *NYCTEREUTES PROCYONOIDES* (CARNIVORA) BASED ON MATERIALS FROM UKRAINE

Denys Lazariev

Key words

Common raccoon dog, craniological analysis, geometric morphometrics, introduction, river basins of Ukraine

doi

http://doi.org/10.53452/TU2805

Article info

submitted 02.10.2024
revised 27.12.2024
accepted 30.12.2024

Language

English, Ukrainian summary

Affiliations

I. I. Schmalhausen Institute of Zoology, NAS of Ukraine (Kyiv, Ukraine); National Museum of Natural History, NAS of Ukraine (Kyiv, Ukraine)

Correspondence

Denys Lazariev; I. I. Schmalhausen Institute of Zoology, NAS of Ukraine; 15 Bogdan Khmelnitsky Street, Kyiv, 01054, Ukraine; Email: lazarevden@ukr.net; orcid: 0000-0002-8663-747X

Abstract

The article presents the results of a comprehensive craniological analysis of the common raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides* Gray 1834) based on adult skulls from four samples, three of which comprise materials from Ukraine: 1) central and northern oblasts of Ukraine (Kyiv, Chernihiv, and Cherkasy oblasts); 2) eastern oblasts of Ukraine (Luhansk, Zaporizhzhia, and Poltava oblasts); 3) southern oblasts of Ukraine (Kherson Oblast). Additionally, a sample that includes materials from the native range of the species (Khabarovsk Krai, Primorsky Krai, and Chita Oblast of Russia) was also analysed. The research included standard analysis based on craniometric measurements of 19 parameters, and analysis of the skull shape by tools of geometric morphometrics separately for the dorsal and ventral sides of the skull and the buccal surface of the left mandible. The total sample comprised 62 specimens. The results of the analysis of linear characters showed that specimens from the northern, central, and southern oblasts of Ukraine differ from those from the eastern oblasts of Ukraine and from specimens from the Far East, which are characterised by larger dimensions. The analysis of shape differences using MorphoJ demonstrates the greatest morphological distance between the samples from the territory of Ukraine and the sample from the species' native range. The analysis of the dorsal and ventral surfaces of the skulls showed that the specimens from the native range of the common raccoon dog have more elongated and broader nasal bones, while the braincase is narrowed from the sides, but elongated towards the occipital bones. The greatest level of shape variation is characteristic of the mandible. Specimens from the territory of Ukraine have a more elongated mandibular ramus and a larger area of the coronal, articular, and angular processes, while skulls from the species' native range have a larger angle between the mandibular ramus and the coronal process, which in turn has a greater inclination relative to the articular process and a smaller area of the angular process. Skull size is often larger in animals in introduced populations, but it also depends on environmental conditions, nutrition, and interspecific competition.

Cite as

Lazariev, D. 2024. Craniology of *Nyctereutes procyonoides* (Carnivora) based on materials from Ukraine. *Theriologia Ukrainica*, **28**: 55–68. [In English, with Ukrainian summary]

© 2024 The Author(s); Published by the National Museum of Natural History, NAS of Ukraine on behalf of *Theriologia Ukrainica*. This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY-SA 4.0), which permits unrestricted reuse, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

Краніологія *Nyctereutes procyonoides* (Carnivora) за матеріалами з України

Денис Лазарєв

Резюме. Представлено результати комплексного краніологічного аналізу черепів дорослих особин єнота уссурійського (*Nyctereutes procyonoides* Gray 1834) за чотирма вибірками три з яких представлені матеріалами з України: 1) центральні та північні області України (Київська, Чернігівська, Черкаська обл.); 2) східні області України (Луганська, Запорізька, Полтавська обл.); 3) південні області України (Херсонська обл.), а також вибіркою, що сформована матеріалами з території аборигенного ареалу єнота уссурійського (Хабаровський та Приморський край та Читинська обл. росії). Дослідження, включає в себе стандартний аналіз на основі краніометричних промірів по 19 параметрах, аналіз форми черепів методами геометричної морфометрії окремо для дорсальної і вентральної сторони черепа та щічної сторони лівої нижньої щелепи. Загальна вибірка склала 62 зразки. Результати аналізу лінійних ознак показали, що зразки з північних, центральних та південних областей України відрізняються від зразків зі східних областей України та зразків з Далекого Сходу, які характеризуються більшими розмірами. Аналіз відмінностей форми засобами MorphoJ демонструє найбільшу морфологічну дистанцію між вибірками з території України та вибіркою сформованою на основі зразків з аборигенного ареалу. Аналіз дорсальної та вентральної поверхні черепів показав, що зразки з території природного ареалу єнота уссурійського мали більш видовжені та широкі носові кістки, в той же час мозкова капсула була звужена з боків, проте видовжена в напрямку потиличних кісток. Найбільший рівень варіативності форми характерний для нижньої щелепи. Всі вибірки з території України характеризуються менш видовженою основою нижньої щелепи та більшою площею вінцевого, суглобового та кутового відростків, в той час як черепи аборигенних єнотів з регіонів природного поширення виду мали більший кут між основою щелепи та вінцевим відростком, який в свою чергу мав більший нахил відносно суглобового відростку і меншу площу кутового відростка. Часто розмір черепів є більшим у тварин в інтродукованих популяціях, проте це також залежить від природних умов, харчування та міжвидової конкуренції.

Ключові слова: єнот уссурійський, краніологічний аналіз, геометрична морфометрія, інтродукція, річкові басейни України.

Introduction

The common raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides* Gray 1834) is an alien species in the fauna of Ukraine. Work on the introduction of this species began in 1928 with the release of animals in Poltava Oblast. The mass introduction of the species in Ukraine began in 1935 and covered the territories of Luhansk and Kharkiv oblasts, and in the following years spread to the rest of Ukraine, primarily to the eastern and central oblasts. After the Second World War, the common raccoon dog was also released in the western oblasts [Kolosov & Lavrov 1968]. Today, the common raccoon dog is found in most oblasts of Ukraine: the highest population levels (according to the State Statistics Service of Ukraine) are in the northern oblasts, while in mountainous areas the species is completely absent or its population is insignificant [Zagorodniuk & Lazariev 2024].

Specimens of introduced mammal species available in museum collections allow us to assess craniological differences between geographically distant samples both within Ukraine and from other regions. The level of morphological variability of introduced mammals is influenced by their geographical remoteness, isolation of populations, the founder effect, and the productivity of the ecosystems in which they live [Lazariev & Barkaszi 2023; Lazariev 2024].

A number of scientific papers [Haidaka *et al*. 1998; Jurgelėnas & Daugnora 2005; Haba *et al*. 2008; Ansorge *et al*. 2009; Asahara 2013] have been devoted to craniological studies of the common raccoon dog, in particular the description of morphological variability between different populations, emphasising intraspecific and interspecific differences based on craniological data. The aim of this study is to determine the level and direction of morphological variation between common raccoon dog specimens from Ukraine, to present the results of comparison with materials from other countries, and to identify the possible causes of morphological variation.

Materials and Methods

As material for craniological analysis, samples of adult skulls of the common raccoon dog were taken from different museums in Kyiv: the Department of Zoology (NMNHU-z) and the Department of Palaeontology (NMNHU-p) of the National Museum of Natural History, National Academy of Sciences of Ukraine, the Zoological Museum of Taras Shevchenko National University of Kyiv (ZMKU). A total of 62 specimens were included for morphological analysis using MorphoJ (dorsal and ventral skull surfaces).

Despite the fact that the common raccoon dog is often confined to river floodplains, its distribution is not limited to river basins, so when forming samples for the analysis, not the basin principle was used (as in the case of muskrat [Lazariev & Barkaszi 2023]), but the principle of dividing into groups of oblasts of Ukraine (Fig. 1*a*) and regions of Russia (Far East) in the area of natural distribution of the common raccoon dog (Fig. 1*b*).

Skulls of adult individuals were selected for analysis, among which there are samples of individuals of different ages, but samples with obvious signs of juvenile and subadult individuals were not included in the work.

Four samples were formed (taking into account geography and taxonomy)

Introduced populations:

(1) Central and northern oblasts of Ukraine (18 specimens): • Cherkasy Oblast, near Liashchivka village, collector M. Klestov: specimen in NMNHU–p collection No. 6410 (11.1996) and two specimens in NMNHU-z collection, No. 8602 (2008–2009) and No. 8603 (2011). • Chernihiv Oblast: one specimen in the NMNHU-z collection, No. 11594 (23.03.1973, L. Shevchenko), and a specimen in the ZMKU collection, without data on the number and collector (7.01.2001). • Kyiv Oblast: two specimens in the NMNHU-z collection, No. 11611 (3.02.1977, K. Mykhailov) and No. 11610 (10.1982, K. Mykhailov). Seven specimens are in the ZMKU collection, No. 4387 (2.12.1954, D. Borzakovskyi), No. 3893 (16.10.1955, D. Borzakovskyi), No. 3354 (2.10.1952, O. Korneev), No. 446 (10. 09.1946, no data on the collector), No. 3305 (27.05.1952, no data on the collector), No. 3345 (8.11.1949, no data on the collector) and No. 4004 (10.08.1953). Four specimens are from the NMNHU-p collection, No. 6435 (4.05.1937, no collector's data), No. 6413 (10.1997, I. Leheida), No. 6415 (10.1997, I. Leheida) and No. 4789 (1937, no collector's data).

(2) Eastern oblasts of Ukraine (12 specimens): • Luhansk Oblast: one specimen in the collection NMNHU-z, No. 11608 (08.1958, no data on the collector), two specimens in the collection NMNHU-p: No. 6420 (12.02.1938, no data on the collector) and No. 6808 (05.2002, O. Kondratenko). One specimen is kept in the working collection of I. Zagorodniuk (no date and no data on the collector). • Zaporizhzhia Oblast: two specimens from the collection NMNHU-z, No. 14472 (25.12.1993, A. Volokh) and No. 2017 (08.2005, A. Volokh). • Poltava Oblast, six specimens in the ZMKU collection: No. 3351 (1952, M. Havrylenko), No. 3356 (12.12.1952, M. Havrylenko), No. 3357 (03.1953, O. Kornieiev), No. 4297 (1.11.1953, M. Havrylenko), No. 3306 (24.11.1952, Kyshchynskyi) and No. 3355 (9.12.1952, M. Havrylenko).

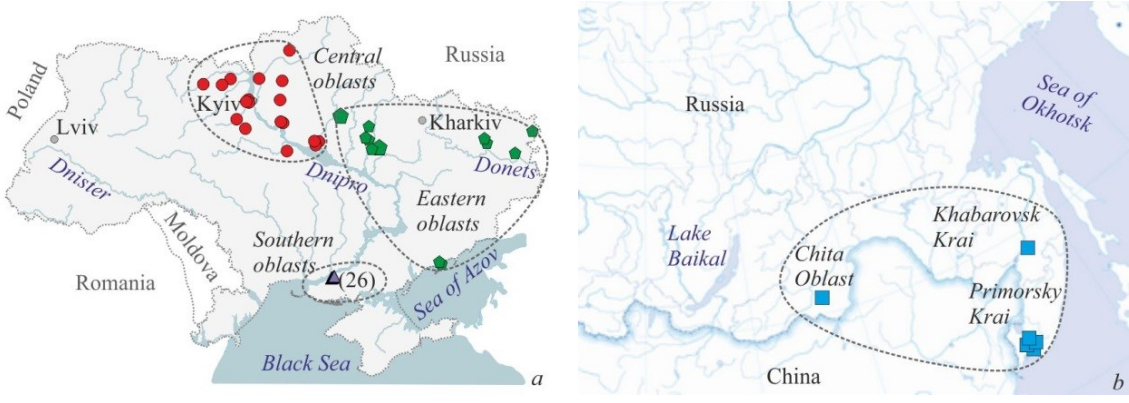


Fig. 1. Places of capture of individuals on the basis of which the samples were formed: from the territory of Ukraine (*a*) and from the Far East (*b*).

Рис. 1. Місця відлову особин на основі яких сформовано вибірки: з території України (*a*) та з Далекого Сходу (*b*).

(3) Southern oblasts of Ukraine (26 specimens): • Kherson Oblast, Black Sea Reserve, 12 specimens in the collection NMNHU-z (1967): No. 1706, 11612, 12423, 12424, 12425, 12426, 12428, 12429, 12430, 12431, 12432 and 16059. 14 specimens in the NMNHU-p collection: No. 6421, 6422, 6423, 6425, 6426 (1960, O. Gizenko); 6411 and 6412 (09.1997, V. Tkach); 6727, 6428 (7.01.1961, S. Mylynskyi); 6429, 6430, 6431 (03.1962, O. Gizenko); 6432 and 6434 (1961, S. Mylynsky).

Native populations:

(4) Far East, Russia (6 specimens): • Khabarovsk Krai, one specimen from the collection NMNHU-z: No. 5273 (22.11.1959, V. Yahontov). • Primorsky Krai, one specimen from the collection NMNHU-z: No. 11075 (05.1987, O. Zykov), and three specimens in the NMNHU-p collection, No. 1186, 1187 and 1988 (Primorsky Krai, 1930s, M. Shcherbyna). • Chita Oblast: one specimen from the ZMKU collection, No. 7478 (05.1988, no data on the collector).

In total, 19 craniometrical characters were analysed [Zagorodniuk 2012]:

CBL—condylobasal length; CRH—cranial height; CRB—braincase width; ZYG—zygomatic width; IOR—interorbital width; POR—postorbital width; FIL—incisive foramina length; BUL—auditory bulla length; BUB—auditory bulla width; JUG—jugular width; BOC—occipital width, ROH—rostral height; DCM—upper canine–molar length; DMM—greatest palatal width; DIA—diastema length; MAL—mandible length; MAH—mandible height; dim—lower toothrow length; dcm—lower canine–molar length.

To compare the size of the skulls of the common raccoon dog from the territory of Ukraine with the results of studies from other countries [Haidaka *et al*. 1998; Jurgelenas & Daugnora, 2005; Kim *et al*. 2012; Korablev & Szuma 2014], we calculated the average values of individual craniometric traits based on the samples of animals captured in Ukraine. Average values for males, females and average values for all individuals are presented.

Basic descriptive statistics were calculated, including minimum (min), maximum (max), and mean (M) values, standard deviation (SD), and coefficient of variation (CV), for each of the three geographic samples. The Shapiro–Wilk test was applied to analyse the distribution of the datasets; the null hypothesis was rejected at a significance level of $p < 0.05$. Therefore, only the characters CRB, IOR, POR, BUL, OOC, FIL, and MAH were used in the subsequent analysis.

The equality of means of the samples was tested by MANOVA; uncorrected p-values were considered for the acceptance or rejection of the null hypothesis. The variation of linear characters was also analysed by multivariate ordination methods (principal component analysis, PCA and canonical variate analysis, CVA). All calculations were carried out in PAST 4.16c [Hammer *et al*. 2001].

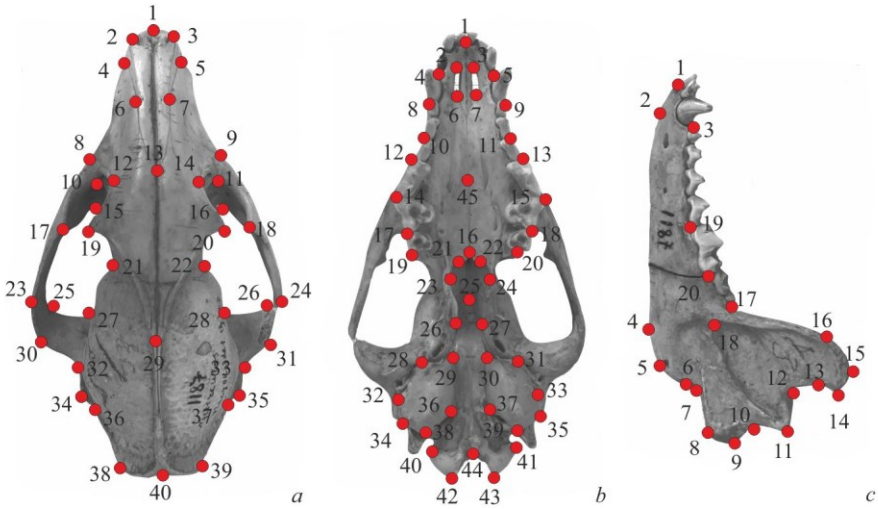


Fig. 2. Landmarks on the dorsal (*a*) and ventral (*b*) surfaces of the skull and on the buccal surface of the left mandible (*c*) used in geometric morphometrics analysis.

Рис. 2. Орієнтири на дорсальній (*a*) та вентральній (*b*) поверхні черепа та на щічній поверхні лівої нижньої щелепи (*c*), аналізовані методами геометричної морфометрії.

Variations in skull shape were analysed using geometric morphometry [Klingenberg & McIntyre 1998]. For each sample, three sets of landmarks were selected (Fig. 2) on the dorsal (40 landmarks) and ventral (45 landmarks) surfaces of the skull and on the buccal surface of the left mandible (20 landmarks).

On the dorsal surface, landmarks 1–7 and 13 describe the shape of the nasal bones, landmarks 6–11, 17, 18, 23–28 and 30–33 describe the shape of the zygomatic bones, landmarks 12, 14–16 and 19–22 describe the shape of the interorbital and postorbital zones, landmarks 29 shows the growth of sutures on the neurocranium, 34–37 describe the width of the neurocranium, and 38–40 describe the extreme and middle points of the occipital bones.

On the ventral surface, point 1 shows the midpoint at the base of the anterior teeth of the maxilla, points 2, 3, 6, and 7—the incisive foramina, 4, 5, 8, and 9—the canines, 10–15 and 17–20—points between the teeth of the maxilla, 16 and 21–27—the opening and sutures of the sphenoid bone, 28–39—the extreme points of the left and right auditory bulla, 40–44—points on the occipital bones, 45—point on the suture in the middle part of the palatine bone.

On the buccal side of the left mandible, points 1–6, 19, and 20 are the points at the ramus of the mandible, 7–10 are the points describing the shape of the angular process, 10–12 are the articular process, 12–17 are the coronal process.

The software tpsUtil32 and tpsDig232 were used to generate the corresponding landmark datasets based on the digital images of skulls. The analysis of skull shape variation was carried out in MorphoJ [Klingenberg 2011]. Due to the incompleteness of some specimens (lack of mandible), 54 specimens were included in the morphological analysis of the buccal side of the left jaw in MorphoJ.

Shape variation of the common raccoon dog skulls were analysed using principal component analysis (PCA) and canonical variate analysis (CVA) in MorphoJ. The first three principal components were retained for detailed analysis. Differences between samples from different regions were tested using the non-parametric multivariate analysis of variance (PERMANOVA) of Anderson [2001] with Euclidean distances between scores on the retained principal components, using 9999 replicates in PAST 4.16c [Hammer *et al*. 2001]. Uncorrected p-values were considered for the acceptance or rejection of the null hypotheses.

Results

Linear morphometrics

According to the results of the analysis of linear morphometry based on 19 craniological features, all four samples (three from the territory of Ukraine and one from the Far East) have quite similar sizes (Table 1). The sample based on samples from the native area (the Far East) is characterised by larger skull sizes and most of their structures compared to the samples from the territory of Ukraine. Among the three samples from the territory of Ukraine, the samples from the central and northern oblasts are smaller, while the samples from the eastern and southern oblasts do not differ significantly from each other.

The highest coefficients of variation (CV) were observed for the zygomatic width (ZYG) and interorbital width (IOR) in the sample from the central oblasts of Ukraine, the width of the auditory bulla (BUB) and jugular width (JUG) in the central and southern oblasts, and the length of the incisive foramina (FIL) in most samples. However, the differences between the analysed samples are statistically insignificant ($p > 0.05$).

The principal component analysis (PCA) of the craniometric characters of the common raccoon dog showed that the first three components describe 81.8% of the total variance, of which PC1 describes 53.0% (Table 2). All the traits in PC1 have a positive score. The highest loadings are for MAH, CRB and IOR, which describe the mandibular height, the width of the brain capsule and the interorbital space.

The relatively high values observed for BUL and OOC are associated with the overall cranial dimensions. In the space of PC1 and PC2 (Fig. 3*a*), all samples show considerable overlap.

Table 1. Results of measurements of *Nyctereutes procyonoides* skulls in three samples from the territory of Ukraine and one sample from Far East

Таблиця 1. Результати вимірів черепів *Nyctereutes procyonoides* із трьох вибірок із території України та однієї вибірки з Далекого Сходу

Characters	Central oblasts, n = 18		Eastern oblasts, n = 12		Southern oblasts, n = 26		Far East, n = 6	
	min–max M ± SD	CV	min–max M ± SD	CV	min–max M ± SD	CV	min–max M ± SD	CV
CBL	96.2–125.0 116.3 ± 6.6	5.7	97.6–128.0 118.7 ± 8.3	7.0	113.5–130 121.0 ± 3.7	3.1	113,3–127.7 121.6 ± 4.9	4.0
ZYG	36.6–74.1 63.9 ± 8.3	13.1	61.7–75 68.7 ± 3.5	5.1	60.1–73.3 66.6 ± 2.9	4.3	66.7–79.1 71.0 ± 4.4	6.2
CRB	39.2–45.2 42.0 ± 1.9	4.6	36.0–46.5 43.5 ± 2.8	6.5	39.0–46.0 42.7 ± 1.5	3.6	41.4–46.2 44.7 ± 1.7	3.8
CRH	41.0–49.0 44.0 ± 2.2	5.1	38.0–46.2 44.2 ± 2.3	5.2	34.0–49.5 44.6 ± 2.9	6.6	42.9–48.0 45.0 ± 2.0	4.5
IOR	17.4–26.0 21.9 ± 2.5	11.2	21.7–25.3 23.3 ± 1.2	5.3	20.4–26.8 22.8 ± 1.6	6.9	21.1–26.8 23.3 ± 2.0	8.4
POR	18.0–23.0 20.1 ± 1.2	6.0	18.0–22.9 20.6 ± 1.4	6.8	17.0–22.1 19.8 ± 1.3	6.7	18.4–22.0 20.5 ± 1.4	7.0
BUL	15.0–22.0 19.5 ± 1.8	9.4	15.8–20.7 19.2 ± 1.4	7.4	17.8–23.0 20.5 ± 1.3	6.4	19.2–21.5 20.2 ± 0.9	4.4
BUB	12.0–18.7 14.7 ± 2.1	14.0	11.7–16.0 14.0 ± 1.2	8.4	12.3–19.9 14.5 ± 1.9	13.2	14.0–16.0 15.0 ± 0.7	4.5
JUG	9.2–12.8 11.2 ± 1.2	10.6	10.0–13.0 11.7 ± 1.0	8.9	9.9–18.1 11.7 ± 1.7	14.3	11.1–13.0 11.7 ± 0.7	6.2
BOC	18.5–26 22.5 ± 1.7	7.6	19.8–25.0 23.0 ± 1.7	7.5	20.5–24.8 23.4 ± 1.1	4.5	21.2–25.7 23.9 ± 1.6	6.6
ROH	28.8–36.1 32.8 ± 1.9	5.8	28.5–36.2 33.9 ± 2.0	6.0	30.8–35.0 33.6 ± 1.2	3.5	33–37.2 34.7 ± 1.7	4.8
DCM	38.6–47.0 44.1 ± 2.5	5.7	37.3–52.0 44.7 ± 3.8	8.4	15.1–47.2 42.7 ± 7.5	17.5	44.8–47.1 46.1 ± 0.8	1.8
DIM	49.2–59.4 55.1 ± 3.0	5.5	45.7–63.1 56.6 ± 4.5	7.9	44.0–59.7 56.4 ± 3.6	6.4	57.9–61.2 59.2 ± 1.3	2.2
DMM	32.4–48.9 36.3 ± 3.6	9.9	31.1–38.0 35.8 ± 2.3	6.4	32.4–38.8 36.3 ± 1.6	4.5	35.3–38.8 36.8 ± 1.5	4.1
FIL	5.1–8.3 6.9 ± 0.7	10.6	6.8–8.8 7.5 ± 0.6	7.4	6.0–8.9 7.2 ± 0.7	9.5	6.1–8.8 7.8 ± 1.0	13.4
MAL	76.0–95.4 88.9 ± 5.2	5.9	85.0–97.2 92.1 ± 4.4	4.8	86.2–97.4 92.2 ± 2.7	2.9	90.0–101.0 93.6 ± 4.0	4.3
MAH	38.0–53.0 46.1 ± 3.6	7.7	43.2–55.0 48.8 ± 3.4	6.9	44.2–51.2 47.6 ± 2.0	4.2	48.1–55.2 51.2 ± 2.9	5.7
dcm	44.6–54.5 50.3 ± 2.9	5.7	47.0–55.1 52.0 ± 2.7	5.2	39.0–56.2 53.0 ± 3.7	6.9	51.0–57.8 54.1 ± 2.4	4.4
dim	48.2–59.6 55.4 ± 2.9	5.3	51.9–60.8 56.9 ± 2.9	5.1	45.3–60.0 56.5 ± 3.4	6.0	55.8–62.4 59.0 ± 2.3	3.8

Table 2. Factor loadings of the linear craniometrical characters on the first three principal components

Таблиця 2. Факторні навантаження лінійних краніометричних ознак на перші три головні компоненти

Character	PC 1	PC 2	PC 3
CRB	0.4016	0.5775	-0.2803
IOR	0.3810	0.0493	0.6819
POR	0.1374	0.0524	0.6084
BUL	0.2206	0.4441	-0.1220
OOC	0.2398	0.3494	-0.0124
FIL	0.0749	-0.0171	-0.0376
MAH	0.7501	-0.5845	-0.2640
Variance, %	59.565	14.801	10.827

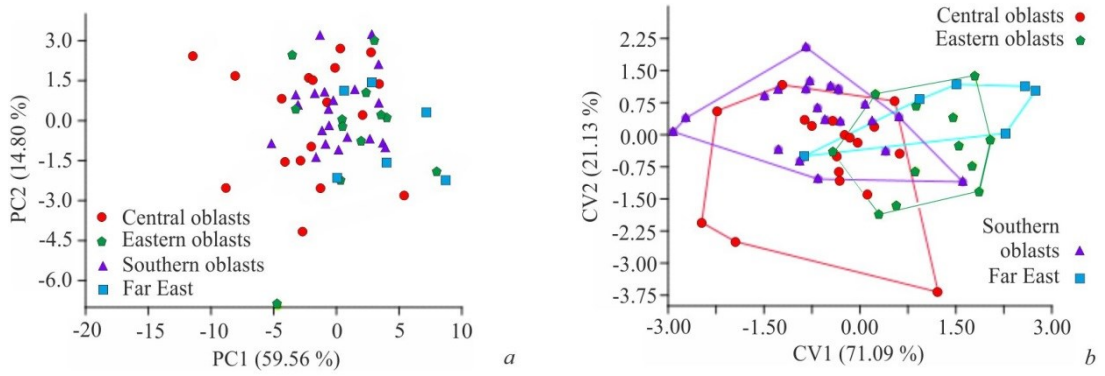


Fig. 3. The distribution samples in the space of the first two principal components (*a*) and canonical variates (*b*) based on linear craniometrical characters.

Рис. 3. Розподіл вибірок у просторі перших двох головних компонент (*a*) та канонічних змінних (*b*) за лінійними краніометричними ознаками.

However, the sample from the Far East distinctly shifts toward extreme positive values in PC1. The analysis of canonical variables (Fig. 3*b*) indicates that the samples differ significantly along CV1: the sample from the Far East and eastern Ukraine aligns closely with the extreme negative values of CV1, while the samples from southern and central Ukraine predominantly occupy the range of positive values.

The sample from the east of Ukraine (a sample from the working collection of I. Zagorodniuk) took the most negative values for PC2, separating from the total set of samples due to its smaller size (Fig. 3 *a*). Similarly, specimens No. 6413, 6415, 6435 have negative values for CV2, which also deviate from the general cloud of specimens (Fig. 3 *b*) due to their small size, in particular the size of the postorbital constriction (POR).

We analysed the size of skulls from introduced populations and the native range according to the traits characterising the length and width of the skull and mandible (Table 3). There are some differences between the populations, such as the small size of skulls from the Kagoshima Prefecture in Japan [Haidaka *et al*. 1998]. In general, the size of skulls in introduced populations often tends to be larger than in native populations. Animal size is influenced by factors that may be local in nature, as skull size can vary even within a single small administrative unit (Tver Oblast, Russia).

It can be assumed that factors such as the founder effect, food availability, or interspecific competition have an impact on animal size. As an example, researchers cite a high proportion of skull injuries in eastern Poland, which are likely to be the result of intra- and interspecific competition [Korablev & Szuma 2014] and the cause of smaller animal sizes in this population.

Geometric morphometrics

The analysis by methods of geometric morphometrics in the MorfoJ software package was carried out for the dorsal and ventral surfaces of the skulls and for the lateral side of the mandible. According to the results of the analysis of the dorsal surface of the skull, 71.4% of variance is described by the first 6 components, where PC1 accounts for 25.8% and PC2 for 16.8% (Fig. 4; 5a).

The highest positive values for PC1 were recorded for coordinates y19, y21, describing postorbital narrowing and coordinates x32, x33, x34, x35, describing the elongation of the brain capsule. The most negative values are at point x29, which describes the junction of the sutures on the brain capsule, as well as at coordinates x15, x16, y19, x19, y20, x20, which describe the orbital narrowing. Such signs most often describe the degree of skull development and are related to the age of the animal. In PC2, the most negative values were found at coordinates y19, x19, y20, x20, x22, x21, describing the expansion of the interorbital part of the skull, and the most positive values were found at points x1, x2, x3, x4, x5, x6, x7, describing the elongation of the nasal bones.

Table 3. Mean values (mm) of craniometrical characters of common raccoon dog from different countries and regions
Таблиця 3. Середні значення (мм) краніометричних ознак єнота уссурійського із різних країн і регіонів

Region	Sex	n	CBL	ZYG	POR	CRH	MAL	MAH	References
Introduced population									
Ukraine	♂	16	120.9	67.5	20.1	44.6	91.4	48.3	this study
	♀	16	118.6	63.8	20.0	44.5	91.0	46.8	
	total	51	119.7	66.4	20.1	44.6	91.2	47.5	
Lithuania	♂	10	120.2	67.9	20.8	—	90.6	38.9	Jurgelenas & Daugnora, 2005
	♀	5	122.8	69.2	21.3	—	88.8	38.5	
	total	15	121.5	68.5	21.0	—	89.7	38.7	
East Poland*	♂	33	118.3	68.1	—	—	87.4	50.5	Korablev & Szuma, 2014
	♀	31	117.6	66.5	—	—	86.3	49.5	
	total	82	*117.9*	*67.3*	—	—	*86.8*	*50.1*	
Northest Tver*	♂	40	121.7	69.3	—	—	89.3	50.9	Korablev & Szuma, 2014
	♀	41	121.0	68.3	—	—	88.6	50.0	
	total	81	*121.3*	*68.8*	—	—	*88.9*	*50.4*	
West Tver*	♂	59	120.8	68.5	—	—	88.7	50.9	Korablev & Szuma, 2014
	♀	51	119.9	68.4	—	—	87.6	50.5	
	total	110	*120.3*	*68.4*	—	—	*88.1*	*50.7*	
Central Tver*	♂	18	119.5	68.0	—	—	88.9	50.5	Korablev & Szuma, 2014
	♀	33	117.0	66.8	—	—	86.1	48.4	
	total	51	*118.2*	*67.4*	—	—	*87.5*	*49.4*	
South Vologda*	♂	13	120.5	69.7	—	—	90.1	51.1	Korablev & Szuma, 2014
	♀	13	117.6	67.0	—	—	86.5	50.0	
	total	26	*119.0*	*68.3*	—	—	*88.3*	*50.5*	
Native populations									
Amur*	♂	83	118.6	67.8	—	—	66.7	48.6	Korablev & Szuma, 2014
	♀	74	116.9	66.2	—	—	65.5	47.6	
	total	157	*117.7*	*67.0*	—	—	*66.1*	*48.1*	
Japan, Kagoshima Prefecture	♂	35	106.7	60.6	—	—	82.7	41.8	Haidaka *et al*. 1998
	♀	45	105.6	59.1	—	—	81.1	41.3	
	total	80	106.1	59.8	—	—	81.9	41.5	
South Korea	♂	37	118.7	67.0	—	43.7	86.6	46.8	Kim *et al*. 2012
	♀	26	119.5	66.3	—	43.5	87.3	47.1	
	total	63	119.1	66.6	—	43.6	86.9	46.9	
Khabarovsk*	♂	10	119.8	67.8	—	—	86.7	49.0	Korablev & Szuma, 2014
	♀	9	118.5	66.5	—	—	87.9	49.2	
	total	19	*119.1*	*67.1*	—	—	*87.3*	*49.1*	

*Note: italics indicate the average values calculated by the author of this study on the basis of data from the source indicated in the table.

In the space of the first two principal components, the samples largely overlap, but a large number of specimens from the central oblasts have higher values than PC2 (Fig. 5 *a*).

The analysis of canonical variates (Fig. 5 *b*) shows that each sample forms a separate cloud of points in the space of CV1 and CV2, but there is an overlap between samples from the east and south of Ukraine. The sample from the Far East is the most distant from the three Ukrainian samples, with negative values on CV1. In general, samples from the Far East were more likely to have wider and more elongated nasal bones, and an elongated and smaller braincase.

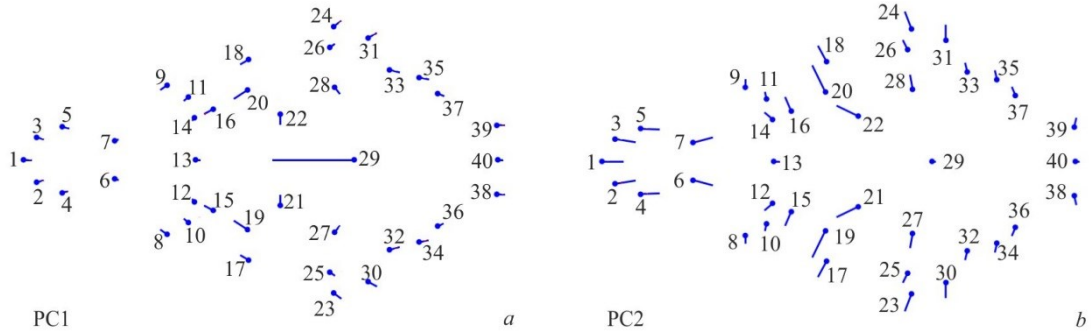


Fig 4. Variation of the shape of the dorsal surface of the skull along PC1 (*a*) and PC2 (*b*).

Рис 4. Зміни форми дорсальної поверхні черепа за ГК1 (*a*) та ГК2 (*b*).

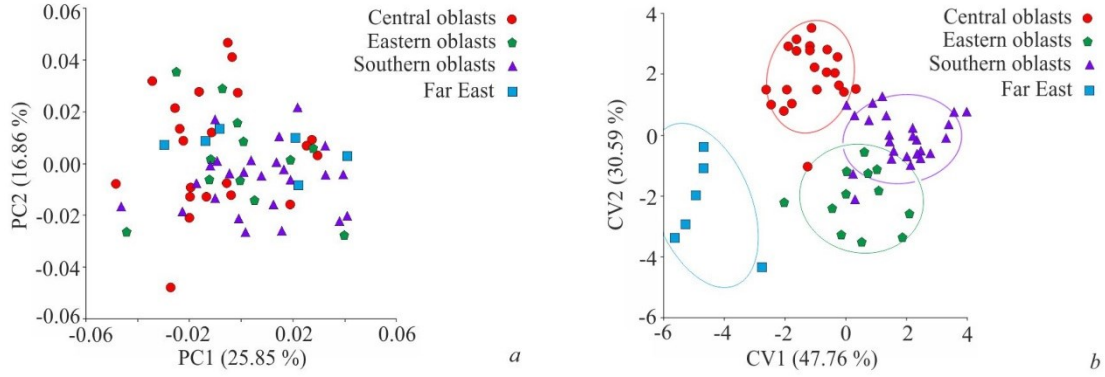


Fig. 5. Distribution of common raccoon dog specimens from different regions of Ukraine according to the shape of the dorsal surface of the skull: (*a*) in the space of the first two principal components; (*b*) in the space of the first two canonical variates.

Рис. 5. Розподіл зразків єнота уссурійського із різних регіонів України за формою дорсальної поверхні черепа: (*a*) у просторі перших двох головних компонент; (*б*) у просторі перших двох канонічних змінних.

The analysis of the ventral surface of the skull showed that 72.0 % of variance is described by the first seven principal components, where PC1 describes 22.01 % and PC2 describes 15.90 % (Fig. 6 *a*; 7). The most positive values on PC1 were recorded for coordinates x21, x22, x17, x18, x23, x24, which characterise the position of the carnassial and the sphenoid bone, the most positive values were recorded for coordinates x1, x2, x3, x4, x5, x6, x7, which characterise the position of the anterior teeth and incisive foramina. Thus, PC1 is more characterised by elongation of the upper jaw and narrowing of the skull structures in the area of the auditory bulla and at the attachment point of the atlas. On PC2, the most positive values were recorded for coordinates x25, x21, x22, x16, x23, x24, x26, x27, which characterise the position of the sphenoid bone. The most negative values have the coordinates x14, x15, x17, x18, x19, x20, which characterise the position of the jaw in the area of the carnassial, which generally describes the elongation of the skull in the area of the sphenoid bone and the molars.

The analysis of the canonical variates (Fig. 6 *b*) shows differences between the three samples of materials from Ukraine, but at the same time, the sample from the Far East overlaps with the sample from the central oblasts, which, in turn, overlaps with the sample from the south of Ukraine in the direction of negative values along CV2, where the sample from the eastern oblasts also occupies a position within the negative values. Along CV1, the eastern Ukrainian sample is also located in the negative range; the sample from the south is located in the positive range, while the samples from the central oblasts of Ukraine and Far East regions occupy the middle range between the east and

south of Ukraine. Thus, among the specimens from the east of Ukraine, the maxilla was more often longer, but the structures of the braincase were located closer to its base, while the rest of the samples had the opposite shape: the rostral part was narrower and located closer to the braincase, and the structures of the braincase were located closer to its lateral borders.

The position of the sample from the Far East along CV2 confirms the direction of shape described for the dorsal surface of this sample: they had a wider braincase, while the auditory bulla and occipital bones were not as elongated as in the other samples. The rostral part of the skull was closer to the braincase, and the anterior part of the upper jaw was wider than in the other samples.

The analysis of differences between the samples based on the buccal side of the left mandible demonstrated that 75.6% of variance was explained by the first four principal components, with PC1 accounting for 42.1% and PC2 for 19.7% (Fig. 8 *a*).

The most positive values on PC1 (Fig. 9 *a*) were recorded for coordinates x9, y14, y16, y15, x2, x1, while the most negative for coordinates y7, y14, y6, y16, y15, y8, which characterise the position of the angular and coronal processes and their deviation from the articular process, as well as an increase or decrease in the angle between the mandibular ramus and the coronal process.

On PC2 (Fig. 9 *b*), the most positive values were recorded for y1, y3, x8, y2, x4, x5. The most positive values had the points x1, x2, x14, y16, x16, x15. This principal component describes the length of the mandibular ramus and the height of the coronal process.

In the space of canonical variates (Fig. 7 *b*), the sample from the native range of the species is the most distant from the other samples, having the most positive values on CV2 and the most negative values on CV1. Differences between samples from the territory of Ukraine are more noticeable only along CV2. Thus, specimens from the Far East (with greater expression) and eastern Ukraine more often had coronal, articular, and angular processes closer to each other, and were characterised by a more elongated mandibular ramus.

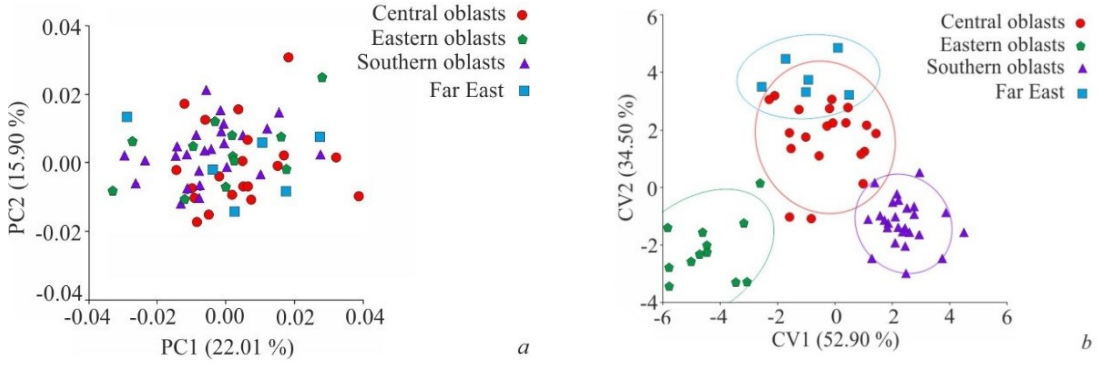


Fig. 6. Distribution of common raccoon dog specimens from different regions of Ukraine according to the shape of the ventral surface of the skull: (*a*) in the space of the first two principal components; (*b*) in the space of the first two canonical variates.

Рис. 6. Розподіл зразків єнота уссурійського з різних регіонів України за формою вентральної поверхні черепа: (*а*) у просторі перших двох головних компонент; (*б*) у просторі перших двох канонічних змінних.

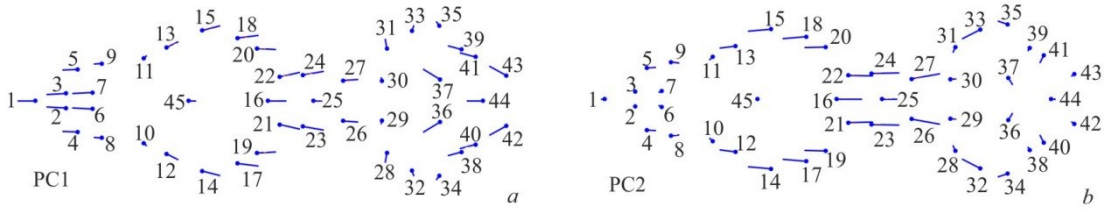


Fig. 7. Variation of the shape of the ventral surface of the skull along PC1 (*a*) and PC2 (*b*).

Рис. 7. Зміни форми вентральної поверхні черепа за ГК1 (*а*) та ГК2 (*б*).

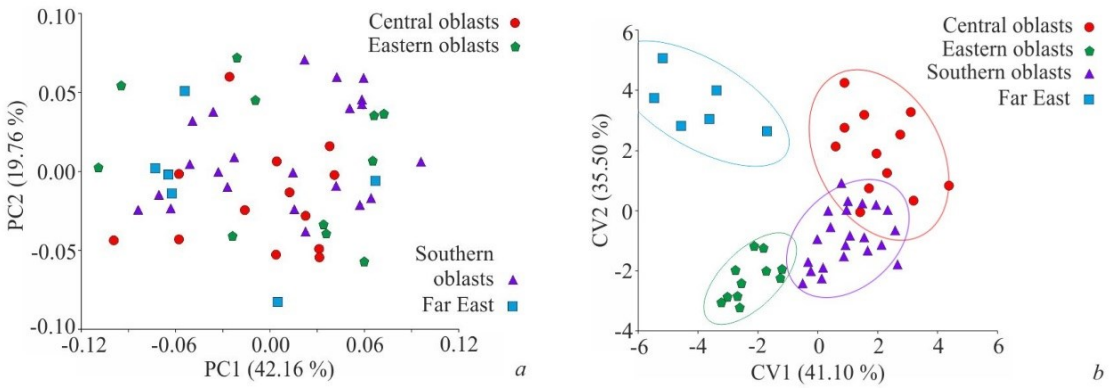


Fig. 8. Distribution of common raccoon dog specimens from different regions of Ukraine according to the shape of the buccal surface of the left mandible: (*a*) in the space of the first two principal components; (*b*) in the space of the first two canonical variates.

Рис. 8. Розподіл зразків єнота уссурійського із різних регіонів України за формою щічної поверхні лівої нижньої щелепи: (*а*) у просторі перших двох головних компонент; (*б*) у просторі перших двох канонічних змінних.

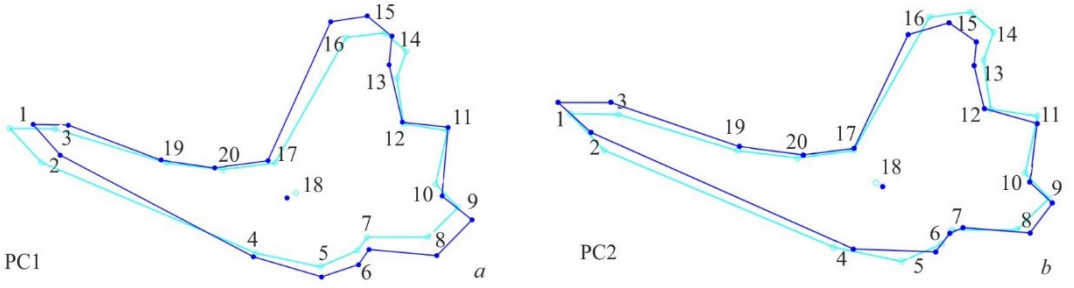


Fig. 9. Variation of the shape of the buccal surface of the left mandible along PC1 (*a*) and PC2 (*b*). The blue lines indicate the starting shape. The light blue lines show the direction and magnitude of shape changes between the baseline and the altered configuration.

Рис. 9. Зміни форми щічної поверхні лівої нижньої щелепи за ГК1 (*а*) та ГК2 (*б*). Сині лінії позначають вихідну форму. Блакитні лінії вказують напрямок і величину змін форми між базовою та зміненою конфігурацією.

Specimens from eastern and southern Ukraine differ from those from central Ukraine and the Far East in the height of the coronoid and angular processes: specimens from eastern and southern Ukraine show a larger angle, while specimens from central Ukraine and the Far East have larger coronoid and angular processes, often with the coronoid rounded in relation to the joint (Fig. 10).

Such changes in shape can often be explained by age-related variability, but in the material studied, these differences are observed between specimens of the same age group, which are also similar in size but come from different populations (Kherson Oblast, Ukraine and the Far East).

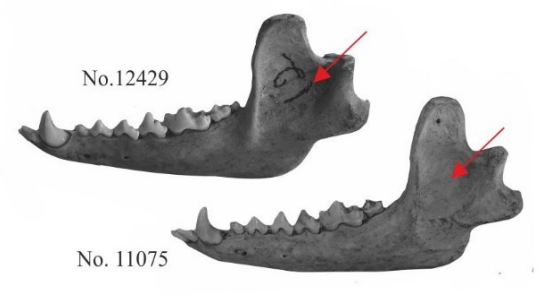


Fig. 10. Differences in the shape of the buccal surface of the left lower jaw as exemplified by the sample from the Kherson region (No. 12429) and the Primorsky Krai (No. 11075). Arrows indicate the part of the jaw that, in most cases, demonstrates differences between the samples.

Рис. 10. Відмінності форми щічної поверхні лівої нижньої щелепи на прикладі зразка з Херсонської області (№ 12429) та Приморського краю (№ 11075). Стрілками показано частину щелепи яка в більшості випадків демонструє відмінності між зразками.

Samples from the central part of Ukraine and its southern regions differ from each other to the least extent, but at the same time, the largest significant differences were recorded between Ukrainian samples and the sample from the native range of the common raccoon dog (Table 4).

Discussion

The natural conditions in the areas of introduction are quite diverse, which has led to differences in animal size in different areas of the European part of the common raccoon dog's range. Animal sizes are larger in the north of the European range and smaller in the south, and the size of animals depends on natural conditions, in particular the availability of food resources and interspecific competition.

Since most of skulls of the common raccoon dog were collected in the first half to mid-twentieth century, we can say that in the first decades after the formation of the Ukrainian population, the animals acquired certain adaptive features in the shape of the skull, primarily in those structures responsible for feeding.

Thus, the most significant differences between the Ukrainian population and the specimens from the native range of the species were recorded in the shape of the mandible, which in the Far Eastern population is characterised by a larger mandibular ramus area, smaller areas of the coronal, articular, and angular processes. The coronal process has an inclination towards the articular process, but this feature was more pronounced in the eastern Ukrainian sample.

The morphological similarity of the eastern Ukrainian sample to the native population in the Far East can be explained by the fact that eastern Ukraine was the area of initial introduction in 1928–1936. After that, the range of the common raccoon dog expanded to other regions of Ukraine, in particular through introduction in the regions of Ukraine and expansion to European countries [Kolosov & Lavrov 1968], which could have contributed to changes in their morphology due to the founder effect and the influence of natural conditions in new habitats and interspecific competition.

Linear morphometric analysis revealed differences in skull size between the three Ukrainian samples and the sample from the Far East, where the Ukrainian samples are characterised by smaller skull sizes. Animal size is influenced by environmental conditions, feeding, and interspecific competition. A review of data from different remote areas of the common raccoon dog's range showed that, in general, skulls in introduced populations were more likely to be larger than in the native range.

Table 4. Mahalanobis distances (D_M) between the samples and uncorrected p-values of pair-wise one-way PERMANOVA based on PC scores

Таблиця 4. Відстані Махаланобіса (D_M) між вибірками та некореговані p-значення попарного однофакторного PERMANOVA на основі навантажень на ГК

Group	Samples	Central oblasts	Eastern oblasts	Southern oblasts	Far East
Dorsal (F = 1.8867 p = 0.0084)	Central oblasts	—	4.6664	4.0055	5.9977
	Eastern oblasts	0.3196	—	4.0920	6.5994
	Southern oblasts	**0.0017**	0.0792	—	6.9085
	Far East	0.2339	0.5625	0.0989	—
Ventral (F = 1.7984 p = 0.0073)	Central oblasts	—	6.0117	4.4086	4.7632
	Eastern oblasts	0.1062	—	6.9723	7.8388
	Southern oblasts	**0.0049**	**0.0065**	—	6.6029
	Far East	0.8645	0.2155	**0.0488**	—
Mandible (F = 1.2915 p = 0.1999)	Central oblasts	—	5.9568	4.3513	6.9568
	Eastern oblasts	0.4351	—	4.7818	6.7995
	Southern oblasts	0.0909	0.5327	—	6.7108
	Far East	0.3972	0.3840	0.0830	—

Note: $p < 0.05$ are given in bold.

Based on the results of the analysis of linear and geometric morphometrics, it can be concluded that the skulls of animals from the introduced population of the species in Ukraine and the native population in the Far East have significant differences that are reflected in the overall dimensions of the skull (length, width of the skull and its structures), and the most significant are differences in the shape of the mandible.

Conclusions

Based on the morphological study of common raccoon dog skulls from Ukraine and the Far East, the following conclusions can be drawn:

1. The animals from the Ukrainian population exhibit morphological differences from the Far Eastern (native) population in terms of skull size and shape. The most significant differences are observed in the structures of the skull associated with feeding functions.

2. Skulls from the Far Eastern population are generally larger compared to those from the Ukrainian population. They have longer and wider nasal bones, elongated brain capsule, extended mandibular ramus, and smaller area of the coronoid, articular, and angular processes. Additionally, skulls from the Far Eastern population and eastern Ukraine more often feature a coronoid process tilted toward the articular process.

3. The combination of traditional and geometric morphometric approach allowed for a detailed analysis of differences between introduced and native populations of the common raccoon dog. Geometric morphometrics revealed the most significant shape differences between the Ukrainian and Far Eastern populations.

Acknowledgements

The author sincerely thanks Y. M. Ulyura (National Museum of Natural History, Kyiv) and Z. V. Rozora (Zoological Museum of Taras Shevchenko National University of Kyiv) for their guidance and assistance in searching for collection specimens, and D. V. Ivanov (National Museum of Natural History, Kyiv) for providing materials from the Department of Palaeontology, consultations, and copies of scientific works. Thank you to the reviewers for their consideration of the manuscript and for the valuable comments that helped to improve the work, Z. Barkaszi for help in mastering the methods of working with MorphoJ software and editing the text, and supervisor I. Zagorodniuk for the idea of the article, methodological and editorial support at all stages of this study.

Declarations

Funding. The study was carried out as part of the research project supported by the National Museum of Natural History, NAS of Ukraine (No. 0124U000572) and as part of DL's doctoral thesis titled 'Introduced mammal species in the river basins of left-bank Ukraine: morphological variability and chorological analysis.'

Conflict of interests. The author has no conflicts of interest to declare that are relevant to the content of this article.

Handling of materials. Collection specimens were handled according to the regulations of the respective housing institutions.

References

Anderson, M. J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, **26**: 32–46. CrossRef

Ansorge, H., M. Ranyuk, K. Kauhala, R. Kowalczyk, N. Stier. 2009. Raccoon dog, Nyctereutes procyonoides, populations in the area of origin and in colonised regions — the epigenetic variability of an immigrant. *Annales Zoologici Fennici*, **46**: 51–62. CrossRef

Asahara, M. 2013. Shape variation in the skull and lower carnassial in a wild population of raccoon dog (Nyctereutes procyonoides). *Zoological Science*, **30** (3): 205–210. CrossRef

Asahara, M. 2014*a*. Shape variation in the skull within and between wild populations of the raccoon dog (Nyctereutes procyonoides) in Japan. *Mammal Study,* **39**: 105–113. CrossRef

Asahara, M. 2014*b*. Evolution of relative lower molar sizes among local populations of the raccoon dog (Nyctereutes procyonoides) in Japan. *Mammal Study,* **39**: 181–184. CrossRef

Haba, C., T. Oshida, M. Sasaki, H. Endo, H. Ichikawa, Y. Masuda. 2008. Morphological variation of the Japanese raccoon dog: implications for geographical isolation and environmental adaptation. *Journal of Zoology*, **274** (3): 239–247. CrossRef

Hammer, Ø., D. A. T. Harper, P. D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, **4** (1): a04.

Hidaka, S., M. Matsumoto, H. Hiji, S. Ohsako, H. Nishinakagawa. 1998. Morphology and morphometry of skulls of raccoon dogs, Nyctereutes procyonoides and badgers, Meles

meles. *Journal of Veterinary Medical Science*, **60** (2): 161–167. CrossRef

Jurgelėnas, E., L. Daugnora. 2005. Osteometrical analysis of skulls in red foxes and raccoon dogs. *Veterinarija ir zootechnika*, **32** (54): 11–15 [Lithuanian]

Kauchala, K., E. Helle. 1990. Age determination of the raccoon dog in Finland. *Acta Theriologica*, **35** (3–4): 321–329. CrossRef

Kim, S. I., S. Suzuki, G. Oh, D. Koyabu, T. Oshida, H. Lee, [et al.]. 2012. Sexual dimorphism of craniodental morphology in the raccoon dog Nyctereutes procyonoides from South Korea. *Journal of Veterinary Medical Science*, **74** (12): 1609–1616. CrossRef

Kim, S. I., T. Oshida, H. Lee, M. S. Min, G. Kimura. 2015. Evolutionary and biogeographical implications of variation in skull morphology of raccoon dogs (Nyctereutes procyonoides, Mammalia: Carnivora). *Biological Journal of the Linnean Society*, **116**: 856–872. CrossRef

Klingenberg, C. P., G. S. McIntyre. 1998. Geometric morphometrics of developmental instability: Analyzing patterns of fluctuating asymmetry with procrustes methods. *Evolution*, **52** (5): 1363–1375. CrossRef

Klingenberg, C. P. 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*, **11**: 353–357. CrossRef

Kolosov, A. M., N. P. Lavrov. 1968. *Enrichment of the Commercial Fauna of the USSR.* Publishing 'Forest industry'. Moskva, 1–256. [In Russian]

Korablev, N. P., E. Szuma. 2014. Variability of native and invasive raccoon dogs' Nyctereutes procyonoides populations: looking at translocation from a morphological point of view. *Acta Theriologica*, **59**: 61–79. CrossRef

Korablev, N. P., M. P. Korablev, P. N. Korablev. 2012. Craniometrical variability of raccoon dog — Nyctereutes procyonoides Gray (Carnivora, Canidae) in Tver Region: from reintroducents to modern populations. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists*, **117**(1): 15–25. [Russian]

Korablev, N. P., E. Szuma, P. N. Korablev, A. V. Zinoviev. 2017. Dental polymorphism of the raccoon dog in indigenous and invasive populations: internal and external causation. *Mammal Research,* **62**: 163–177. CrossRef

Korablev, N. P., P. N. Korablev, M. P. Korablev. 2018. *Microevolutionary Processes in Populations of Introduced Species: Eurasian Beaver, Common Raccoon Dog, American Mink.* KMK, Moskva, 1–402. [Russian]

Lazariev, D., Z. Barkaszi. 2023. Craniological analysis of the muskrat (Ondatra zibethicus) from different river basins of Ukraine. *Theriologia Ukrainica*, **26**: 71–86. CrossRef

Lazariev, D. 2024. Craniology of Neogale vison in areas of introduction: analysis of samples from Ukraine. *Theriologia Ukrainica*, **27**: 36–47. CrossRef

Nowicki, W., W. Brudnicki, B. Skoczylas. 2011. Studies of interdependences between characteristics in raccoon dog (Nyctereutes procyonoides Gray). *Electronic Journal of Polish Agricultural Universities*, **14** (2): art17.

Zagorodniuk, I., D. Lazariev. 2024. Dynamics of distribution of introduced mammals in Ukraine and factors influencing them. *Biosystems Diversity*, **32** (4): (in press). CrossRef

Theriologia Ukrainica, **28**: 69–83 (2024)
p-ISSN 2616-7379 • e-ISSN 2617-1120
DOI: 10.53452/TU2806

AGE DETERMINATION OF THE WILDCAT (*FELIS SILVESTRIS*): A CASE STUDY OF A SAMPLE FROM THE NORTH-WESTERN BLACK SEA REGION (UKRAINE)

Yuri Oleinik

Key words

Felis silvestris, cementochronology, pulp cavity width, cranial sutures, canine morphometry

doi

http://doi.org/10.53452/TU2806

Article info

submitted 11.12.2024
revised 18.12.2024
accepted 30.12.2024

Language

English, Ukrainian summary

Abstract

In recent decades, the wildcat (*Felis silvestris*) population has been increasing along the eastern edge of its range in Ukraine, associated with the recolonisation of territories previously inhabited by the species. An essential aspect of analysing this process is studying population dynamics, including sex and age structures. Knowing the individual age of animals is a crucial prerequisite for investigating many aspects of their life cycle and population dynamics. This information is particularly important for *Felis silvestris*, a rare species included in international and national lists of protected animals, for the conservation and management of its populations. This necessitates the verification of age determination methods in specific *Felis silvestris* populations, particularly in the south-western regions of Ukraine. To determine the age of wildcats, we employed both traditional, non-invasive methods—such as analysing suture obliteration and dental morphometric characters—and methods requiring partial tooth destruction, such as studying changes in dentin volume and cementum in the root of the canines. Cementochronology was found to be the only method allowing the wildcat population to be divided into seven year classes. Cement deposition primarily occurs at the apical tip of the canine root, allowing the use of only the lower third of the tooth for analysis. This is particularly important when working with collection materials of rare species. In the first year of life (0+), dentin fills no more than 20% of the pulp cavity width. In subsequent year classes, dentin deposition occupies at least 70% of the pulp cavity volume, enabling a clear division of the wildcat population into two groups: young (0+) and older individuals. The distance between the enamel at the neck of the canine and the edge of its alveolus is an effective tool for distinguishing young and adult individuals. The analysis of alveolar recession relative to the neck enamel can be considered a promising method for determining age groups in wildcats, including both deceased and living individuals. The use of basicranial sutures of the skull was found to be less informative: the sutures at the skull base ossify late, while the obliteration between the maxilla and premaxilla in the nasal area is only partially expressed.

Affiliations

Odesa I. I. Mechnikov National University (Odesa, Ukraine)

Correspondence

Yuri Oleinik; Odesa I. I. Mechnikov National University; 2 Dvorianska Street, Odesa, 65082 Ukraine;
Email: oleynikuo@gmail.com;
Orcid: 0000-0001-8737-650X

Cite as

Oleinik, Y. 2024. Age determination of the wildcat (*Felis silvestris*): a case study of a sample from the North-Western Black Sea region (Ukraine). *Theriologia Ukrainica*, **28**: 69–83. [In English, with Ukrainian summary]

© 2024 The Author(s); Published by the National Museum of Natural History, NAS of Ukraine on behalf of *Theriologia Ukrainica*. This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY-SA 4.0), which permits unrestricted reuse, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

Визначення віку кішки лісової (*Felis silvestris*): дослідження вибірки з Північно-західного Причорномор'я (Україна)

Юрій Олійник

Резюме. Останніми десятиліттями спостерігається зростання чисельності лісового кота на східному кордоні його ареалу в Україні, що пов'язано з реколонізацією раніше окупованих ним територій. Важливим елементом аналізу цього процесу є вивчення динаміки популяції, включаючи статево-вікову структуру. Знання індивідуального віку є важливою передумовою для вивчення багатьох аспектів життєвого циклу тварини та її популяцій. Така інформація може мати вирішальне значення, коли це стосується *Felis silvestris*, рідкісного виду, включеного до міжнародних та національних списків тварин, які знаходяться під охороною, про збереження та управління популяціями цього виду. Разом з тим, існує потреба у верифікації методів визначення віку у *Felis silvestris* в конкретних популяціях, зокрема у південно-західних регіонах України. Для визначення віку ми використовували як традиційні, неруйнівні методи — аналіз облітерації швів, морфометричних характеристик зубів, так і ті, що вимагають руйнування частини зуба — аналіз змін обсягу дентину і цементу в кореневій частині іклів. Встановлено, що цементохронологія є єдиним методом, що дозволяє розділити популяцію лісового кота на 7 річних класів. Відкладення цементу в основному на верхівці кореня іклів дозволяє використовувати для аналізу тільки нижню третину зуба, що важливо при роботі з колекційним матеріалом особливо рідкісних видів. У перший рік життя (0+) дентин заповнює не більше ніж на 20% ширини порожнини пульпи. В інших річних класах відкладення дентину в порожнині пульпи кореня ікла займають не менше 70% його об'єму. Це дозволяє розділити популяцію лісового кота на дві вікові групи: молоді (0+) і більш дорослі особини. Відстань між межею емалі в області шиї ікла і краєм його альвеоли є ефективним інструментом для поділу популяції лісового кота на групу молодих і дорослих особин. Аналіз рецесії альвеолярного краю емалі шийки зуба можна розглядати як перспективний метод визначення вікових груп не тільки мертвих, але і живих тварин у лісового кота. Використання швів базікраніальної частини черепу є малоінформативним. Шви основи черепа заживають пізно, а в носовій області облітерація між верхньощелепної і передщелепною кістками виражена лише частково.

Ключові слова: *Felis silvestris*, цементохронологія, ширина порожнини пульпи, шви черепа, морфометрія іклів.

Introduction

In recent decades, an increase in the presence of the wildcat (*Felis silvestris*) has been observed along the eastern edge of its range, in the forest-steppe and steppe regions of Ukraine. This trend is attributed to the recolonisation of territories previously inhabited by the species [Oleinik, 2020; Zagorodniuk *et al*. 2014]. An essential component of analysing this process involves studying the population dynamics of wildcats in these regions, particularly their sex and age structures. While information about an animal's sex is typically obtained during capture or collection, age estimation requires specialised methods. For felids, as with many other carnivorous mammals, age determination has traditionally relied on non-invasive methods. These approaches include analysing elements of the postcranial skeleton [Schmidt *et al.* 2019], monitoring changes in skull size, examining suture obliteration [Anderson & Wiig 1984; Schmidly & Read 1986; Garcia-Perea 1996], and assessing dental characters such as eruption patterns [Schauenberg 1969; Condé & Schauenberg 1978; Smuts *et al.* 1978] and tooth morphology changes [Smuts *et al.* 1978; Stander 1997].

More precise individual age assessments can be achieved by analysing structural changes in the root components of teeth, such as the width of the pulp cavity in canines [Meachen-Samuels & Binder 2010; Stefen 2015] and cementum deposition [Garcia-Perea & Baquero 1999; Nakanishi *et al.* 2009]. However, these methods simultaneously lead to tooth destruction.

Among the latest methods, cementochronology, which analyses annual cementum layers in the roots of teeth, despite a few unresolved issues [Perrone *et al.* 2022], is a widely applied method in carnivorans and is generally recognised as an accurate way to determine age in years [Klevezal &

Kleinenberg 1969; Morris 1972; Grue & Jensen 1979; Johnson *et al.* 1981]. This method has been successfully used in wild species, such as the wildcat (*Felis silvestris*) [Garcia-Perea & Baquero 1999] and *Lynx* [Crowe 1972; Kvam 1983; Zapata *et al.* 1997], as well as domestic cats [Grue & Jensen 1979]. A modification of this method, which simplifies the preparation of the tooth for subsequent analysis and reduces the time required to count annual cementum layers [Roulichová & Anděra 2007], makes it possible to analyse significantly larger volumes of material from different populations of the same species, causing minimal damage compared to the classic version. This is especially important in relation to specimens of rare and small species stored in museum collections.

In some cases, age determination based on tooth structure (e.g. *in vivo*) is performed using complex instrumental methods such as tomography and radiography [Park *et al.* 2014; White & Belant 2016; Schmidt *et al.* 2019].

Combinations of all these methods, as shown by P. Fleming *et al.* [2021] in the example of domestic cats, are applicable for determining the age of deceased cats. At the same time, the degree of informativeness can be related to several factors, including competition, dietary variability, diet characteristics, and growth patterns. In individuals from populations occupying territories with less continental climates, the clarity and uniformity of growth layers in recording structures are less pronounced than in areas with sharply continental climates [Klevezal 1996]. To increase the reliability of age determination methods, it is considered necessary to adapt verification protocols, sometimes even for different populations of the same species [Grue & Jensen 1979].

Thus, the verification of age determination methods of *Felis silvestris* in the south-western regions of Ukraine, primarily focusing on simple, fast methods with minimal destructive impact on the examined specimens, was the main goal of our study.

Materials and Methods

The material for the study included samples from 48 cat specimens collected between 2001 and 2018 in the territory of Odesa Oblast, Ukraine. Among these, 38 specimens were identified as wildcats (*Felis silvestris*) and 10 specimens were classified as *Felis catus* (domestic cats), collected from settlements and adjacent territories. Species identification was based on morphological traits (body size, fur colouration) [Ragni & Possenti 1996; Kitchener *et al*. 2005] and anatomical characteristics (cranial volume, morphometric parameters) [Schauenberg 1969; Daniels *et al.* 1998; Kruger *et al.* 2009], which are considered sufficient to distinguish between domestic and wild cats both in captivity and in the field [Devillard *et al.* 2014]. According to the index expressing the ratio of total skull length to skull volume, specimens with values equal to or less than 2.75 were classified as *Felis silvestris*, while skulls with values greater than 3.0 were classified as *F. catus*. Individuals displaying signs of 'hybridisation' (4 individuals, with indices in the range of 2.75–3.0) were included in the wildcat group. Taking into account that morphologically 'pure' wildcats can, with a certain degree of probability, be genetically classified as 'hybrids' with the domestic form and vice versa [Oliveira *et al.* 2008; Lecis *et al.* 2006], and the impossibility of conducting genetic analysis of the available material, the samples were divided into only two groups: wildcat and domestic cats.

The acquisition of material was non-systematic, and in approximately 30% of cases the collecting site was identified only at the level of the region (e.g. Odesa Oblast) without precise details regarding the date of the animal's death. Sex was determined for 26 specimens of *Felis silvestris*.

In the literature, three sutures are commonly noted as criteria for age-related changes in carnivorans based on the degree of obliteration: BB—sutura basioccipito-basisphenoidalis; PB—sutura presphenoid-basisphenoidalis; and MP—sutura maxillo-premaxillaris (Fig. 1a) [Harris 1978; Roulichová & Anděra 2007]. The sequence and extent of suture fusion were analysed in 30 wildcat skulls.

The process of suture obliteration was divided, following A. Goswami *et al.* [2013], into four categories: Open—The suture remains open with little or no contact between the bones along most of its length (Fig. 1b). Partially closed—Contact between bones occurs in some parts of the suture (Fig. 1c). Closed—The suture is completely fused (Fig. 1d). Closed and nearly invisible—The suture is fully overgrown and barely detectable (Fig. 1f).

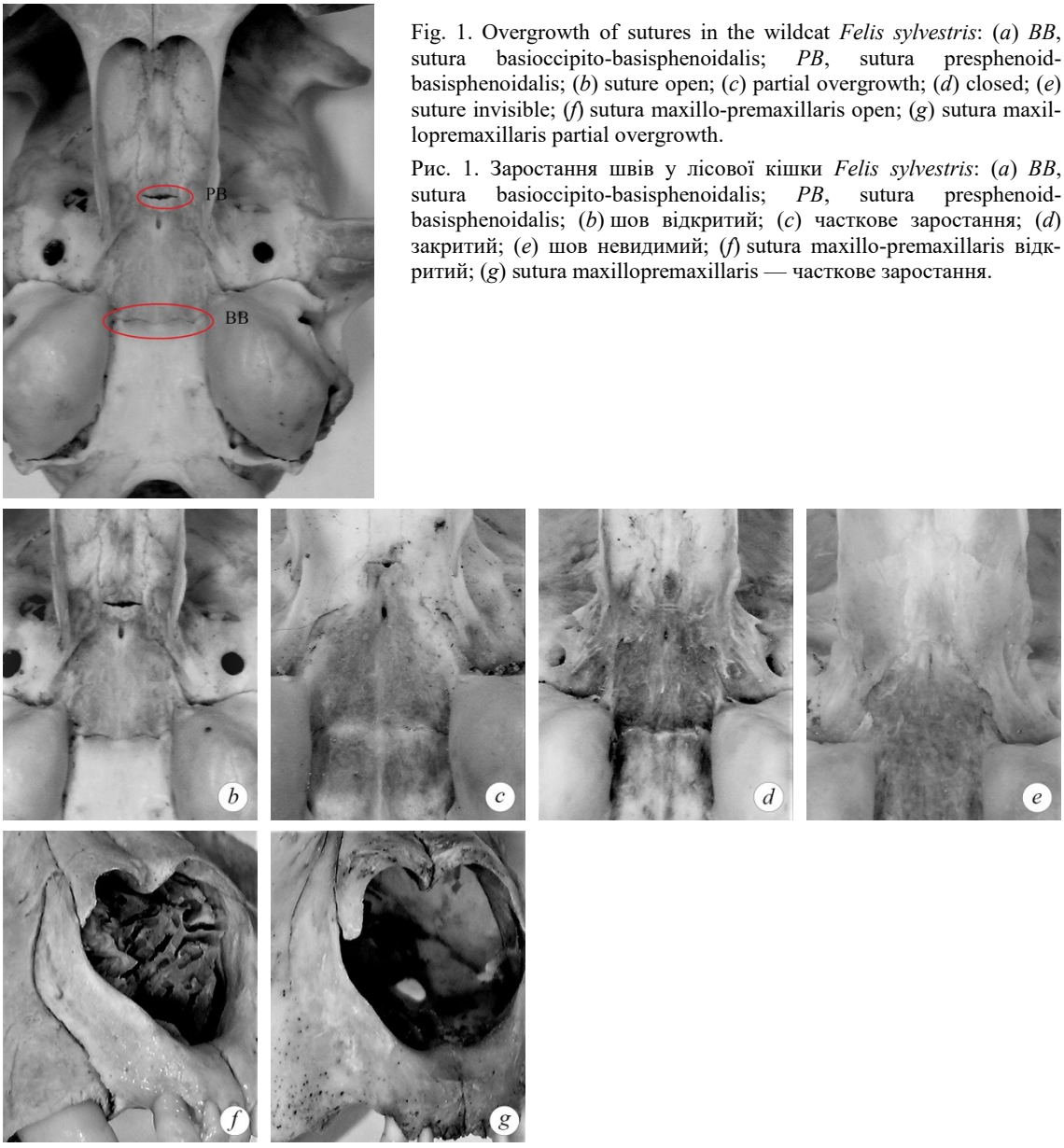


Fig. 1. Overgrowth of sutures in the wildcat *Felis sylvestris*: (*a*) *BB*, sutura basioccipito-basisphenoidalis; *PB*, sutura presphenoid-basisphenoidalis; (*b*) suture open; (*c*) partial overgrowth; (*d*) closed; (*e*) suture invisible; (*f*) sutura maxillo-premaxillaris open; (*g*) sutura maxillopremaxillaris partial overgrowth.

Рис. 1. Заростання швів у лісової кішки *Felis sylvestris*: (*a*) *BB*, sutura basioccipito-basisphenoidalis; *PB*, sutura presphenoid-basisphenoidalis; (*b*) шов відкритий; (*c*) часткове заростання; (*d*) закритий; (*e*) шов невидимий; (*f*) sutura maxillo-premaxillaris відкритий; (*g*) sutura maxillopremaxillaris — часткове заростання.

Throughout life, enamel wear occurs due to the influence of food, while cementum accumulates in the root part of the tooth. This process is accompanied with changes in the morphological parameters of teeth. In this study, isolated canines extracted from the right upper jaw were analysed. Each tooth was measured in two planes: mesio-distal (thickness) and buccal-lingual (width). Additionally, the total tooth length was measured (Fig. 2). The selected parameters included: total tooth height, width and thickness of the tooth neck in the crown area (measured along the enamel), width and thickness of the root under the enamel, maximum width and thickness of the root.

All measurements were taken using callipers with an accuracy of 0.1 mm.

The area of the open canine canal at the apical part of the root was calculated as the area of an ellipse using the formula:

$$S = (0.5 \times D) \times (0.5 \times d) \times \pi,$$

where ‘D’ is the larger diameter of the canal, and ‘d’ is the smaller diameter of the canal.

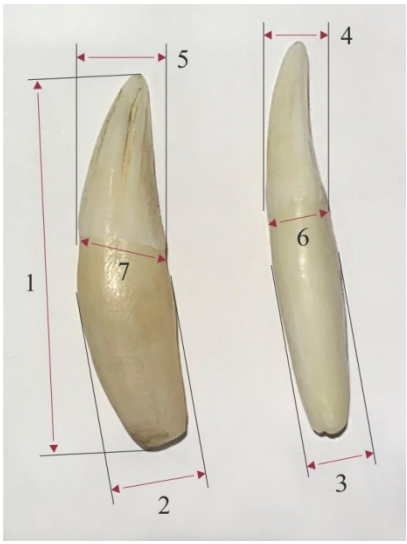


Fig. 2. Morphometric characteri of the canine: *1*, total tooth height; *2*, maximum root thickness; *3*, greatest root width; *4*, tooth neck width along the enamel; *5*, tooth neck thickness along the enamel; *6*, tooth neck width below the enamel; *7*, tooth neck thickness below the enamel.

Рис. 2. Морфометричні характеристики ікла: *1*, загальна висота (довжина) зуба; *2*, максимальна товщина кореня; *3*, найбільша ширина зуба; *4*, ширина шийки зуба уздовж емалі; *5*, товщина шийки зуба по емалі; *6*, ширина шийки зуба під емаллю; *7*, товщина шийки під емаллю.

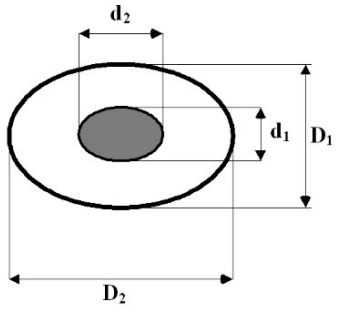


Fig. 3. Measurement scheme of the tooth root and its canal:

d1 and D_1—respectively, the smallest diameter of the canine canal and the root of the tooth; d2 and D2—respectively, the largest diameter of the canine canal and the root of the tooth.

Рис. 3. Схема вимірювання кореня зуба і його каналу:

d_1 і D_1 — відповідно найменший діаметр каналу ікла і кореня зуба, d_2 і D_2 — відповідно найбільший діаметр каналу ікла і кореня зуба.

Before extracting the tooth from the alveolus, the distance from the edge of the enamel at the tooth neck to the edge of the alveolus socket along the mesial and distal edges of the canine was measured. The root outcrop length was determined from photographs using PhotoM software (version 1.21).

Age estimation was conducted based on the rate of dentin overgrowth in the canine pulp cavity (‘canal’) using two methods: by V. Smirnov [1960] and J. Meachen-Samuels & W. Binder [2010].

In the first method [Smirnov 1960], a formula utilising four measurements at the widest part of the canine root was applied (Fig. 3):

$$I = s1/S2 \times 100\% = (d1 \times d2) / (D1 \times D2) \times 100\%,$$

where d1 and d2 are the smallest diameters of the canine canal, and D1 and D2 are the largest diameters of the tooth root; s1 and S2 represent the cross-sectional areas of the tooth cavity and root, respectively.

In the second method [Meachen-Samuels & Binder 2010], a formula utilising four measurements and the percentage was calculated as:

$$\% I = 100\% \times ((D2-d2)/D2),$$

where d2 and D2 denote the largest diameters of the canine canal and tooth root, respectively.

In 30 wildcat specimens, cementum deposits were analysed at the root of permanent canines with overgrown apical sections. Each annual layer consisted of two zones, referred to as light (‘summer’) and dark (‘winter’) lines.

Since the dark accessory line forms during periods of stunted growth (typically in winter) [Grue & Jensen 1979], animals whose canines displayed a light (‘summer’) line at the periphery during the autumn–winter period were designated as ‘n+’ (incomplete year), where *n* represents the number of

dark (‘winter’) lines formed. These individuals, along with specimens exhibiting either a forming or fully formed cementum line at the root periphery (‘n’) (complete year), were assigned to the same year class. According to R. Garcia-Perea & R. Baquero [1999], discontinuous lines were observed between the first continuous line and the dentin–cementum boundary.

Cementum layers were determined on upper canine root sections prepared in accordance with the recommendations of J. Roulichová & M. Anděra [2007].

The tooth, extracted from the skull, was affixed to a wooden cube with PVA glue and successively ground on abrasive stones with progressively finer grain sizes (80, 180, 320, and 600). The upper canine root sections were examined at 16x magnification under reflected light using an MBS-9 binocular microscope and an E-Trek digital camera (DCM 900, 9-megapixel resolution).

Results

The examined sutures in the wildcat are overgrown in different sequences. Most often, the sutura basioccipito-basisphenoidalis begins to undergo obliteration first (Table 1; Fig. 1b). By the age of 3–4 years, most individuals exhibit a completely obliterated suture (Fig. 1d). Subsequently, after 4 years of age, the proportion of wildcats in which the suture is not only closed but also completely invisible increases (Fig. 1f).

The obliteration of the sutura presphenoid-basisphenoidalis begins later, around 2–3 years of age, and demonstrates significant chronological variability. More than half of the individuals retain an open or partially open suture between 2 and 7 years of age (Table 1). Complete overgrowth typically occurs starting from the age of three.

The sutura maxillo-premaxillaris is the least prone to obliteration. Partial overgrowth of this suture was observed in approximately one-third of individuals starting at an age of 4 years (Table 1; Fig. 1g). However, complete overgrowth was not noted in any of the studied age groups. In domestic cats, the pattern of suture overgrowth follows a similar trend.

After a tooth erupts, its root canal remains open apically for a certain period as the tooth continues to grow in length. The presence of an open apical canal in the canine root is a definitive indicator of an animal in its first year of life. Among the examined canines, five exhibited an unclosed apical canal. The canal shape was ellipsoidal, with the largest diameters ranging from 2.6 mm to 1.8 mm. The canal area varied between 1.23 mm² and 3.47 mm². The percentage index of pulp overgrowth (% I), calculated according to J. Meachen-Samuels & W. Binder [2010], ranged from 30.8% to 5.5%. This variation indicates the prolonged and highly variable rate of canine root overgrowth in wildcats (Table 2). By the end of January, the apical canal of the wildcat canine remains unclosed. In individuals aged two years and older, the canal in the apical part is completely closed.

With the closure of the apical foramen of the canine, the formation of the tooth is completed. Subsequently, changes in its parameters are associated with the nature of nutrition and the growth of cement in the root part. In young (0+) wildcats, the teeth are sharp.

Table 1. Degree of obliteration of wildcat cranial sutures (n = 30)

Таблиця 1. Ступінь облітерації швів черепа кішки лісової (n = 30)

Age	Suture BB				Suture PB				Suture MP	
	Opened	Partly opened	Closed	Closed invisible	Opened	Partially open	Closed	Closed, invisible	Opened	Partly opened
0+	1	2			3				3	
3		1	1			1	1		2	
4	1	2	2	2	2	2	2	1	5	2
5			3	1	2	2			4	
6			2	6	3	3	2	1	5	4
7		1		3		1	1	2		2
8				1				1	1	

Table 2. Area of the open apical opening of wildcat canines

Таблиця 2. Площа відкритого апікального отвору в іклах лісової кішки

№	Date	Canine root area in the apical region (mm^2)	Canine apical foramen area (mm^2)	Coefficient % I [Meachen-Samuels & Binder 2010] (%)
63	autumn	4.08	1.91	30.8
37	30.10	2.47	1.23	17.8
15	28.01	3.34	2.20	20.0
10	??	4.21	3.47	5.5

Among other year groups, three-quarters had slightly rounded teeth, and 5 specimens (aged 4–7 years) displayed noticeable signs of wear (ranging from 0.5 to 1.5 mm).

As a result, no direct correlation between the selected parameters of the canine and the specific age of the animal was established. The morphological characters of canines in the studied sample of wildcat teeth indicate only a tendency for their values to decrease over time (Fig. 4, 5). However, significant variability in these parameters exists within each year class (see: Fig. 5). The statistical significance of this trend, tested using Spearman's correlation, was confirmed only for two parameters related to the tooth neck area: thickness under the enamel and thickness along the enamel ($r = -0.82$; $p < 0.023$).

With age, as cement accumulates, the root appears to shift out of the alveolus. This is reflected in the increasing distance between the edge of the alveolus and the neck of the tooth (the visible part of the root). This feature, measured along the mesial and distal edges of the canine, shows a clear tendency to increase. Specifically, the parameter measuring the distance from the enamel edge to the alveolus, assessed along the distal surface of the canine, demonstrates a statistically significant correlation with age ($r = -0.58$; $p < 0.001$).

This allows to for the differentiation of wildcat yearlings in the autumn–winter period, when this parameter does not exceed 1.2 mm (Fig. 6). Due to the high individual variability in adults, this character cannot be used to discriminate older year classes.

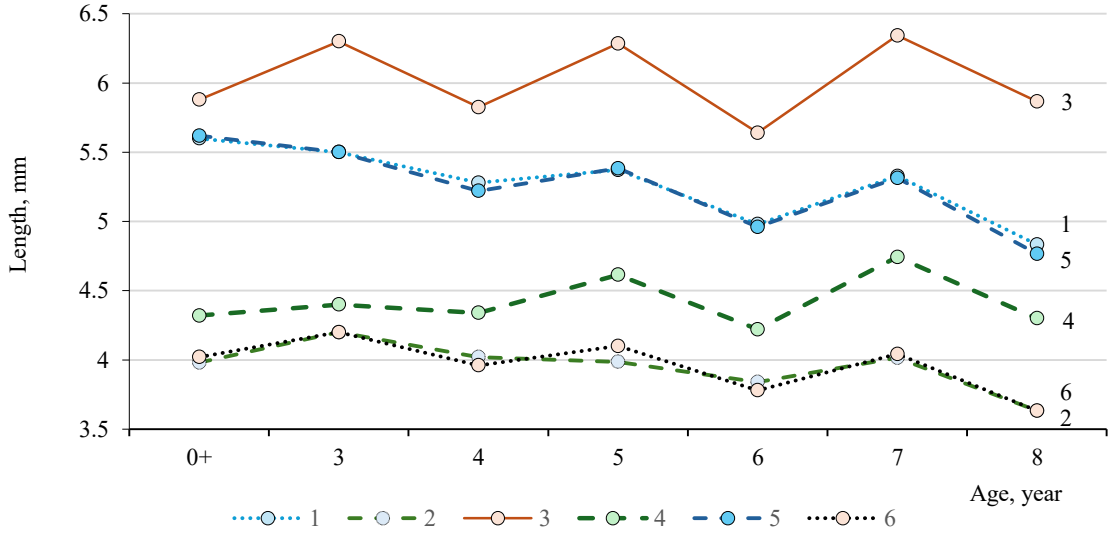


Fig. 4. Age-related changes in the average values of canine parameters. *1*, tooth neck thickness below the enamel; *2*, tooth neck width below the enamel; *3*, maximum root thickness; *4*, maximum root width; *5*, tooth neck thickness along the enamel; *6*, tooth neck width along the enamel.

Рис. 4. Зміна з віком середніх значень параметрів іклів: *1*, товщина шийки під емаллю; *2*, ширина шийки зуба під емаллю; *3*, максимальна товщина кореня; *4*, максимальна ширина зуба; *5*, товщина шийки зуба по емалі; *6*, ширина шийки зуба по емалі.

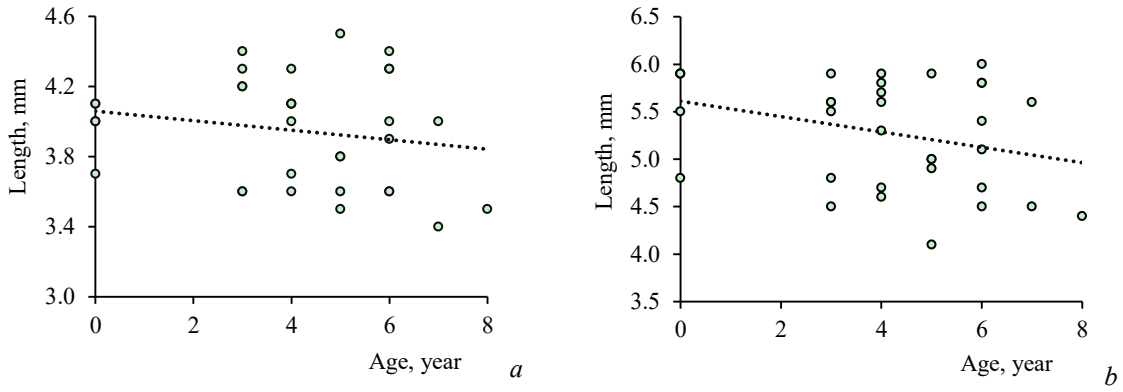


Fig. 5. Distribution of the tooth neck thickness under the enamel (*a*) and tooth neck thickness along the enamel (*b*).

Рис. 5. Розподіл товщини шийки зуба під емаллю (*a*) і товщини шийки зуба по емалі (*b*).

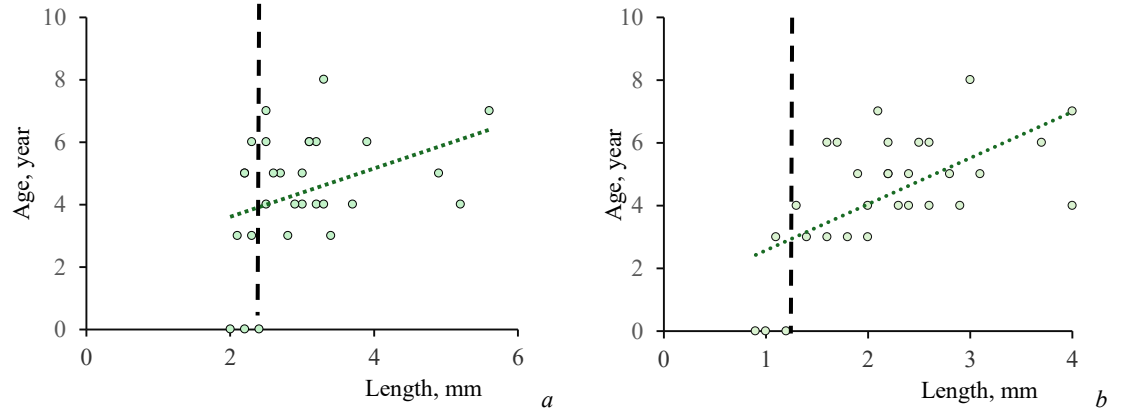


Fig. 6. Distance from the edge of the alveolus to the neck of the tooth (canine): (*a*) mesial side; (*b*) distal side.

Рис. 6. Відстань від краю альвеоли до шийки зуба (ікла): (*a*) мезіальна сторона; (*b*) дистальна сторона.

During the first year of life, overgrowth of the canine canal with dentin does not exceed 20% (Fig. 7). In older year classes (>2 years), a significant range of individual variation in the overgrowth of pulp cavity (root canal) was observed, ranging from 71.0% to 86.17%. In these cases, inter-individual differences significantly overlapped age-related differences. The coefficient of determination (R^2) in the model examining the dependence of pulp cavity width on age was 0.6344.

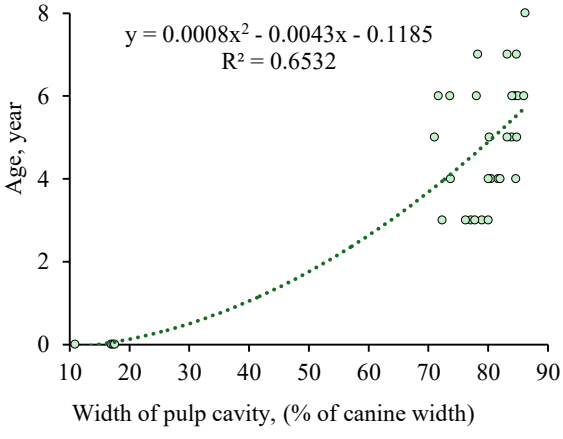


Fig. 7. Changes in the width of the canine pulp cavity in % of the maximum width of the canine in the wildcat.

Рис. 7. Зміни ширини порожнини пульпи (каналу) ікла у % від максимальної ширини ікла у кішки лісової.

Table 3. Number of year classes (according to cementochronology), n = 38

Таблиця 3. Кількість річних класів (за цементохронологією), n = 38

	Year class, years						
	0+	3	4	5	6	7	8
Number of individuals	5	2	7	6	12	4	3

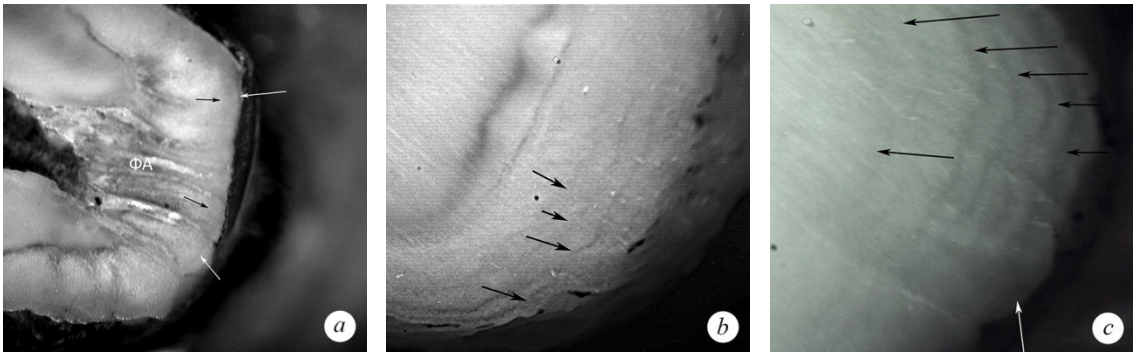


Fig. 8. Cement deposition in the root of the upper canine of the wildcat (apical part of the canine root). (*a*) 3+ (May) (arrows—two dark 'winter' layers of cement; the formation of a 'light' layer of cement is noticeable); (*b*) 4+ (four clearly visible, fully developed dark lines of cement); (*c*) 7+ (January) (six developed dark lines, the seventh is formed on the outer edge of the root, light arrow). AD, apical delta.

Рис. 8. Відкладення цементу в корені верхнього ікла лісової кішки (апікальна частина зуба). (*a*) 3+ (травень) (стрілки — дві темні «зимові» шари вторинного цементу; помітно утворення «світлого» шару цементу); (*b*) 4+ (чотири добре помітні, повністю розвинені темні лінії вторинного цементу); (*c*) 7+ (шість розвинених темних ліній, сьома утворюється на зовнішньому краї кореня — світла стрілка). AD, apical delta.

The results of cementochronology conducted on canines are presented in Table 3. The dark lines, representing the deposition of cement layers, are most clearly visible in the apical part of the root and the adjacent lateral surface (Fig. 8). In 12 individuals, the formation of incomplete or broken lines was noted. The remaining specimens exhibited only well-defined lines corresponding to the second and subsequent autumn–winter periods of life.

Discussion

Ossification of sutures

The pattern of fusion of the cranial sutures has been used for many decades as a method for assessing age. However, this method is rather unreliable and requires considerable improvements through the implementation of new techniques for studying cranial sutures, methods for assessing their degree of obliteration, and shifting focus to the examination of cranial base and facial sutures [Ruengit *et al.* 2020]. The basicranial sutures are of particular interest [Cendekiawan *et al.* 2010]. Experimental evidence has shown that the length of the facial part of the cranium is significantly affected by the timing of sutural fusion at the base of the skull [Rosenberg *et al.* 1997]. Functionally, the fusion of basicranial sutures may reduce variability and probability of deformations occurring in the skull during mastication [Herring & Teng 2000].

The obliteration of sutures in the basal part of the cranium is characterised by heterochrony in the rate and timing of development, which varies depending on ecological specialisation in placental mammals and marsupials [Rager *et al.* 2014; Sánchez-Villagra *et al.* 2008], primates [Rengasamy Venugopalan & Van Otterloo 2021], and carnivorans [Goswami *et al.* 2013]. Goswami *et al.* [2013], in their analysis of timing of skull suture closure concluded that canids exhibit a greater degree of heterochrony than felines, with food specialisation exerting a significant influence on suture obliteration. In felines, the percentage of fully closed sutures is generally lower compared to canids.

Furthermore, larger felines have higher percentages of obliterated sutures (e.g. 54.7% in *Panthera tigris*, ~60% in *Panthera leo*) than smaller species like the wildcat (*Felis silvestris*, 33.6%) [Goswami *et al.* 2013]. Among terrestrial predators, species closest to felines (e.g. wildcats) in terms of cranial suture closure are *Vulpes vulpes* and *Canis lupus*, which show 1.5–2 times higher maximum percentages of suture closure. The weak overgrowth of the studied sutures (BB, PB, and MP) at the skull base in *Felis silvestris* renders this tool largely uninformative for age determination, unlike its applicability in foxes.

The basioccipito-basisphenoidalis (BB) synchondrosis is the first among the sutures we studied to distinguish two age groups: individuals younger than 3–4 years and older individuals. A similar pattern of obliteration was observed by R. Perea-García [1996] in four species of *Lynx*.

According to T. Kvam [1983], in *L. lynx*, this suture closes at 5–6 years of age and is completely obliterated in older individuals. Meanwhile, other sutures, such as PB and especially MP, on the outer skull surface remain open or partially open even in very old specimens (7–8 years old) [Kvam 1983; Perea-García 1996]. The weak obliteration of the latter two sutures makes them unsuitable as independent tools for age determination. This conclusion is supported by our limited findings regarding wild and mongrel *Felis catus* specimens.

Previously, for domestic cats, Fleming *et al.* [2021] established that the complete closure of basal sutures occurs over a long-time interval: BB from 2 to 7 years, and PB from 3 to 13 years. In Persian cats and domestic shorthair cats, the final overgrowth of these sutures can take up to 181 to 240 months (15 to 20 years) [Schmidt *et al.* 2019].

Teeth

An open pulp cavity at the apical part of the canine root is universally recognised as a sign of an age range from one to two years. Wilson [1999], based on results of X-ray examinations of *Felis catus* teeth, found that the upper canines are the last to close in 80% of cases at 7–11 months of age. Similar conclusions were drawn by Goraya *et al.* [2024], who showed that in intact females and castrated males, the tips of the upper canines close between 12 and 14 months, while the tips of the lower canines close between 10 and 12 months.

In the Iberian wildcat (*Felis silvestris*), the roots of the canines remain open between 6 and 18 months of age [Garcia-Perea & Baquero 1999]. Piechocki & Stiefel [1988] reported sporadic closure of the canine canal at 6–8 and 10 months, with mass closure beginning at 11 months.

For Bengal cats, Nakanishi *et al.* [2009] observed that the apical foramen of the canines gradually closes from October to March, fully closing at one year of age. Later, at 1.5 to 2 years, the apical part of the root is completely closed in caracals [Stuart & Stuart 1985] and in *Lynx pardinus* [Zapata *et al.* 1997].

Information about the diameter or area of the pulp cavity opening in the canine root remains insufficient to fully understand the dynamics of closure. According to Stuart & Stuart [1985], during the 10 to 15 months of a kitten's development, the diameter of the pulp cavity opening in the root decreased by half: from 3.4 mm to 1.65 mm. Piechocki & Stiefel [1988], studying *Felis silvestris*, noted differences in this parameter between males and females with high individual variability. For males, they reported 0.3 mm in October (10 months) and 0.5 mm in December (8 months), while for females, the diameter was 1.6 mm in December at 6 months of age.

Furthermore, in mid-February, these authors observed an unhealed canal opening of up to 3 mm in one individual (8 months old). This highlights the need to consider not only the correlation between pulp cavity closure and age but also indirect factors such as the time of birth of kittens. For kittens born earlier in the year, the canine canal closure in the apical root region occurs earlier.

In the wildcat population of the Black Sea region, a female with blind kittens was observed as early as mid-January [Potapov 2000]. Although late winter to early spring is considered the typical start of mating season [Tokar & Matveev 2010], such early births may account for the delayed closure of the canine canal in the apical root observed in our studies.

The formation of the set of permanent teeth in wildcats is completed at the age of 175–180 days in females and 190–195 days in males [Condé & Schauenberg 1978]. After the pulp cavity at the apex of the canine root becomes overgrown, by approximately one and a half years of age, the length of the canines reaches, as shown by Piechocki & Stiefel [1988], 21 to 28 mm (in a single case up to 30 mm). These values represent the final (true) size of the canines, after which their length remains almost constant. Over time, the parameters of the tooth, particularly the canines, are influenced by opposing processes: abrasion of the enamel crown and the build-up of cementum in the root part of the tooth.

As a result of cementum deposition on the apical surface of the root, the tooth is gradually pushed out of the alveolus, compensating for the abrasion of the tooth crown [Piechocki & Stiefel 1988]. This process maintains the consistent height of the tooth above the alveolus and the total length (height) of the tooth. The size of the canines in individuals older than 20 months remains within the parameters typical of young wildcats during their first year of life [Piechocki & Stiefel 1988]. Consequently, using total tooth length as a marker of a specific age (or year class) is problematic. Other quantitative characters of the canines (e.g. thickness, root and crown width) for age assessment are not well-documented in the literature and, as in our study, may prove uninformative for estimating the age of wildcats.

More attention has been paid to qualitative characters of tooth crown wear. Numerous criteria have been described in the literature for assessing tooth crown wear in felines [Nakanishi *et al.* 2009; Stander 1997; White & Belant 2016]. Most of these criteria are subjective and difficult to standardise. Age classifications based on them typically group animals into broad age ranges rather than precise year classes. For example, Marti & Ryser-Degiorgis [2018] proposed a promising scheme for determining the lifetime age of Eurasian lynxes, dividing individuals into six age groups using qualitative characteristics such as tooth colour, tartar deposits, canine morphology, and tooth wear. In Bengal cats, Nakanishi *et al.* [2009], based on canine abrasion, distinguished only three groups: 1 year, 2–6 years, and over 7 years. In lions, Smuts *et al.* [1978] used a conventional visual classification: barely noticeable signs of wear at the tips of the teeth appear at 3–4 years of age, moderate wear at 7–9 years, and significant wear only in individuals older than 10 years. An analysis of PM2 abrasion [White & Belant 2016] yielded a different age group scale for lions, emphasising the varying roles of different tooth groups in food processing.

Diet composition significantly influences tooth wear. A diet including harder foods, such as bones, leads to faster tooth wear [Binder *et al.* 2002]. Similarly, sand ingestion in certain regions accelerates tooth abrasion [Smuts *et al.* 1978]. The small-sized prey of wildcats in the Black Sea region (e.g. mice, voles) has a negligible impact on tooth wear. As a result, fewer than 20% of wildcats in older age categories show visible canine wear.

In the practice of field research, methods for determining the age of living individuals are particularly attractive and valuable. These methods are based not only on measuring tooth abrasion but also on assessing tooth colour [Smuts *et al.* 1978; Marti & Ryser-Degiorgis 2018], tartar deposition on canines [Marti & Ryser-Degiorgis 2018], or gum line recession [Currier 1979; Laundré *et al.* 2000; Fàbregas & Garcés-Narro 2014]. The latter is considered a promising method [Laundré *et al.* 2000] but requires further development. It should be applied cautiously to hunted animals, as the gums of deceased specimens may lose turgor and recede, affecting the accuracy of age assessment. Its equivalent for working with collection material can be the measurement of the distance from the edge of the enamel to the edge of the alveolus.

Smuts *et al.* [1978] previously suggested considering the height between the enamel margin and the alveolus edge, though without providing clear justification. Later studies demonstrated that this distance changes with age due to cement build-up in the apical part of the root of feline canines [Kvam 1983; Piechocki & Stiefel 1988]. The gradual protrusion of the tooth from the alveolus, resulting from this process, corresponds to the growth of cement deposits with age.

In *Lynx lynx*, part of the canine root becomes visible 36 months after birth [Kvam 1983]. Analysis of the dynamics of canine protrusion from the alveolus allows the division of wildcat populations

into two age groups: 1–2 years (0+) and >2 years. However, this variability complicates establishing precise age stratification criteria for *Felis silvestris*. At the same time, a more accurate age estimation was obtained by measuring the distance between the enamel edge and the alveolus on the distal surface of the canine. The mesial edge, compared to the distal edge, is characterised by greater curvature, which complicates the determination of age stratification criteria in *Felis silvestris*. Nevertheless, such a non-destructive method of age determination can be useful when working with collection materials of such rare species as the wildcat in Ukraine.

Dentin/cementum annule

Non-destructive approaches can also include a method of measuring the progressive accumulation of dentin in the pulp cavity, which tends to narrow with age in the canines, performed using X-ray equipment on living [Lee *et al.,* 2020] or collection materials [Binder *et al.* 2002; Park *et al.* 2014; Stefen 2015; Zapata *et al.* 1997]. A simpler, more accessible, and cost-effective alternative involves mechanical tooth treatment, first proposed by Smirnov [1960] and later mentioned by Spinage [1973]. Closure of the pulp cavity is regarded as '...a reasonable indicator of the age of predators' [Binder *et al.* 2002], as it does not depend on diet and does not correlate with the degree of enamel wear.

According to Park *et al.* [2014], in *Felis catus*, a progressive decrease in the pulp cavity width occurs up to 12–24 months, followed by high variability in values ranging from 2 to 9 years. This variability limits the ability to assess age beyond approximately 10 months. For *Lynx pardinus*, Zapata *et al.* [1997] identified three age groups based on pulp cavity width: 1 year, 1–2 years, and older. In lions, pulp cavity overgrowth ceases after about 8–9 years [Smuts *et al*. 1978], possibly due to their larger tooth sizes. Similarly, delayed closure of pulp cavities has been observed in cheetahs.

Thus, existing data on age-related changes in pulp cavity width highlight its limited value. Our results align with these findings, indicating that age determination is possible only for two groups: 1–2 years and older.

A widely used and accurate method for determining age is currently the counting of cementum lines in the tooth root. A detailed review of research directions on cement deposition in teeth is provided by Perrone *et al.* [2022]. The advantage of this method is that, unlike dentin, which is deposited in the tooth for a limited time, the formation of cement lines continues until the end of the animal's life.

Dark and light lines of cement are directly fixed when they are examined. In contrast, changes in the pulp cavity, when filled with dentin, require additional calculations and are assessed using calculation coefficients [Binder *et al.* 2002]. However, the formation of a dark line in the cementum does not represent the calendar year of the animal's life but rather the time of its appearance. Cement line deposits are most pronounced in regions where food resources and breeding seasons exhibit strong seasonality [Hiller *et al.* 2022]. It typically occurs during winter when cementum growth slows down [Garcia-Perea & Baquero 1999].

The timing of the appearance of the first cement line remains a subject of debate. In the Bengal cat, Nakanishi *et al.* [2009] observed the emergence of a short, indistinct dark line on the root side even before the closure of the apical foramen. The early onset of cementogenesis in wildcats, starting at around 4 months of age, was previously reported by Piechocki & Stiefel [1988]. This process, however, does not always occur during the early stages of development. In the first year of life, a continuous ('winter') line is formed in only a part of *Lynx pardinus* individuals [Zapata *et al.* 1997]. According to the findings of Garcia-Perea & Baquero [1999], the first dark line does not form in about half of Iberian wildcats during the autumn–winter period of their first year. These authors also noted the presence of discontinuous lines between the first visible line and the cementum–dentin boundary, likely associated with the closure period of the apical foramen. The open apical root region may inhibit the formation of a complete, continuous line during the animal's first year.

The varying proportions of broken lines, 'kitten lines', and continuous lines led Garcia-Perea & Baquero [1999] to propose adding one to the count of continuous lines to estimate the age of Iberian

wildcats. Continuous lines begin to form from the second autumn–winter period, typically at an average age of 21 months in wildcats and 18–24 months in *Lynx pardinus* [Zapata *et al.* 1997]. A similar approach has been deemed appropriate for estimating the age of wildcats in the north-western Black Sea region and was applied in our study.

Our data indicate that the period of overgrowth of the apical foramen is prolonged. By late October and January, the apical foramen was still open. This corresponds to an age of at least 8–11 months, assuming April as the time of birth. Under these conditions, the formation of a continuous line is not possible. We observed discontinuous lines in only about one-third of individuals, likely forming during this first autumn–winter period of life when the apical foramen closes. During this time, either a discontinuous line may form or no line may be present, as noted by other researchers [Zapata *et al.* 1997; Garcia-Perea & Baquero 1999].

A discontinuous line on the mesial or distal surface of the canine is located very close to the dentin line. The distance between the first continuous line and the discontinuous line is significantly greater. The spacing between the first continuous and discontinuous lines on the lateral surfaces of the canine root is relatively dense, which can sometimes make their identification challenging in the apical foramen). Frequently, these and subsequent cement lines are located outside the apical delta (Fig. 8a), through which nerve endings penetrate the pulp. Most of the canines we examined showed only continuous lines. Their formation occurs after the apical foramen overgrows, which, under Black Sea region conditions, happens during the second year of life.

Based on this, the following rule was applied for age determination: the first clearly identifiable continuous dark line located after dentin formation represents an age of 2 years (corresponding to the second winter). This approach helps to avoid subjectivity in age assessments by different researchers employing various methods to identify the presence of the first-year line in tooth sections. The number of continuous lines counted using this method is increased by one, which will give the desired age estimate. This estimate can be refined if the birth time of the animal is known.

Conclusions

1. Cementochronology effectively divides the wildcat population into distinct year classes.

2. The volume of dentin overgrowth in the canine canal is no more than 20% in wildcats during their first year of life. In older age groups, this overgrowth increases to 3–4 times higher, exhibiting high individual variability.

3. A distance of 1.25 mm between the enamel edge at the tooth neck and the alveolus edge serves as a clear marker distinguishing young cats (0+) from individuals over 2 years old.

4. The sutura basioccipito-basisphenoidalis begins to close predominantly in individuals aged 5 years and older.

Acknowledgements

I would like to extend my heartfelt thanks to V. A. Lobkov, head of the Zoological Museum of ONU, for granting access to the collection material and for his unwavering support of this research topic. Much of the collection was amassed thanks to his efforts. Special thanks to A. B. Treskin, a museum employee who contributed significantly to the preparation of osteological material for subsequent analysis, and to Y. V. Suvorov for providing essential photographic equipment used in this work.

The author is sincerely grateful to D. V. Ivanoff (National Museum of Natural History, Kyiv) for his comments on the manuscript and I. Zagorodniuk for editorial support of this publication. The author thanks Z. Barkaszi for editing and proofreading the manuscript.

Declarations

Funding. The author did not receive financial support for the research, authorship, and/or publication of this article. The work was carried out with the assistance of the Charitable public organisation 'The A. A. Brauner Museum Foundation.'

Conflict of interests. The author does not have a conflict of interest that may be relevant to the content of this article.

Handling of materials. Collection specimens were processed in accordance with the rules of the respective housing institutions.

References

Anderson, T., Q. Wiig. 1984. Growth of the skull of Norwegian lynx. *Acta Theriologica*, **29** (8): 89–100. CrossRef

Binder, W. J., E. N. Thomson, B. Van Valkenburgh. 2002. Temporal variation in tooth fracture among Rancho La Brea dire wolves. *Journal of Vertebrate Paleontology,* **22** (2): 423–428. CrossRef

Cendekiawan, T., R. W. K. Wong, A. B. M. Rabie. 2010. Relationships between cranial base synchondroses and craniofacial development: A review. *The Open Anatomy Journal,* **2**: 67–75. CrossRef

Condé B., P. Schauenberg. 1978. Remplacement des canines chez le Chat forestier Félis silvestris Schreb. *Revue suisse de zoologie*, **85** (2): 241–245. CrossRef

Crowe, D. M. 1972. The presence of annuli in bobcat tooth cementum layers. *The Journal of Wildlife Management*, **36** (4): 1330–1332. CrossRef

Currier, M. J. P. 1979. *An Age Estimation Technique and Some Normal Blood Values for Mountain Lions (Felis concolor).* Dissertation, Colorado State University, Fort Collins, 1–95.

Fàbregas, M. C., C. Garcés-Narro. 2014. Validation of gum-line recession as a reliable technique to age tigers. *European Journal of Wildlife Research,* **60**: 947–950. CrossRef

Fleming, P. A., M. H. Crawford, C. Auckland, C. M. Calver. 2021. Nine ways to score nine lives — identifying appropriate methods to age domestic cats (*Felis catus*). *Journal of Zoology*, **314** (3): 211–226. CrossRef

Garcia-Perea, R. 1996. Patterns of postnatal development in skulls of Lynxes, genus Lynx (Mammalia: Carnivora). *Journal of Morphology,* **229**: 241–254. CrossRef

Garcia-Perea, R., R. A. Baquero. 1999. Age estimation in Iberian wildcats Felis sivestris, by canine tooth sections. *Acta Theriologica,* **44** (3): 321–327. CrossRef

Goraya, D. S., N. K. Hoyer, J. Kelley, S. Rao, M. Nehring, [*et al.*]. 2024. Age of Dental Apical Closure in Domestic Cats. *Journal of Veterinary Dentistry,* **41** (5): 369–375. CrossRef

Grue, H., B. Jensen. 1979. Review of the formation of incremental lines in tooth cementum of terrestrial mammals. *Danish Review of Game Biology,* **11**: 1–48.

Goswami, A., L. Foley, V. Weisbecker. 2013. Patterns and implications of extensive heterochrony in carnivoran cranial suture closure. *Journal Evolution Biology,* **26**: 1294–1306. CrossRef

Johnson, N. F., B. A. Brown, J. C. Bosomworth. 1981. Age and sex characteristics of bobcat canines and their use in population assessment. *Wildlife Society Bulletin*, **9**: 203–206. URL

Daniels, M. J., D. Balharry, D. Hirst, A. C. Kitchener, R. J. Aspinall. 1998. Morphological and pelage characteristics of wild living cats in Scotland: implications for defining the 'wildcat'. *Journal of Zoology*, **244**: 231–247. CrossRef

Devillard, S., T. Jombart, F. Leger, D. Pontier, L. Say, S. Ruette. 2014. How reliable are morphological and anatomical characters to distinguish European wildcats, domestic cats and their hybrids in France? *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research,* **52** (2): 154–162. CrossRef

Harris, S. 1978. Age determination in the Red fox (*Vulpes vulpes*) — an evaluation of technique efficiency as applied to a sample of suburban foxes. *Journal of Zoology. London*, **184**: 91–117. CrossRef

Herring, S. W. S. Teng. 2000. Strain in the braincase and its sutures during function. *American Journal of Physical Anthropology*, **112**: 575–593. CrossRef

Hiller, T. L., C. Nistler, D. Reding, P. A. White, F. Bled. 2022. Sex identification and age estimation of bobcats and implications for management. *Wildlife Society Bulletin,* **46** (3): e1328. CrossRef

Kitchener, A. C., N. Yamaguchi, J. M. Ward, D. W. Macdonald. 2005. A diagnosis for the Scottish wildcat (Felis silvestris): a tool for conservation action for a critically-endangered felid. *Animal Conservation*, **8**: 223–237. CrossRef

Klevezal, G. A. 1996. *Recording Structures of Mammals: Determination of Age and Reconstruction of Life History*. Publisher: A. A. Balkema, Rottedrdam, 1–315. CrossRef

Klevezal, G. A., S. E. Kleinenberg. 1969. *Age Determination of Mammals by Layered Structure in Teeth and Bones*. Fisheries Research Board of Canada, Translation Series. no. 1024: 1–1721.

Krüger, M., S. T. Hertwig, G. Jetschke, M. S. Fischer. 2009. Evaluation of anatomical characters and the question of hybridization with domestic cats in the wildcat population of Thuringia, Germany. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, **47 (**3): 268–282. CrossRef

Kvam, T. 1983. Age determination in European lynx Lynx l. lynx by incremental lines in tooth cementum. *Fauna Norvegica*, **4**: 31–36. CrossRef

Laundré, J. W., L. Hernandez, D. Streubel, K. Altendorf, C. L. Gonzalez. 2000. Aging Mountain Lions Using Gum-Line Recession. *Wildlife Society Bulletin (1973–2006),* **28** (4): 963–966. http://www.jstor.org/stable/3783855

Lecis, R., M. Pierpaoli, Z. S. Birò, L. Szemethy, B. Ragni, F. Vercillo, E. Randi. 2006. Bayesian analyses of admixture in wild and domestic cats (*Felis silvestris*) using linked microsatellite loci. *Molecular Ecology,* **15**: 119–131. CrossRef

Lee, S., K. Lee, H. Kim, J. An, J. Han, [*et al.*]. 2020. Comparison of dental radiography and computed tomography: measurement of dentoalveolar structures in healthy, small-sized dogs and cats. *Journal of Veterinary Science,* **21** (5): 75. CrossRef

Marti, I., M. P. Ryser-Degiorgis. 2018. A tooth wear scoring scheme for age estimation of the Eurasian lynx (*Lynx lynx*) under field conditions. *European Journal of Wildlife Research*, **64**: 37. CrossRef

Meachen-Samuels, J. A., W. J. Binder 2010. Sexual dimorphism and ontogenetic growth in the American lion and sabertoothed cat from Rancho La Brea. *Journal of Zoology*, **280**: 271–279 CrossRef

Morris, P. 1972. A review of mammalian age determination methods. *Mammal Review,* **2**: 69–104. CrossRef

Nakanishi, N., F. Ichinose, G. Higa, M. Izawa. 2009. Age determination of the Iriomote cat by using cementum annuli. *Journal of Zoology*, **279**: 338–348. CrossRef

Oleinik, Y. N. 2020. About the encounters of the wildcat (*Felis silvestris* schreber, 1777) in the south-west of Ukraine (Odessa region) at the beginning of the XXI century. *Bulletin of the A. A. Brauner's Museum Fund*, **17** (2):11–30. [Russian]

Oliveira, R., R. Godinho, E. Randi, P. C. Alves. 2008. Hybridization versus conservation: are domestic cats threatening the genetic integrity of wildcats (*Felis silvestris silvestris*) in Iberian Peninsula. *Philosophical Transactions of the Royal Society. B*, **363**: 2953–2961. CrossRef

Park, K., J. Ahn, S. Kang, E. Lee, S. Kim, [*et al.*]. 2014. Determining the age of cats by pulp cavity/tooth width ratio using dental radiography. *Journal of Veterinary Science*, **15**(4): 557–561. CrossRef

Perrone, V., T. P. Gocha, P. Randolph-Quinney, N. Procopio. 2022. Tooth Cementum Annulation: A Literature Review. *Forensic Sciences*, **2**: 516–550. CrossRef

Piechocki, R., A. Stiefel. 1988. Über die Altersstruktur der Verluste der Wildkatze. *Hercynia, N.F.*, **25**: 235–258.

Potapov, O. V. 2000. New records of the european wild cat (Felis silvestris) in the Danube Delta. *Vestnik zoologii*, **34** (6): 88. [Ukrainian]

Ragni, B., M. Possenti. 1996. Variability of coat-colour and markings system in *Felis silvestris. Italian Journal of Zoology*, **63** (3): 285–292. CrossRef

Rager, L., L. Hautier, A. Forasiepi, A. Goswami, M. Sánchez-Villagra. 2014. Timing of cranial suture closure in placental mammals: phylogenetic patterns, intraspecific variation, and comparison with marsupials. *Journal of Morphology*, **275**: 125–140. CrossRef

Rengasamy, V. S., E. Van Otterloo. 2021. The skull's girder: a brief review of the cranial base. *Journal of Developmental Biology,* **9** (1): 3. CrossRef

Roulichová, J., M. Anděra. 2007. Simple method of age determination in red fox, Vulpes vulpes. *Folia Zoologica,* **56** (4): 440–444.

Rosenberg, P., H. Arlis, R. Haworth, L. Heier, L. Hoffman, G. LaTrenta. 1997. The role of the cranial base in facial growth: experimental craniofacial synostosis in the rabbit. *Plastic & Reconstructive Surgery,* **99** (4): 1396–1407. CrossRef

Ruengdit, S., D. Troy Case, P. Mahakkanukrauh. 2020. Cranial suture closure as an age indicator: A review. *Forensic Science International*, **307**: 110111. CrossRef

Sánchez-Villagra, M. R., A. Goswami, V. Weisbecker, O. Mock, Sh. Kuratani. 2008. Conserved relative timing of cranial ossification patterns in early mammalian evolution. *Evolution & Development*, **10** (5): 519–530. CrossRef

Schauenberg, P. 1969. L'identification du chat forestier d'Europe Felis s. silvestris Schreber, 1777 par une méthode ostéométrique. *Revue Suisse de Zoologie,* **76**: 433–441.

Schmidly, D. J., J. A. Read. 1986. Cranial variation in the bobcat (Felis rufus) from Texas and surrounding states. *Occasional papers. The Museum Texas Tech University*, **101**: 1–39.

Schmidt, M. J., G. Steenkamp, K. Failing, P. Caldwell, R. M. Kirberger. 2019. A contribution to age determination of cheetahs (Acinonyx jubatus) based on radiographic analysis of the skull and postcranial morphology. *PLoS ONE,* **14** (6): e0217999. CrossRef

Smirnov, V. S. 1960. Age determination and age relationships in mammals with reference to the squirrels, muskrats and five species of predators. *Trudy of Institution of Biology, Sverdlovsk,* **14**: 97–112. [Russian]

Smuts, G. L., J. T. Anderson, J. C. Austin. 1978. Age determination of the African lion (Panthera leo). *Journal of Zoology (London),* **185**: 115–146. CrossRef

Spinage, C. A. 1973. A review of the age determination of mammals by means of teeth, with especial reference to Africa. *African Journal of Ecology,* **11**: 165–187. CrossRef

Stander, P. E. 1997. Field age determination of leopards by tooth wear. *African Journal of Ecology,* **35**: 156–161. CrossRef

Stefen, C. 2015. Testing pulp cavity closure to estimate individual age of Felis silvestris (Carnivora: Felidae). *Lynx*, **46**: 65–75. URL

Stuart, C. T., T. D. Stuart. 1985. Age determination and development of foetal and juvenile Felis caracal Schreber, 1776. *Säugetierkundliche Mitteilungen,* **32** (3): 217–229.

Tokar, G. O., O. S. Matveev. 2010. Finds of a wildcat in the Ukrainian part of the Donube Delta in 2006–2007. *Zapovidna sprava v Ukraini*, **16** (1): 50–52. [Russian]

Zagorodniuk, I., M. Gavrilyuk, M. Drebet, I. Skilsky, A. Andrusenko, A. Pirkhal. 2014. Wildcat (Felis silvestris Schreber, 1777) in Ukraine: modern state of the populations and eastwards expansion of the species. *Studia Biologica*, **8** (3–4): 233–254.

Zapata, S. C., R. Garcia-Perea, J. F. Beltran, P. Ferreras, M. Delibas. 1997. Age determination of Iberian lynx (Lynx pardinus) using canine radiograph and cementum annuli enumeration. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, **62**: 119–123.

Wilson, G. 1999. Timing of apical closure of the maxillary canine and mandibular first molar teeth of cats. *Journal of Veterinary Dentistry,* **16**: 19–21. CrossRef

White, P. A., J. L. Belant. 2016. Individual variation in dental characteristics for estimating age of African lions. *Wildlife Biology,* **22**: 71–77. CrossRef

Theriologia Ukrainica, **28**: 84–94 (2024)
p-ISSN 2616-7379 • e-ISSN 2617-1120
DOI: 10.53452/TU2807

ULTRASTRUCTURE OF THE MOLAR ENAMEL IN REPRESENTATIVES OF THE GENUS *ELLOBIUS* (RODENTIA) IN THE PLEISTOCENE AND HOLOCENE OF UKRAINE

Leonid Rekovets[1,2], Vitalii Demeshkant[1]

Key words

Ellobius, enamel, radial structure, lamellar structure, Pleistocene, phylogeny

doi

http://doi.org/10.53452/TU2807

Article info

submitted 11.12.2024
revised 18.12.2024
accepted 30.12.2024

Language

English, Ukrainian summary

Affiliations

[1] Wrocław University of Environmental and Life Sciences (Wrocław, Poland); [2] National Museum of Natural History, NAS of Ukraine (Kyiv, Ukraine)

Correspondence

Leonid Rekovets; Department of Vertebrate Ecology, Wrocław University of Environmental and Life Sciences; ul. Kożuchowska 5b, 51-631 Wrocław, Poland; Email: leonid.rekovets@upwr.edu.pl; Orcid: 0000-0001-9934-7095

Abstract

New data on the enamel ultrastructure of molars of selected extinct and extant representatives of the genus *Ellobius* (Arvicolinae, Rodentia) from the Pleistocene of the south of Eastern Europea, mainly from the territory of Ukraine, are presented. Among the analysed species are the extinct *E. tiliguliensis*, *E. paleotalpinus*, *E. tarchankutensis*, *E. tauricus*, and *E. melitopoliensis*, some extinct populations of *Ellobius talpinus* from the Late Pleistocene, as well as the extant *E. talpinus* and *E. fuscocapillus*. It was revealed that the enamel of molars of these species has the same structure as the enamel of Cricetidae and it belongs to three types described by Koenigswald (1980): radial, tangential, and lamellar. Radial enamel is the prevailing type in *Ellobius*, which is the initial form in the evolutionary process of other types. According to Kilic et al. [1997], radial enamel can also be divided into three groups (I, II, and III) by the arrangement of the interprismatic matrix (IPM) and prismatic enamel (PE) in its structure. The first type is characterised by an almost linear arrangement of IPM and PE, whereas the second type is reticulate, and the third one is always located near the enamel-dentin junction (EDJ) and is connected to dentin, the matrix of enamel formation. It was shown that in the lineage of the subgenus *Ellobius* and in the formation of the species *E. talpinus* the second type of radial enamel predominated, whereas weakly expressed lamellar enamel of various levels of evolutionary development is present only on the tips of conids (primitive and progressive enamel). In contrast, in the lineage of the subgenus *Bramus* (= *Afganomys*) and the formation of the species *E. fuscocapillus* monotypic (according to the density of IPM and PE) first type radial enamel predominates and lamellar enamel is absent. This line of development by morphological characters has traditionally been considered as progressive evolution of the genus, although (as it turned out) it is characterised by a more primitive enamel structure (lack of lamellar enamel). As a result, we were able to further substantiate the phylogeny of the genus *Ellobius* with new data from the morphologocal analysis of molars and to outline the prospects for possible use of the enamel structure as a character in the taxonomy and phylogeny of species of Cricetidae.

Cite as

Rekovets, L., V. Demeshkant. 2024. Ultrastructure of the molar enamel in representatives of the genus Ellobius (Rodentia) in the Pleistocene and Holocene of Ukraine. *Theriologia Ukrainica*, **28**: 84–94. [In English, with Ukrainian summary]

© 2024 The Author(s); Published by the National Museum of Natural History, NAS of Ukraine on behalf of *Theriologia Ukrainica*. This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY-SA 4.0), which permits unrestricted reuse, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

Ультраструктура емалі кутніх зубів у представників роду *Ellobius* (Rodentia) в плейстоцені й голоцені України

Леонід Рековець, Віталій Демешкант

Резюме. Представлено нові дані про ультраструктуру емалі корінних зубів вибраних вимерлих та сучасних представників роду *Ellobius* (Arvicolinae, Rodentia) з плейстоцену півдня Східної Європи, переважно з території України. Це вимерлі види: *E. tiliguliensis*, *E. paleotalpinus*, *E. tarchankutensis*, *E. tauricus*, *E. melitopoliensis* та деякі вимерлі популяції *Ellobius talpinus* з пізнього плейстоцену, а також сучасні види: *E. talpinus* і *E. fuscocapillus*. Встановлено, що емаль їх зубів відповідає структурі емалі Cricetidae і відноситься до трьох, описаних раніше Кьонігсвальдом (1980), типів: радіальна, тангенціальна та ламелярна. Переважаючою в структурі *Ellobius* є радіальна емаль як вихідна для формування в процесі еволюції її інших типів. Згідно з даними Кіліка з кол. (1997) вона теж поділяється на три типи (I, II, III), за способом укладення міжпризматичної матриці (IPM) та призматичної емалі (PE) в структурі цієї емалі. Перший тип має переважно лінійчату структуру укладення IPM та PE, другий — сітчастоподібну, третій — завжди розміщений біля емаль-дентинової границі (EDJ) та поєднаний з дентином — матрицею формування емалі. Показано, що в філетичній лінії підроду *Ellobius* та становлення виду *E. talpinus* домінуючим у структурі радіальної емалі є її другий тип, а на вершинах конідів зубів є слабо виявлений ламелярний тип емалі різного еволюційного рівня (примітивна та прогресивна емаль). В той час як у філетичній лінії підроду *Bramus* (= *Afganomys*) та становлення виду *E. fuscocapillus* переважаючою є монотипова (за щільністю структури IPM та PE) радіальна емаль першого типу та відсутність ламелярної емалі. Цю лінію розвитку за морфологічними ознаками традиційно розглядали як прогресивна в еволюції роду, але (як виявилося) вона має примітивну структуру емалі (брак ламелярної емалі). В підсумку вдалося додатково обґрунтувати філогенію роду *Ellobius* новими даними морфологічного аналізу зубів та окреслити перспективи можливого використання структури емалі як ознаки для цілей таксономії і еволюції видів Cricetidae.

Ключові слова: *Ellobius*, емаль, радіальна структура, ламелярна структура, плейстоцен, філогенез.

Introduction

The remains of *Ellobius* species are consistently encountered in Pleistocene deposits across many locations in the southern part of Eastern Europe. This is evidenced by numerous publications starting from the second half of the 20th century, which have been included in the catalogue of *Pleistocene Fauna of Ukraine* [Krokhmal & Rekovets 2010] and literature reviews on palaeomammalogy [Kovalchuk 2013]. Fossil remains of this genus are not rare and, in some cases, are even dominant, such as in the Crimea [Rekovets 1994 *a–b*], serving as indicators of arid climate and reflecting the existence of steppe ecosystems in the landscapes of that time.

An analysis of the literature indicates that in Eastern Europe a succession of several *Ellobius* species occurred at the beginning of the Pleistocene, including *E. tiliguliensis*, *E. paleotalpinus* (= *E. kujalnikensis*), *E. tarchancutensis*, and *E. tauricus*, which appeared almost simultaneously from the east and the Mediterranean region [Topachevsky, 1963, 1965 *a–b*; Nesin & Nadachowski 2001; Rey-Rodríguez *et al.* 2021]. Their remains in archaeozoological sites are often identified as '*Ellobius* species', i.e. without species identification.

Phylogenetically, the genus originates from a group of morphologically similar taxa predominantly known from the Pliocene of Western Europe (*Ungaromys*, *Betfiomys*, and *Germanomys*) [Topachevsky & Rekovets 1982; Rey-Rodríguez *et al.* 2021]. It is most likely that these taxa are related to the Mediterranean subgenus *Bramus*, while the ancestors of the subgenus *Ellobius* may be forms originating from Asia [Topachevsky & Rekovets 1982].

The identification of fossil remains of extinct forms is primarily based on the characteristics of molars, which exhibit distinct morphological gaps. This enabled the identification of a new *Ellobius* species, *E. pomeli* (established by A. Tesakov), for the studied region of Europe during the Middle Pleistocene (Tiraspol faunal complex, MQR 7 chronozone), as a phylogenetic intermediary between

E. tarchancutensis and *E. lutescens*. For extant species, genetic [Coskun 2016; Charakheloo & Kivanc 2003] and molecular [Kuprina *et al.* 2023] differentiation criteria have been developed. Additionally, the ecological and morphological features of the most widespread species in the studied region of Europe are relatively well studied [Coskun 2016; Artemieva 2022; Korobchenko 2008; Korobchenko *et al.* 2008, 2014].

The most comprehensive information on the phylogenetic relationships of *Ellobius* taxa during the Pleistocene, reflected in monophyletic lineages (morphological clades) and their schematics, was provided in earlier publications [Topachevsky & Rekovets 1982; Rekovets 1994 *a–b*]. A brief analysis of the data suggests that the evolution of the genus *Ellobius* in Eastern Europe includes at least four phyletic lineages that define the development of modern species: *tancrei*, *talpinus*, *fuscocapillus*, and *lutescens*. The primary morphological features of molars considered were size, presence/absence of a prismatic fold on m1, degree of track development, root development level, crown height, and simplification of M3.

The goal of this study was to introduce additional criteria—specifically, the morphological characteristics of the ultrastructure of molar enamel—to characterise the evolution of the genus *Ellobius*. This analysis encompassed both extinct (*E. tiliguliensis*, *E. paleotalpinus*, *E. tarchancutensis*, *E. tauricus*, and *E. melitopoliensis*) and extant (*E. talpinus*, *E. fuscocapillus*) species. The objective stemmed from the hypothesis that enamel structure, as a highly functional trait, could provide supplementary evidence for existing taxonomic and phylogenetic diversity, not only within *Ellobius* but also across rodents (Rodentia) as a whole.

General information about teeth enamel of mammals

As an integral component of the digestive system and a defensive mechanism, teeth serve as the first point of contact (following movements and gaits) between an organism's body and the external environment. The formation of enamel, dentin, and cement structures in teeth occurs through the activity of odontoblasts (ameloblasts and cementoblasts), which collectively form the dental and enamel structures within the periodontal complex [Du Toit 2008]. Dentin is known to act as a matrix for the production of radial enamel with the involvement of ameloblasts.

Enamel is classified into three primary structural types: radial, tangential, and lamellar. These types differ in the arrangement of their crystals, which contribute to the stratification of the enamel structure within its boundaries, the enamel-dentine junction (EDJ), and the outer enamel surface (OES). The main structural components of enamel are the interprismatic matrix (IPM) and the prisms of the prismatic enamel (PE), which can exhibit various organisational modifications depending on taxonomic and functional factors [Koenigswald & Sander 1997].

In Arvicolinae, radial enamel is considered the simplest form (with uniform distribution of IPM and PE) and is viewed as the ancestral structure from which other types evolved. It is paragenetically and functionally connected to the derived forms. Based on prism arrangement, radial enamel is subdivided into three types [Kilic *et al.* 1997 *a–b*].

> Type I consists of elongated and almost parallel IPM, interspersed with crystals or bundles of PE (Fig. 1 *b–c*). Type II features a reticulated arrangement of IPM with PE prisms, which are generally coarser than the IPM (Fig. 1 *a*). Type III, characterised by coarse IPM and a narrow band of PE, is always located near the EDJ and is consistently associated with dentin, which serves as the primary source for enamel formation (Fig. 1 *c–d*).

The morphological stability of radial enamel is determined by genetic characteristics, while the noticeable variability of tangential and lamellar enamel is influenced additionally by functional requirements, which play a crucial role in dietary specialisation [Herrmann, 2002; Korobchenko & Zagorodniuk 2008]. Lamellar enamel represents a highly modified and advanced form of radial enamel, exhibiting significant structural variability (both primitive and advanced forms). It is always found on the anterior walls of tooth conids (T 1–9) near the EDJ boundary and is absent on their posterior walls, where tangential enamel is consistently present near the OES boundary and is not associated with dentin [Koenigswald *et al.* 1994].

Material and Methods

The material for this study consisted of a series of molar teeth of both extinct and extant species of the genus *Ellobius* from the Pleistocene and Holocene. These specimens are part of the collection of the Department of Palaeontology of the National Museum of Natural History, NAS of Ukraine (Kyiv). A total of 14 molar teeth from upper and lower jaws (two teeth per species) were analysed and compared. The ultrastructure of the teeth was studied using a Zeiss® EVO LS 15 scanning electron microscope at the University of Wrocław (Poland).

The study employed established and tested methodologies for specimen preparation and experimental procedures [Koenigswald 1980; Demeshkant & Rekovets 2021] and involved the creation of a corresponding digital database. The primary structural elements of enamel types (IPM and PE) were visually compared and analysed using computer images (photographs), and the results were summarised in the form of conclusions. Additionally, comparisons were made with ecologically similar fossorial forms from the genera *Anomalomys* and *Spalax* [Nowakowski *et al.* 2018]. The study also incorporated the naming conventions for molar tooth elements in Arvicolinae and the stratigraphic scheme of the Pleistocene proposed by Krokhmal *et al.* [2023: fig. 2–3]. In the text and the figures (Fig. 1–9), the following abbreviations were used:

BSA, LSA—names of conids according to Krokhmal *et al.* [2023: fig. 1]; D—dentin; EDJ—enamel-dentine junction; IPM—interprismatic matrix; L—lamellar enamel; OES—outer enamel surface; PE—prismatic enamel; PL—primitive lamellar enamel; PLEX—prismless external layer of enamel; PT—primitive tangential enamel; R—radial enamel (types I, II, and III); and T—tangential enamel.

Results

The first insights into the enamel structure of *Ellobius* were published in the monographs by Koenigswald [1980] and Kalthoff [2000], while later studies primarily focused on the mechanics of teeth during burrowing and foraging. In general, the enamel of *Ellobius* molars is composed predominantly (90%) of radial enamel. A significantly smaller proportion (around 5–7%) consists of primitive lamellar enamel, described as 'diskreter lamellenschmelz' [Koenigswald 1980: figs 11, 26], while tangential enamel or irregular enamel may sporadically appear on certain conids. According to our research, this enamel structure is characteristic of both extinct and extant representatives of the genus. However, it simultaneously exhibits distinct structural features.

Genus *Ellobius* Fischer, 1814

In the Palearctic, the genus is divided into two subgenera—*Ellobius* s. str. (four species) and *Bramus* (= *Afganomys*) (two species)—and there are 9 extinct species of the genus. The structure of tooth enamel in representatives of both groups, which belong to six species from the Pleistocene of Ukraine, is considered.

Subgenus *Ellobius* Fischer, 1914

In Ukraine, one modern species of the subgenus exists (*Ellobius talpinus*) and four extinct species (*E. tiliguliensis*, *E. tauricus*, *E. palaeotalpinus*, and *E. melitopoliensis*) and one subspecies (*E. t. palaeoucrainicus*) have been described.

Ellobius tiliguliensis Topachevsky & Rekovets 1982, (Tylihul), MIS 63–64 (Fig. 1)

The species was described from the Tylihul locality near the village of Morske (Tylihul Estuary), early Pleistocene, early Taman faunas [Topachevsky & Skoryk 1977]. It occupies a basal position in the phylogenetic scheme of the genus [Topachevsky & Rekovets 1982: fig. 1]. Across all tooth conids and along their perimeter within the boundaries of the enamel-dentine junction (EDJ) and the outer enamel surface (OES), highly structured radial enamel of the first (linear arrangements of IPM and PE) and second (a mesh-like arrangement of IPM and PE) types predominates. The third type, located near the EDJ boundary, is well-developed (thick IPM with nearly absent PE), demonstrating a close association with dentine ameloblasts (Fig. 1 *a–c*).

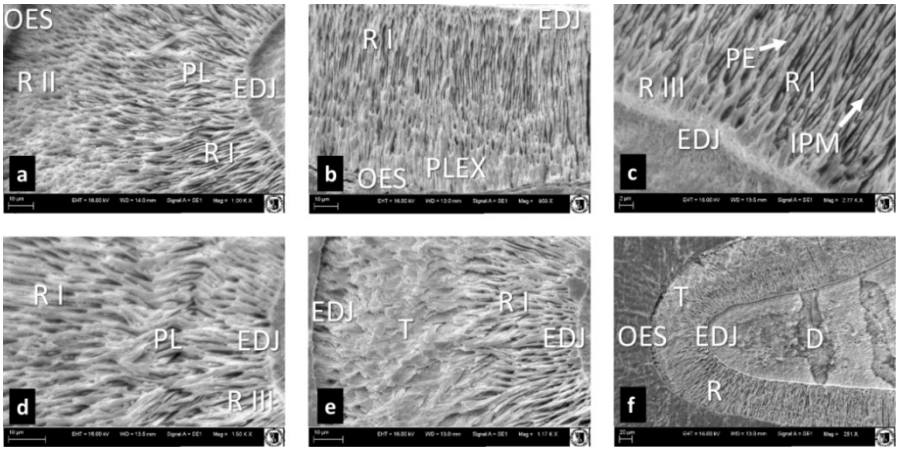


Fig. 1. Enamel structure in *Ellobius tiliguliensis*, early Pleistocene, Tylihul.

Рис. 1. Структура емалі у *Ellobius tiliguliensis*, ранній плейстоцен, Тилігул.

A notable feature of the enamel structure in this species is the presence of barely visible crystals of primitive lamellar enamel among the prisms of radial enamel at the apical tips of the conids (BSA, LSA), exhibiting a specific interwoven structure of irregular IPM enamel (Fig. 1 *d*). A similar enamel structure for this type in *Ellobius* was also noted by Koenigswald [1980: fig. 26]. However, the most distinctive characteristic of the enamel in *Ellobius tiliguliensis* is the well-developed, albeit primitive tangential enamel on the LSA 1 conid. This tangential enamel is strikingly similar to the irregular enamel typical of Ochotonidae, which is a rare feature for the genus in general (Fig. 1 *e–f*). Additionally, the local presence of irregular PLEX-type enamel near the OES boundary was observed (Fig. 1 *b*).

Ellobius palaeotalpinus Schevtschenko, 1965, Taman faunal complex, MIS 22–62 (Figs. 2–3)

In the literature, this species is also known as *Ellobius kujalnikensis* Topachevsky 1965. This name continues to appear in publications even after its synonymisation in 1982. The species is recognised in two chronopopulations: the early Taman chronopopulation (*E. p. palaeotalpinus*, Kryzhanivka, Taman faunal complex Zhevakhova Hora[1]) and the late Taman chronopopulation (*E. p. progressus*, Nohaisk[2]) [Topachevsky & Rekovets 1982].

Ellobius palaeotalpinus (s. str.) Schevtschenko, 1965 (Zhevakhova Hora), MIS 36–62 (Fig. 2). The species differs from the *E. tiliguliensis* by a denser arrangement of radial enamel prisms between the boundaries of the EDJ and OES, a rather weak development of primitive lamellar enamel on the cusps of the conids, and the absence of tangential enamel type (Fig. 2 *c*). Another distinguishing feature is the weakly expressed first-type enamel, with the second type being dominant, while the third type is notably developed, showing a dense connection with the dentin (Fig. 2 *a–b*). Near the OES boundary, a well-developed layer of unstructured PLEX-type enamel is observed (Fig. 2 *d*).

Ellobius palaeotalpinus progressus Topachevsky 1973 (Nohaisk), MIS 22–35 (Fig. 3). The structure of radial enamel prism arrangement and its characteristics are quite similar to those of the nominal subspecies (Fig. 3 *a–b*). The main distinction lies in the weak development of primitive lamellar enamel on the cusps of the LSA and BSA conids, which exhibits a more advanced weaving pattern of prisms compared to the nominal subspecies (Fig. 2 *c*; Fig. 3 *c*). Additionally, the subspecies from Nohaisk has a poorly developed layer of third-type enamel near the EDJ boundary. Overall, this species is characterized by the dominance of second-type enamel with a mesh-like structure and the presence of primitive lamellar enamel, named as ‘Little ordered lamellar enamel’ [Koegigswald 1980: fig. 11]. The PLEX-type is rather weakly developed.

[1] The Zhevakhova Hora locality (= Zhevakhova Gora) is near the city of Odesa.
[2] Since 1964 as Prymorsk, in Berdiansk Raion of Zaporizhzhia Oblast.

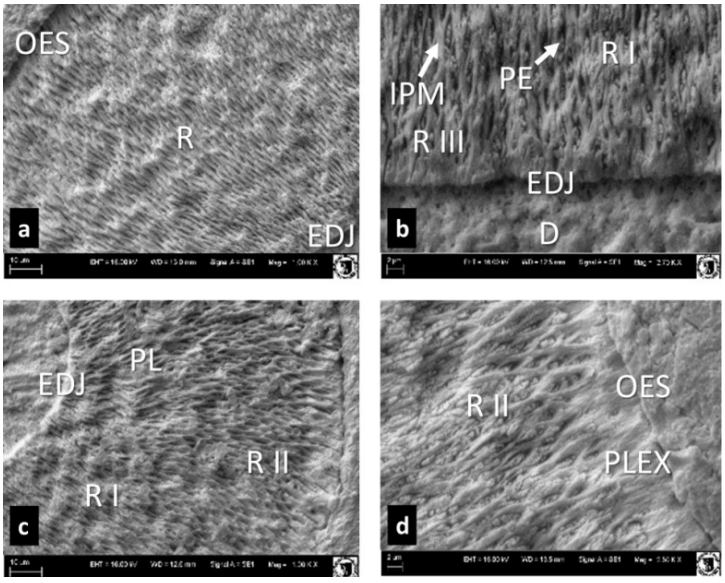


Fig. 2. Enamel structure in *Ellobius palaetalpinus* (s. str.), early Pleistocene, Zhevakhova Hora.

Рис. 2. Структура емалі у *Ellobius palaetalpinus* (s. str.), ранній плейстоцен, Жевахова гора.

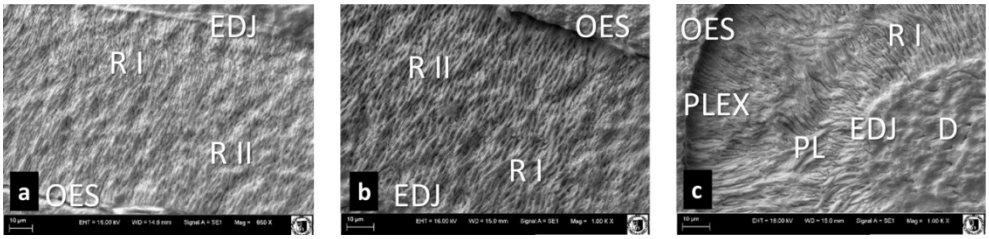


Fig. 3. Enamel structure in *Ellobius palaeotalpinus progressus*, late early Pleistocene, Nohaisk.

Рис. 3. Структура емалі у *Ellobius palaeotalpinus progressus*, пізній ранній плейстоцен, Ногайськ.

Ellobius tauricus Topachevsky 1965 (Tarkhankut), MIS 36–40 (Fig. 4)

The species was described from the late Tamansk faunas of the Eopleistocene of the Crimea, specifically from the Tarkhankut locality [Topachevsky 1973]. In terms of structure and characteristics, the tooth enamel of this species is more similar to that of *Ellobius tiliguliensis*. It features a distinctly developed first-type enamel with parallelly arranged IPM and elongated PE prisms. The second-type enamel, with a mesh-like structure, is also well developed, while the third-type enamel is weakly represented (Fig. 4 *a–b*). Lamellar enamel and PLEX are virtually absent (Fig. 4 *c*).

On one of the external conids (BSA 3) near the OES boundary, irregular enamel is clearly observed (similar to that in Ochotonidae) and is quite comparable to the primitive tangential type found in some *Allophaiomys* (Fig. 4 *d*). This type of enamel was also noted in *E. tiliguliensis* (Fig. 1 *e–f*). Based on these features, the enamel of this species is distinctly different from that of *E. palaeotelpinus* and more similar to that of *E. tiliguliensis*.

Ellobius melitopoliensis Topachevsky 1973 (Tychonivka, Luzanivka), MIS 20-21 (Fig. 5)

The species was described from the Tiraspol faunas of the middle Pleistocene, Tykhonivka, in southern Ukraine [Topachevsky 1973]. Overall, the enamel structure of this species is quite similar to that of *E. palaeotalpinus*, with a predominance of the second-type enamel (Fig. 5 *a*).

However, it shows a possibly more advanced development of lamellar enamel, although it resembles irregular enamel (Fig. 5 *b–c*). The third-type enamel is moderately developed and closely integrated with dentin. In the enamel structure, IPM elements dominate, while PE prisms are arranged in lens-shaped bundles. The third-type enamel and PLEX are weakly represented.

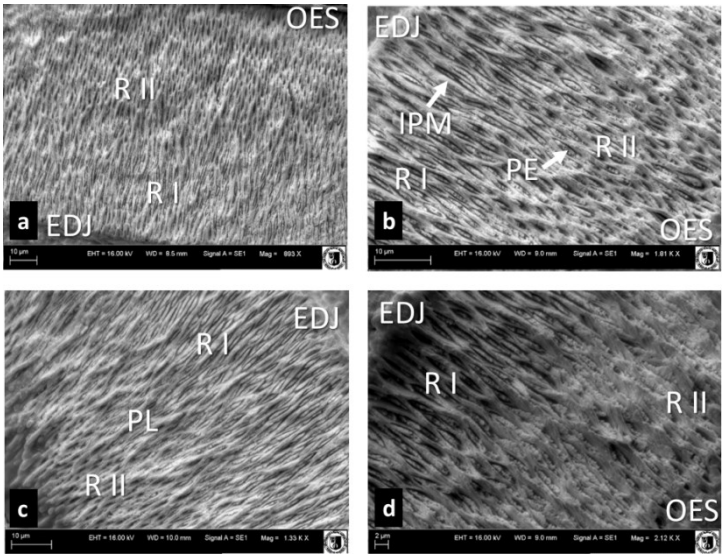


Fig. 4. Enamel structure in *Ellobius tauricus*, early Pleistocene, Tarkhankut.

Рис. 4. Структура емалі *Ellobius tauricus*, ранній плейстоцен, Тарханкут.

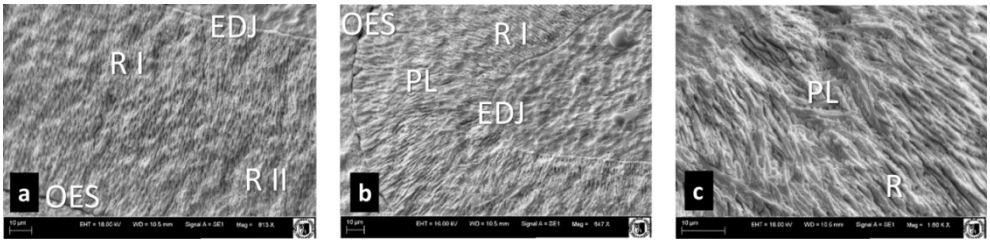


Fig. 5. Enamel structure in *Ellobius melitopoliensis*, middle Pleistocene, Luzanivka.

Рис. 5. Структура емалі у *Ellobius melitopoliensis*, середній плейстоцен, Лузанівка.

Ellobius talpinus palaeoucrainicus Rekovets, 1985 (Dnipro alluvium, Late Pleistocene), MIS 4–5 (Fig. 6)

The subspecies was described from modern alluvial deposits of the Lower Dnipro based on the morphology of molar teeth [Rekovets 1985]. The enamel of this subspecies does not fundamentally differ from that of the extant species (Fig. 6 *a–b*). The third-type enamel is weakly developed, and lamellar enamel is primitive, appearing primarily on the walls of the tooth cones (Fig. 6 *c–d*). PLEX-type enamel is also poorly developed. A comparison was made with *Ellobius talpinus* from cave deposits in the Crimea (Emine-Bair-Khosar) dated to the Late Pleistocene. No significant differences in the enamel structure were found. In general, in the extinct forms of the subgenus *Ellobius*, second-type radial enamel predominates, while lamellar enamel is relatively weakly expressed.

Ellobius talpinus Pallas 1770, recent, Lower Dnipro area (Fig. 7)

The enamel of teeth of the extant species from the western part of its range (Ukraine) exhibits typical subgeneric characteristics with a predominance of the second-type enamel (Fig. 7 *a–c*) and a relatively progressive lamellar type. This type is present throughout the periphery of the cusps in the form of primitive (on the cusps' walls, Fig. 7 *b, f*) and more progressive (on the cusp tips, Fig. 7 *d–e*) variations. The lamellar enamel appears at the boundary between the first and second types of radial enamel, especially near the EDJ boundary as enlarged and tilted bundles of prisms towards the cusp tips (Fig. 7 *g–h*). The progressive structure is characterised by a higher level of prism bundling and extends onto the front and back walls of the cusp tips. The PLEX enamel type is present (Fig. 7 *i*), and the third-type enamel is weakly developed (Fig. 7 *a, d*). All these enamel features are typical of the modern *E. talpinus* species. A preliminary analysis suggests that the enamel of the extant species compared to the described extinct species shares similar characteristics but with more advanced features, especially for the lamellar enamel.

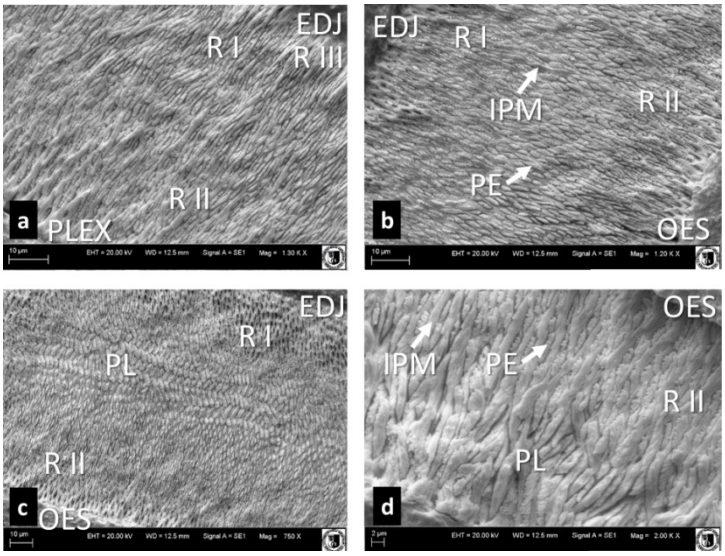


Fig. 6. Enamel structure in *Ellobius talpinus palaeoucrainicus*, Late Pleistocene, Middle Dnipro alluvium.

Рис. 6. Структура емалі у *Ellobius talpinus palaeoucrainicus*, пізній плейстоцен, алювій Середнього Дніпра.

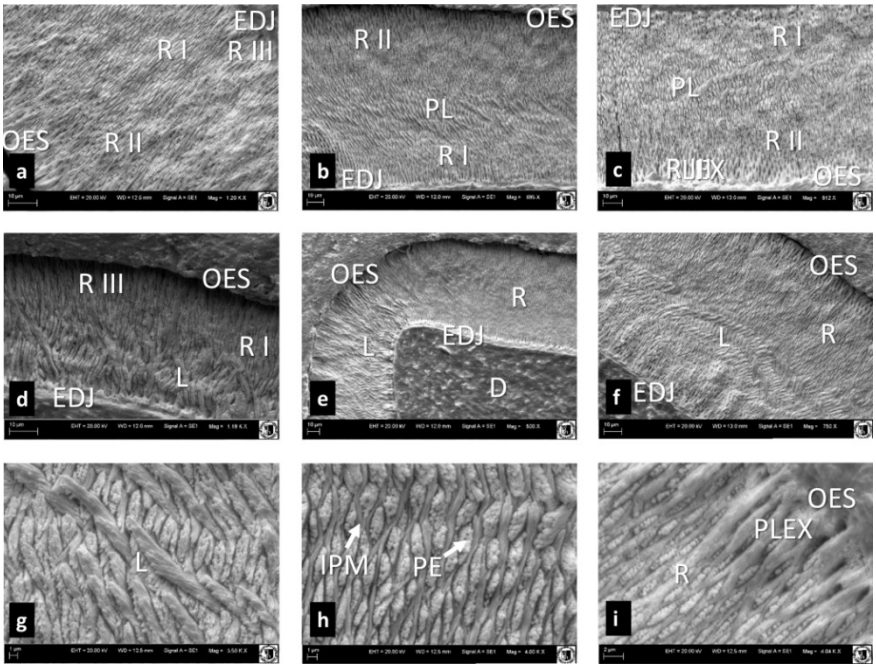


Fig. 7. Enamel structure in *Ellobius talpinus*, recent, western part of the range, Ukraine.

Рис. 7. Структура емалі у *Ellobius talpinus*, сучасний, західна частина ареалу, Україна.

Subgenus *Bramus* (= *Afganomys*) Pomel 1892

There are two modern species known outside of Ukraine (*Ellobius fuscocapillus*, *E. lutescens*) and two extinct species (including one from Ukraine, *E. tarchancutensis*, the enamel of which has been studied).

Ellobius tarchancutensis Topachevsky 1973 (Tarkhankut, Zhevakhova Hora), MIS 36–40 (Fig. 8)

The species belongs to a different evolutionary lineage of the genus, as indicated by morphological features and data from previous studies [Topachevsky & Rekovets 1982; Gharakheloo & Kivans 2003], as well as our analysis of enamel ultrastructure.

The species is known from the Taman faunas of the Crimea (Tarkhankut) and the Black Sea coastal region of Odesa (Zhevakhova Hora), middle Eopleistocene. This species is considered ancestral to modern *E. fuscocapillus* and possibly *E. lutescens*. The enamel of the extinct species exhibits

the typical structure of the genus but with certain unique characteristics. Within the EDJ and OES boundaries, the enamel is dominated by that of the first type with linearly and densely arranged IPM and PE. Near the EDJ boundary, there is a weakly visible layer of third-type enamel (Fig. 8 *a–b, d*). The primitive lamellar (?) enamel, more reminiscent of primitive tangential enamel, is barely noticeable on the hypoconid of m1 (BSA 1) (Fig. 8 *c*). Its structure does not form the intertwining typical of lamellar enamel, with IPM prisms arranged in a leaf-like and somewhat irregular (chaotic) manner closer to the EDJ.

Notable features of the enamel of this extinct species include monotypy (mainly only the first type) and a dense structure with elongated and not thickened IPM and lens-shaped bundles of PE (Fig. 8 *a–b, d*). The enamel differs from that of species of the *Ellobius* subgenus in its monotypic construction, weak development of IPM and PE, linearly and parallelly arranged, low mesh structure, and near-absence of lamellar enamel. The presence of tangential enamel is unclear.

Ellobius fuscocapillus Blyth 1843, recent, from the Eastern Caspian area (Fig. 9)

This species from the Caspian region differs from other species of the genus by having somewhat progressive features (absence of prismatic fold, high coronoid process, high level of ridges, etc.) and, together with *E. lutescens*, forms an independent lineage [Topachevsky & Rekovets 1982].

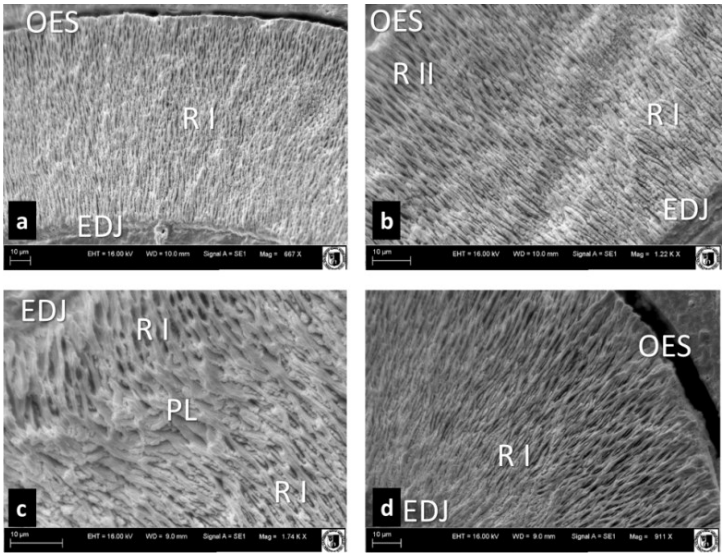


Fig. 8. Enamel structure in *Ellobius tarchankutensis*, early Pleistocene, Tarkhankut.

Рис. 8. Структура емалі у *Ellobius tarchankutensis*, ранній плейстоцен, Тарханкут.

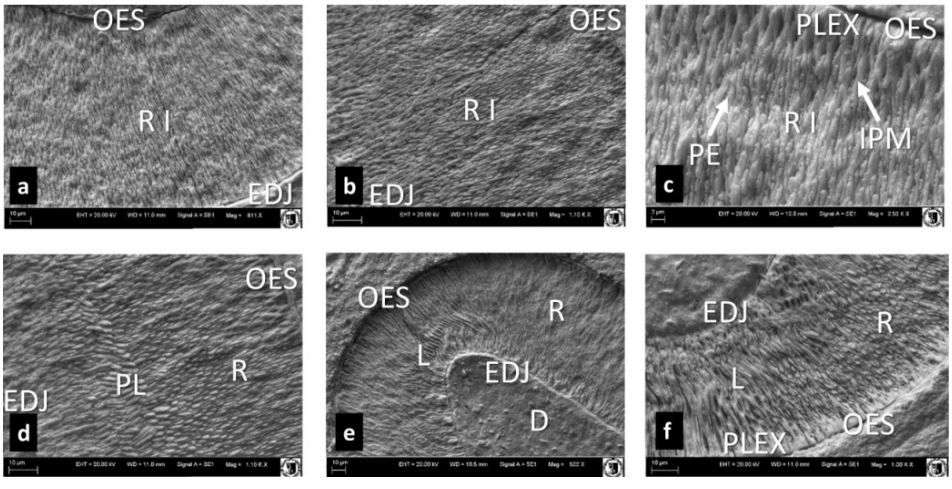


Fig. 9. Enamel structure in *Ellobius fuscocapillus*, recent, Eastern Caspian area.

Рис. 9. Структура емалі у *Ellobius fuscocapillus*, сучасний, Східний Каспій.

In the enamel structure, it is quite similar to the extinct *E. tarchancutensis*, which is also confirmed by our studies, while at the same time differs from *E. talpinus* and other species of the subgenus *Ellobius*. The species is characterised by a monotypic enamel structure, similarity in IRM arrangement and prisms of PE, and weak development of the third-type enamel near the EDJ (Fig. 9 *a–b*). The difference between them also lies in the fact that in the modern species the enamel on the apices of the cones is lamellar, which should be attributed to the progressive type (Fig. 9 *e–f*), but, at the same time, there is also enamel of primitive type on the walls of the cones (Fig. 9 *d*).

The PLEX-type enamel is notably developed (Fig. 9 *c, f*). The fact of the evolutionary formation of lamellar enamel (possibly through a stage of irregular enamel) in this monophyletic lineage (clade) is well-known in the literature [Koenigswald 1980: fig. 70].

Discussion

The results of the conducted studies have allowed us to establish and trace the evolutionary variability of such an apparently stable trait as the enamel structure of molars within the phylogenetic lineage of the genus *Ellobius* in Eastern Europe during the Pleistocene. Once again, it has been confirmed that enamel has its species-specific structural characteristics and patterns of morphological transformations over time [Koenigswald 1980: fig. 70], as well as dependencies on functional loads. The enamel structure predominantly features radial enamel (first and second types), with less developed primitive lamellar enamel, and occasionally unstructured tangential enamel, along with PLEX-type enamel or other irregular forms. The latter type is also characteristic of Ochotonidae [Rabiniak *et al.* 2017] and Spalacidae [Nowakowski *et al.* 2018], which exhibit a *Bramus*-like arrangement of radial enamel (dense arrangement of the first type).

For previously established clades within the genus *Ellobius* [Topachevsky & Rekovets 1982], specific enamel structures have been noted, which might indicate morphological (and possibly phylogenetic) relationships among the examined forms. For example, the similarity between *E. tiliguliensis* and *E. tauricus* is observed in the almost 50 : 50 ratio of the first (linear type) and second (reticulated type) types of radial enamel, while in other species of this branch, including *E. talpinus*, the second type predominates. In species of the subgenus *Ellobius* (starting from *E. tiliguliensis*), we observe the emergence and progressive development of lamellar enamel over time, an increase in the density of IRM and PE arrangements in radial enamel, and the presence of PLEX-type enamel. Based on these traits, the species *E. tauricus* shows differences and diverges from the lineage of *E. talpinus* at the level of *E. tiliguliensis*, rather than at the level of *E. palaeotalpinus* [Topachevsky & Rekovets 1982: fig. 1].

The evolutionary branch of *E. tarchancutensis–E. fuscocapillus* in the subgenus *Bramus*, although considered more progressive than the previous one, does not exhibit lamellar enamel as a progressive feature of the subgenus *Ellobius*. Moreover, *Bramus* is characterised by a monotypic structure of radial enamel (predominantly only the first type). In this context, it would be interesting to compare the enamel of *E. pomeli* (middle Pleistocene) and the extant *E. lutescens*, which currently is not feasible.

In sum, we can conclude that for the existing phylogenetic scheme of the genus *Ellobius*, based on morphological traits, scientific reliability has been confirmed, substantiated by additional morphological features, which are the structural components of molar enamel. These data also support the views that Miocene–Pliocene species of the genera *Ungaromys*, *Stachomys*, and *Germanomys*, which are considered as possible ancestors of *Ellobius*, have a small amount of primitive lamellar enamel on the apices of cones, a trait found even in some modern species, for example, *Prometheomys*. It has been confirmed that enamel structure as a morphological trait can be utilised in the practice of taxonomy and systematics of various evolutionary forms.

Acknowledgements

The authors are grateful to I. Zagorodniuk for helpful advice regarding the content of the manuscript, as well as to the reviewers for their useful notes. The authors thank Z. Barkaszi for editing and proofreading the manuscript.

Declarations

Funding. The authors received no financial support for the research and publication of this article.

Conflict of interests. The authors have no conflicts of interest that are relevant to the content of this article.

Handling of materials. Collection specimens were handled according to the regulations of the respective housing institution.

References

Artemieva, O. 2022. Ecology of the northern mole vole (Ellobius talpinus) in the central regions of its range: characteristics of habitats in areas of the species` occurrence. *Theriologia Ukrainica*, **23**: 87–109. CrossRef

Coskun, Y. 2016. Review of unique odd chromosome-numbered underground rodent species of the Palearctic region: Ellobius lutescens Thomas 1897 (Rodentia: Cricetidae). *Turkish Journal of Zoology*, **40**: 831–841. CrossRef

Demeshkant, V., L. Rekovets. 2021. The ultrastructure of the tooth enamel of small Equus of the 'tarpan' group and their possible phylogenetic connections. *Fossil imprint,* **77 (**1): 55–72. CrossRef

Du Toit, N., S. A. Kempson, P. M. Dixon. 2008. Donkey dental anatomy. Part 2: Histological and scanning electron microscopic examinations. *The Veterinary Journal,* **176**: 345–353. CrossRef

Gharkheloo, M. M., E. Kivans. 2003. A study on the morphology, karyology and distribution of Ellobius Fisher, 1814 (Mammalia: Rodentia) in Iran. *Turkish Journal of Zoology*, **27**: 281–292.

Herrmann, N. 2002. Food-specialization and structural parameters of Dental Patterns of Arvicolinae (Rodentia, Mammalia). *Senckenbergiana lethaea,* **82 (**1): 153–166. CrossRef

Kalthoff, D. 2000. Die schmelzmikrostruktur in den incisiven der namsterartigen Nagetiere und anderer Myomorpha. *Palaeontographyca Abteilung*, **A 259**: 1–193. CrossRef

Kilic, S., P.M. Dixon, S. A. Kempson. 1997*a*. A light microscopic and ultrastructural examination of calcified dental tissues of horses: 1. The occlusal surface and enamel thickness. *Equine Veterinary Journal,* **29** (3): 190–197. CrossRef

Kilic, S., Dixon, P. M., S. A. Kempson. 1997*b*. A light microscopic and ultrastructural examination of calcified dental tissues of horses: 2. Ultrastructural enamel findings. *Equine veterinary journal*, **29** (3): 198–205. CrossRef

Koenigswald, W. V. 1980. Schmelzmuster und Morphologie in den Molaren der Arvicolidae (Rodentia). *Abhandlungen Senckenb. Naturforsch. Ges. Abt. A,* **539**: 1–29. CrossRef

Koenigswald, W., M. Sander, M. Leite, T. Mors, M. Santel. 1994. Functional symmetries in the schmelzmuster and morphology, of rootless rodent molars. *Zoological Journal of the Linnean Society,* **110**: 141–179. CrossRef

Koenigswald, W. V., P. M. Sander. 1997. Schmelzmuster differentiation in leading and trailing edges, a specific biomechanical adaptation in rodents. *In:* Koenigswald, W. V. & P. M. Sander (eds). *Tooth Enamel Microstructure*. CRC Press, 259–266. CrossRef

Korobchenko, M. 2008. Mole vole (Ellobius talpinus) on the sandy arenas of the Derkul River Valley (Rostov and Luhansk Regions). *Proceedings of the Theriological School*, **9**: 222–225. [Ukrainian]

Korobchenko, M. A., I. V. Zagorodniuk. 2008. Burrowing activity of the blind mole (Ellobius talpinus) and characteristics of its burrows. *Bulletin of Luhansk Shevchenko University,* **14** (153): 58–64. [Ukrainian]

Korobchenko, M., I. Zagorodniuk, K. Redinov. 2014. Review of the distribution and morphometric features of the blind mole rat Ellobius talpinus (Arvicolidae) in the Lower Dnipro region (Ukraine). *Proceedings of the Theriological School,* **12**: 89–101. [Ukrainian] CrossRef

Kovalchuk, O. M. 2013. *Fossil Vertebrates of Ukraine: Bibliographic Index.* Univ. knyga, Sumy, 1–232. [Ukrainian]

Krokhmal, A. I., L. I. Rekovets. 2010. *Locations of Small Mammals of the Pleistocene of Ukraine and Adjacent Territories.* LAT & K Publ. House, Kyiv, 1–330. [Russian]

Krokhmal', O., L. Rekovets, O. Kovalchuk. 2023. Biochronological scheme of the Quaternary of the south of Eastern Europe and its substantiation based on arvicoline teeth morphometrics. *Quaternary International,* **674-675**: 5–17. CrossRef

Kuprina, K., A. Smorkachova, A. Rudyk, S. Galkina. 2024. Numerous insertions of mitochondrial DNA in the genome of the northern mole vole, Ellobius talpinus. *Molecular Biology Repost*, **51**: 36. CrossRef

Nesin, V. A., A. Nadachowski. 2001. Late Miocene and Pliocene small mammal faunas (Insectivora, Lagomorpha, Rodentia) of Southeastern Europe. *Acta Zoologica Cracoviensia*, **44**: 107–135.

Nowakowski, D., L. Rekovets, O. Kovalchuk, E. Pawlina, V. Demeshkant. 2018. Enamel ultrastructure of molars in †Anomalomys gaillardi and some spalacid taxa (Rodentia, Mammalia). *Palaeontologia Electronica*, **21** (2.18A): 1–15. CrossRef

Rabiniak, E., L. Rekovets, D. Nowakowski. 2017. Dental enamel ultrastructure in Ochotona and Prolagus (Mammalia: Lagomorpha: Ochotonidae) from three late Miocene localities in Ukraine. *Palaeontologia Electronica*, **20** (3.46): 1–12. CrossRef

Rekovets, L. I. 1985. Late Pleistocene mole voles (Rodentia, Ellobius) of Ukraine. *Vestnik zoologii*, 2: 35–39. [Russian]

Rekovets, L. I. 1994a. History and phylogeny of Arvicolidae (Rodentia) in Pleistocene of Eastern Europe. *Polish Ecological Studies*, **20**: 553–558.

Rekovets L. 1994b. *Small Mammals of the Athropogene of the Southern Part of East Europe.* Naukova Dumka, Kyiv, 1–370. [Russian]

Rey-Rodríguez, I., J. Arnaud, J.-M. López-García, E. Stoetzel, C. Denys, [et al.]. 2021. Distinguishing between three modern Ellobius species (Rodentia, Mammalia) and identification of fossil Ellobius from Kaldar Cave (Iran) using geometric morphometric analyses of the first lower molar. *Palaeontologia Electronica*, **24** (1): 2–18. CrossRef

Topachevsky, V. A. 1963. New vole species (Rodentia, Microtinae) from the Upper Pliocene and Lower Anthropogene deposits of the southern Ukraine and Crimea. *Dopovidi Akademii Nauk Ukr. SSR*. No. 1: 100–103. [Ukrainian]

Topachevsky, V. A. 1965*a*. *Insectivores and Rodents of the Late Pliocene Fauna of Nogaisk*. Naukova Dumka, Kyiv, 1–163. [Russian]

Topachevsky, V. O. 1965*b*. New species of mole rats of the genus Ellobius Fischer (Rodentia, Microtidae) from the Upper Pliocene deposits of southern Ukraine and Crimea. *Dopovidi Akad. Nauk Ukr. SSR*, № 4: 515–517. [Ukrainian]

Topachevsky, V. A. 1973. *Rodents of the Taman Faunal Complex of Crimea*. Naukova Dumka, Kyiv, 1–235. [Russian]

Topachevsky V. A., L. I. Rekovets. 1982. New materials for taxonomy and evolution of Ellobius s. str. (Rodentia, Cricetidae). *Vestnik zoologii*, No. 5: 47–54. [Russian]

Topachevsky, V. A., A. F. Skoryk. 1977. *Rodents of the Early Taman Fauna of the Tyligul Section.* Naukova Dumka, Kyiv, 1–252. [Russian]

Theriologia Ukrainica, **28**: 95–101 (2024)
p-ISSN 2616-7379 • e-ISSN 2617-1120
DOI: 10.53452/TU2808

FEATURES OF DISTRIBUTION AND ECOLOGY OF THE BROWN BEAR (*URSUS ARCTOS*) IN THE CARPATHIAN NATIONAL PARK (UKRAINE)

Oleksandr Kyseliuk, Bohdanna Kalynchuk, Yurii Motruk

Key words

brown bear, Carpathian National Park, monitoring, photo traps, SMART

doi

http://doi.org/10.53452/TU2808

Article info

submitted 25.11.2024
revised 30.12.2024
accepted 30.12.2024

Language

Ukrainian, English summary

Affiliation

Carpathian National Nature Park (Yaremche, Ukraine)

Correspondence

Oleksandr Kyseliuk; Carpathian National Nature Park; 6 Vasyl Stus Street, Yaremche, Ivano-Frankivsk Oblast, 78500 Ukraine; Email: kisolek@gmail.com, orcid: 0009-0000-2064-7942

Abstract

The distribution and some ecological features of the brown bear (*Ursus arctos*) in the Carpathian National Nature Park (CNNP) in 2019–2023 are considered. The study is based on field observations and analysis of camera trap data collected by the inspectors of the park's departments and the employees of the scientific department. In particular, 157 cases of bear activity and presence were recorded, of which three cases were captured by camera traps. The results show that the brown bear prefers middle-aged spruce and fir plantations (38.7%). Bear tracks are also frequently found in middle-aged stands with dense crown closure (26.5 %), which may indicate the importance of dense forests for bears. This may be due to the fact that such forests provide sufficient food and shelter for bears. A smaller number of cases are occurrences in young and maturing stands. This may be due to the fact that such stands have not yet reached the optimal structure to meet the needs of bears. The lowest number of cases was found in pastures and hayfields. The maximum altitude at which a bear was recorded was 1696 m, and the minimum was 745 m. The highest number of observations was recorded at altitudes of 900–1000 m (31.2%), and the lowest at altitudes of 700–800 m (3.18%). According to the authors, this is due to the fact that there are no settlements at higher altitudes and the disturbance factor of animals is lower. The distribution and places of occurrence of this species in the park over the past five years are analysed. The number of bears has increased in recent years. This is obviously due to a decrease in human impact (coronavirus restrictions, martial law, and the absence of poaching). Currently, there are up to 20 bear individuals in the park. The exact number of bears is difficult to determine due to double counting and lack of coordination between neighbouring forestry enterprises and protected areas. The data presented here are important for the development of conservation strategies for the brown bear, as they allow the most favourable environments to be identified and measures for the protection and management of the park's territory to be planned.

Cite as

Kyseliuk, O., B. Kalynchuk, Y. Motruk. 2024. Features of distribution and ecology of the brown bear (*Ursus arctos*) in the Carpathian National Park (Ukraine). *Theriologia Ukrainica*, **28**: 95–101. [Ukrainian, with English summary]

© 2024 The Author(s); Published by the National Museum of Natural History, NAS of Ukraine on behalf of *Theriologia Ukrainica*. This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY-SA 4.0), which permits unrestricted reuse, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

Особливості поширення й екології ведмедя бурого (*Ursus arctos*) у Карпатському національному природному парку

Олександр Киселюк, Богданна Калинчук, Юрій Мотрук

Резюме. Розглянуто поширення та окремі екологічні особливості ведмедя бурого (*Ursus arctos*) на території Карпатського національного природного парку (КНПП) протягом 2019–2023 років. Дослідження базується на даних польових спостережень та аналізі роботи фотопасток. Збір даних проводили інспектори відділень і працівники наукового відділу Парку. Зокрема, зафіксовано 157 випадків життєдіяльності та присутності ведмедя, з яких три випадки — на фотопастки. Результати показують, що бурий ведмідь віддає перевагу середньовіковим насадженням ялини та ялиці (38,7 %). Сліди ведмедя також часто зустрічаються у середньовікових насадженнях з густою зімкнутістю крон (26,5 %), що може свідчити про важливість густих лісів для ведмедів. Бурий ведмідь віддає перевагу середньовіковим насадженням ялини та ялиці, які становлять 38,7 % від загальної кількості випадків. Це може бути пов'язано з тим, що такі ліси забезпечують достатню кількість корму та укриття для ведмедів. Менша кількість випадків — це зустрічі у молодих та пристигаючих насадженнях. Це може бути пов'язано з тим, що такі насадження ще не досягли оптимальної структури для забезпечення потреб ведмедів. Найменша кількість випадків виявлена на пасовищах та сіножатях. Максимальна висота, на якій був зафіксований ведмідь, становить 1696 м, а мінімальна — 745 м. Найбільша кількість спостережень була зафіксована на висотах 900–1000 м (31,2 %), а найменше на висотах 700–800 м (3,18 %). На думку авторів, це пов'язано з тим, що на вищих висотах немає населених пунктів і фактор турбування тварин є меншим. Проаналізовано поширення та місця зустрічей цього виду на території Парку за останні п'ять років. В останні роки чисельність ведмедя зросла. Це очевидно пов'язано із зменшенням впливу людей (короновірусні обмеження, військовий стан та відсутність браконьєрства). На даний час на території Парку знаходиться до 20 особин. Точну кількість ведмедів важко визначити через подвійні обліки та відсутність координації між сусідніми лісгоспами та природоохоронними територіями. Отримані дані є важливими для розробки стратегій збереження ведмедя бурого, оскільки дозволяють визначити найбільш сприятливі середовища та планувати заходи з охорони та управління територією Парку.

Ключові слова: ведмідь бурий, Карпатський національний парк, моніторинг, фотопастки, SMART.

Вступ

Ведмідь бурий (*Ursus arctos* Linnaeus, 1758) є видом з голарктичним ареалом і широко поширений у гірських, лісових та відкритих середовищах майже на всій Північній півкулі, і проявляє значну варіабельність у екологічних, генетичних, поведінкових і морфологічних аспектах [Marciszak *et al.* 2022].

Ці великі хижаки потребують значних територій для підтримки популяцій, що часто призводить до конфліктів з людьми [Popescu *et al.* 2017; Kaczensky *et al.* 2013a]. Розвиток житлових зон, туристичних інфраструктур та транспортних мереж має суттєвий вплив на природне середовище бурого ведмедя, що призводить до фрагментації його середовища і можливого зменшення популяції [Kaczensky *et al.* 2013b]. Це може призвести до інбридингу та завдати збитків сільському господарству, а також створити загрози для безпеки людей [Kaczensky *et al.* 2013a].

Захист ведмедя бурого має високий пріоритет у більшості європейських країн, де розробляють заходи компенсації та стратегії управління конфліктами [Psaralexi *et al.* 2022; Kaczensky *et al.,* 2013a]. Україна, згідно з Переліком видів, занесених до Червоної книги, бурий ведмідь є зникаючим видом (2021), що підкреслює необхідність ефективного моніторингу та охорони. Використання сучасних методів, таких як фотопастки і програмне забезпечення Spatial Monitoring and Reporting Tool (SMART), стає необхідною складовою наукових досліджень та стратегій управління для збереження бурого ведмедя та інших рідкісних видів.

Фотопастки дозволяють отримати інформацію про ведмедів без безпосереднього контакту, що мінімізує стрес для тварин і забезпечує більш природну поведінку під час дослідження.

Завдяки фотопасткам можливо відстежувати міграційні маршрути ведмедів та вивчати їхню соціальну структуру, що сприяє кращому розумінню їхньої екології та сприяє збереженню виду [Delisle *et al.* 2021; Green *et al.* 2023; Kanazawa *et al.* 2024]. SMART є потужним інструментом для моніторингу та управління природними ресурсами, включаючи дослідження рідкісних видів, і дозволяє збирати, зберігати та аналізувати великі обсяги даних про ведмедів. Це дозволяє вивчати території, які часто використовуються ведмедями, та їхні міграційні маршрути [Cronin *et al.* 2021].

Моніторинг популяцій ведмедя бурого у Карпатському національному природному парку (КНПП) є важливим інструментом для розроблення стратегій збереження і управління цим видом, а також для забезпечення безпеки мешканців регіону.

Матеріали та методи

Карпатський національний природний парк розташований на території Івано-Франківської області України і займає площу 50,5 тис. га, з яких 38,3 тис. га знаходяться в постійному користуванні. Парк простягається на 55 км з півночі на південь і на 20 км із заходу на схід. Більша частина Парку розташована на висотах від 500 до 2000 м; найвища гора — Говерла (2061 м). КНПП розміщений у найвищих секторах Чорногірського та Ґорґанського масивів. Основна частина парку включає верхів'я річки Прут та її притоки, а інша частина знаходиться в басейні Чорного Черемошу.

Збір даних проводили інспектори відділень і працівники наукового відділу Парку. Моніторинг здійснювали незалежно від пори року на всій території Парку. З 2019 по 2021 рік визначення місця зустрічі чи життєдіяльності виду визначалося за допомогою квартально-видільної сітки, де вказувалися номер кварталу і виділу. Для подальшої обробки ці дані були переведені у відповідні координати і занесені до бази даних SMART. За 2022 і 2023 збір даних відбувався за допомогою програми SMART. Моніторинг вели за такими категоріями даних: спостереження самого звіра, реєстрації слідів, посліду, мертвих тварин, голосу, схованок.

Облік за допомогою фотопасток здійснювали протягом двох основних моніторингових сезонів – зимовий (з першого грудня по перше квітня) та літній (з першого червня по перше жовтня). Загалом в обидва сезони використовували по 40 фотопасток, які було розподілено по всій території установи: 20 одиниць «Cuddeback E3», налаштованих на режим зйомки «фото» з мінімальним інтервалом роботи датчика руху; 20 одиниць «UO Vision GLORY LTE», налаштованих на режим зйомки «відео» з мінімальним інтервалом роботи датчика руху.

Під час зимового моніторингу фотопастки встановлювали на перетинах стежок і були направлені безпосередньо на місця ймовірних переходів. Висота розташування — 1,5 м. Літній моніторинг здійснювався за методикою поділу території Парку на умовні квадрати розміром 2,5 х 2,5 км, в центрах яких розміщувалися фотопастки на висоті 50 см, при цьому прилади були направлені строго на північ. Протягом обох сезонів камери монтували на відстані 2–10 м від ймовірних місць проходу звіра, залежно від рельєфу та рослинних умов місця встановлення. Схему розміщення фотопасток на території КНПП представлено на рис. 1.

Для визначення висоти ділянок над рівнем моря, на яких зустрічалися ведмеді, використовували координати, отримані з програми SMART. Ці координати були введені у Explore Google Earth, що дозволило точно визначити висоту над рівнем моря кожної точки зустрічі. Після цього висоти були проаналізовані для виявлення діапазонів висот, на яких найчастіше реєстрували ведмедів.

Основні типи екосистем та вікові групи лісових насаджень були визначені за даними проекту організації Карпатського національного природного парку. Для зіставлення координат місць зустрічей ведмедя з типами екосистем та віковими групами лісових насаджень використовувалася програма QGIS (Quantum Geographic Information System). Ця програма дозволила інтегрувати та аналізувати геопросторові дані для більш точного визначення екосистемних характеристик місць перебування ведмедя.

Результати та обговорення

За період моніторингу зафіксовано 157 випадків життєдіяльності та присутності ведмедя бурого, з них три випадки зафіксовано за допомогою фотопасток. Розподіл слідів бурого ведмедя по природоохоронних науково-дослідних відділеннях (ПНДВ) Парку представлено в табл. 1. Як слідує з цих даних, найбільша кількість випадків життєдіяльності ведмедя відмічена на хребтах у Чорногорі, менше у середній частині Парку.

За даними досліджень попередніх років ведмідь бурий виявлений на території Женецького, Говерлянського, Підліснівського і Високогірного ПНДВ (дані за 2001 р.[1]). За період моніторингу на території Женецького ПНДВ не виявленого жодного сліду.

Кількість зустрічей за роками представлено в табл. 2. З цих даних слідує, що останні роки чисельність ведмедя зросла. Це очевидно пов'язано із зменшенням впливу людей (короновірусні обмеження, військовий стан та відсутність браконьєрства). Карти розподілу реєстрацій ведмедя за роках на території Парку представлені на мапах (рис. 1). Як видно, з наведених матеріалів ведмідь бурий найчастіше зустрічається у середній частині парку у середньому на висотах 1000 м н.р.м. та високогірних, мало відвідуваних територіях.

Протягом усього періоду зафіксовано 8 випадків безпосереднього спостереження ссавця. У 2019 р. на території Ворохтянського ПНДВ було два випадки. У 2020 році зафіксовано одну зустріч у Високогірному ПНДВ. У 2023 році спостереження відбулося на території Татарівського ПНДВ, також за допомогою фотопасток було зафіксовано ведмедя бурого на території Підліснівського, Високогірного та Бистрецького ПНДВ (рис. 2).

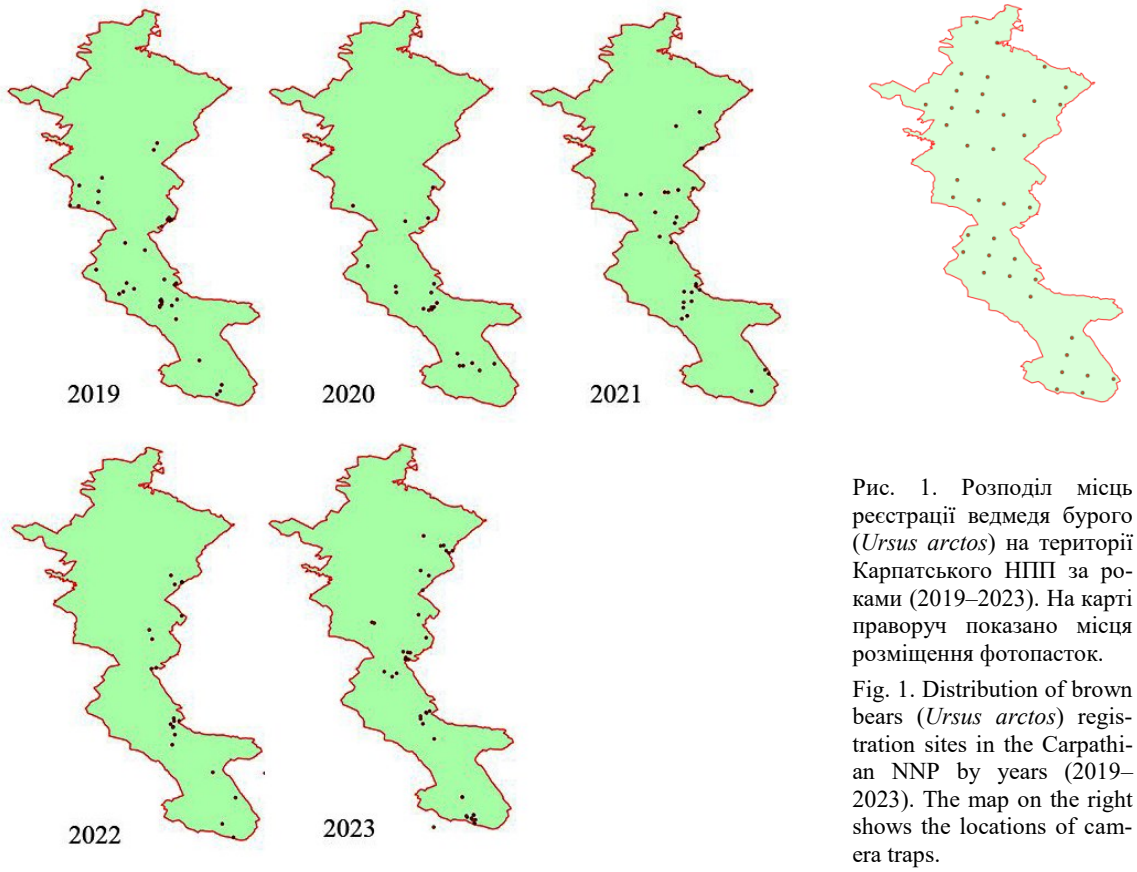


Рис. 1. Розподіл місць реєстрації ведмедя бурого (*Ursus arctos*) на території Карпатського НПП за роками (2019–2023). На карті праворуч показано місця розміщення фотопасток.

Fig. 1. Distribution of brown bears (*Ursus arctos*) registration sites in the Carpathian NNP by years (2019–2023). The map on the right shows the locations of camera traps.

[1] Літопис природи КНПП. Книга 15 (2001). Державний обліковий номер 0201U5690 в УкрІНТЕІ.

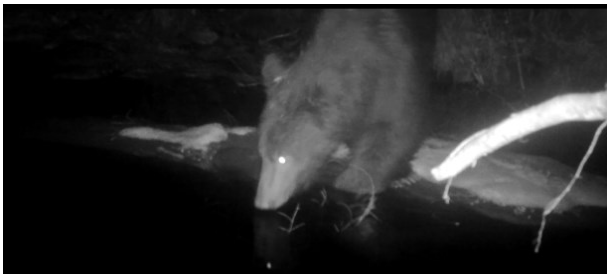


Рис. 2. Фрагмент відео з фотопастки, яка зафіксувала ведмедя бурого на території Високогірного відділення Парку.

Fig. 2. A video screenshot from a camera trap that captured a brown bear in the Vysokohirnyi department of the park.

Таблиця 2: Кількість зустрічей бурого ведмедя по роках

Table 2. Number of brown bear sightings by year

Рік	2019	2020	2021	2022	2023
Кількість випадків	37	22	28	25	45

Таблиця 1. Розподіл випадків життєдіяльності бурого ведмедя по відділенням Карпатського НПП

Table 1. Distribution of brown bear sightings in the Carpathian NNP by departments

Відділення (ПНДВ)*	Випадків	Відділення (ПНДВ)*	Випадків	Відділення (ПНДВ)*	Випадків
Бистрецьке	49	Ворохтянське	31	Татарівське	15
Високогірне	19	Говерлянське	15	Чорногірське	10
Вороненківське	8	Підлісніївське	8	Неподалік Парку	2

* Жодної зустрічі у відділеннях Женецьке, Яблунецьке, Ямнянське, Яремчанське.

Дослідження іноземних вчених показало, що бурий ведмідь тримається до населених пунктів ближче ніж на 10 км [Bartoń *et al.* 2019]. Використовуючи QGIS, ми визначили, що найближчі сліди ведмедя знаходилися на відстані 175 м від житлового будинку.

Протягом періоду дослідження сліди життєдіяльності бурого ведмедя були виявлені на різних висотах. Дані можна переглянути в табл. 3. Дані спостережень показують, що найнижча висота, на якій був зафіксований бурий ведмідь, становить 745 м (28.10.2023), а найвища — 1696 м (7.05.2021). Майже аналогічні дані наведені у дослідженнях румунських науковців, які демонструють, що ведмідь бурий піднімався на висоту приблизно 1634 м, а мінімальна висота, на яку опускався вид, була 234 м [Pop *et al.* 2018].

На рис. 3 представлено графічне відображення частоти зустрічей бурого ведмедя на різних висотах, що дозволяє наочно оцінити розподіл цих зустрічей по висотах. Як видно з цих даних, найчастіше ведмедя бурого можна зустрічати на висотах 900–1000 м (31, 21 %), а найменше на висотах 700–800 м н. р.м. (3, 18 %). Ми думаємо, що це з тим що на вищих висотах не має населених пунктів і менший фактор турбування тварин. Детальний аналіз поширення бурого ведмедя на території Карпатського НПП показав, що сліди тварин найчастіше зустрічалися у лісових масивах, поблизу гірських потоків та річок (табл. 4).

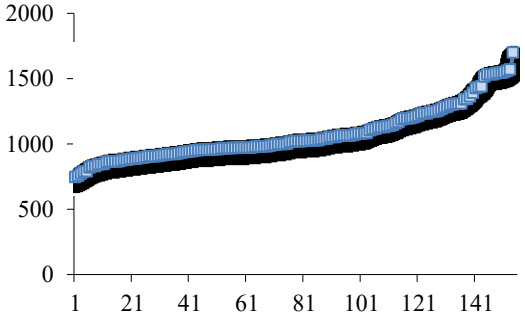


Рис. 3. Графічне відображення частоти зустрічей бурого ведмедя (*Ursus arctos*) на різних висотах у Карпатському НПП (2019–2023 рр.). Вісь абсцис — порядковий номер запису, вісь ординат — висота над рівнем моря.

Fig. 3. Graphical representation of the frequency of meetings of brown bears (*Ursus arctos*) at different altitudes in the Carpathian National Park (2019–2023). Abscissa axis: current number of records; ordinate axis: height above sea level.

Таблиця 3. Розподіл випадків життєдіяльності ведмедя бурого за висотою над рівнем моря
Table 3. Distribution of brown bear sightings by altitude

Висота	Випадків	%	Висота	Випадків	%
745–800	5	3,18	1100–1200	15	9,55
800–900	21	13,38	1200–1400	22	14,01
900–1000	49	31,21	1400–1745	13	8,28
1000–1100	32	20,38	Разом	–	100,00

Таблиця 4. Екосистеми та групи віку лісових насаджень, в яких були виявлені сліди ведмедя бурого
Table 4. Ecosystems and age groups of forest stands in which brown bear tracks were found

Основні типи екосистем	Групи віку лісових насаджень	Додаткові відомості	Кількість випадків	Відсоток випадків
Ялина, ялиця	молодняк	з незімкненими кронами	4	2,58
	–«»–	з зімкненими кронами	17	10,96
	середньовікові	з незімкненими кронами	60	38,71
	–«»–	з зімкненими кронами	41	26,45
	–«»–	Насадження на сирих і мокрих ґрунтах	1	0,65
	пристигаючі	Насадження на сухих? ґрунтах	8	5,16
	–«»–	Насадження на сирих і мокрих ґрунтах	1	0,65
	стиглі та перестигаючі	–«»–	1	0,65
Бук, явір	середньовікові	з незімкненими кронами	4	2,58
	–«»–	з зімкненими кронами	1	0,65
	пристигаючі	–«»–	2	1,29
Осика, вільха сіра	стиглі та перестигаючі	Насадження на сирих і мокрих ґрунтах	1	0,65
Чагарники	середньовікові	–	2	1,29
	пристигаючі	–	4	2,58
Пасовища	–	–	6	3,87
Сіножаті	–	–	2	1,29
Разом	–	–	155	100,0

Згідно з дослідженнями в інших регіонах, зокрема в Чорнобильській зоні, ведмідь бурий часто зустрічається в лісах з великою кількістю повалених дерев та у стиглих грабово-дубових та осикових лісах [Gashchak *et al.* 2016]. Оптимальним середовищем для бурого ведмедя є лісові екосистеми. Найбільша кількість реєстрацій слідів ведмедя зафіксована у вологих буково-ялицевих та смерекково-букових лісах. У гірському масиві Ґорґан ведмідь найчастіше зустрічається у вологих кедрових лісах, а у високогір'ї Карпат — у вологих високогірних смерекових та гірськососнових лісах [Dykyy & Shkvyria 2015].

З результатів, наведених у табл. 4, видно, що ведмідь бурий віддає перевагу середньовіковим насадженням ялини та ялиці, які становлять 38,7 % від загальної кількості випадків. Це може бути пов'язано з тим, що такі ліси забезпечують достатню кількість корму та укриття для ведмедів. Також значна частина випадків (26,5 %) фіксується у середньовікових насадженнях з зімкнутістю крон, що може свідчити про важливість густих лісів для ведмедів.

Поряд з тим, відмічено меншу кількість випадків у молодих та пристигаючих насадженнях. Це може бути пов'язано з тим, що такі насадження ще не досягли оптимальної структури для забезпечення потреб ведмедів. Також незначна кількість випадків виявлена на пасовищах (3,9 %) та сіножатях (1,3 %), що свідчить про низьку привабливість таких екосистем для бурого ведмедя. Переважна кількість слідів ведмедя зафіксована поблизу гірських потоків та річок, що вказує на важливість водних ресурсів для даного виду. Сліди на луках та в чагарниках виявлялися значно рідше, що може свідчити про те, що такі середовища не є основними для перебування ведмедів.

У Карпатському НПП протягом 1987 по 1992 роки обліковано 5–9 ведмедів, а з 1994 по 1999 роки — 9–11 особин [Kyseliuk 2000]. На даний час, за оцінками авторів, на території Парку мешкають до 20 особин. Чисельність оцінено шляхом екстраполяції та аналізу поданих даних спостерігачами. При проведені аналізу враховувались особливості рельєфу території, близькість проживання людей та сітку туристичних маршрутів по території. Точну кількість ведмедів важко визначити через подвійні обліки (обліки один і тих самих тварин різними обліковцями або на різних ділянках) та відсутність координації між сусідніми лісгоспами і природоохоронними територіями.

Подяки

Автори вдячні працівникам Служби державної охорони та працівникам наукового відділу КНПП за сприяння у проведенні дослідження.

Декларації

Фінансування. Дослідження проведено в рамках виконання програми Літопису природи Карпатського НПП за рахунок бюджетних коштів, а також при фінансовій підтримці Франкфуртського зоологічного товариства (Німеччина) та ГО «Global conservation» (США).

Конфлікт інтересів. Автори не мають жодних конфліктів інтересів, які могли вплинути на зміст статті.

Поводження з матеріалом. Дослідження проведено з дотриманням вимог чинного законодавства України щодо роботи на території заповідних об'єктів і щодо роботи з живим матеріалом.

References

Bartoń, K. A., T. Zwijacz-Kozica, F. Zięba, A. Sergiel, N. Selva. 2019. Bears without borders: Long-distance movement in human-dominated landscapes. *Global Ecology and Conservation*, **17**: e00541. CrossRef

Cronin, D. T., A. Dancer, B. Long, A. J. Lynam, J. Muntifering, [et al.]. 2021. Chapter 10: Application of SMART software for conservation area management. *In: Conservation technology*. Oxford University Press, 203–223. CrossRef

Delisle, Z. J., E. A. Flaherty, M. R. Nobbe, C. M. Wzientek, R. K. Swihart. 2021. Next-generation camera trapping: systematic review of historic trends suggests keys to expanded research applications in ecology and conservation. *Frontiers in Ecology and Evolution*, **9**: 617996. CrossRef

Dykyy, I. V., M. G. Shkvyria (eds). 2015. *Brown bear (Ursus arctos): Conservation Issues and Population Research in Ukraine*. Sik Group Ukraine LLC, Kyiv, 1–135. [Ukrainian] ISBN 978-617-7092-57-4

Gashchak, S., Y. Gulyaichenko, N. A. Beresford, M. D. Wood. 2016. Brown bear (Ursus arctos L.) in the Chornobyl Exclusion Zone. *Proceedings of the Theriological School*, **14**: 71–84. CrossRef

Green, S. E., P. A. Stephens, M. J. Whittingham, R. A. Hill. 2023. Camera trapping with photos and videos: implications for ecology and citizen science. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, **9** (2): 268–283. CrossRef

Kaczensky, P., Chapron, G. von Arx M., Huber D.. 2013a . Status, management and distribution of large carnivores – bear, lynx, wolf and wolverine in Europe. Part 1. *In: Status of Large Carnivores in Europe – Update 2012*. European Commission, 1–72. CrossRef

Kaczensky, P., G. Chapron, M. von Arx, D. Huber. 2013b. Status, management and distribution of large carnivores – bear, lynx, wolf and wolverine in Europe. Part 2 (country summaries). *In: Status of Large Carnivores in Europe – Update 2012*. European Commission, 1–200. CrossRef

Kanazawa, S., K. Nomura, K. Tani, Y. Ishibashi, M. Tsukano, [et al.]. 2024. Using camera traps to assess body condition of brown bears in Hokkaido. *Ursus*, **2024** (35e7): 1–12. CrossRef

Kyseliuk, O. I. 2000. Current state and ways of protection of predatory animals in the Carpathian NNP. *In: Large mammals of the Carpathians. Materials of the International Conference.* Siversia, Ivano-Frankivsk, 34–35. [Ukrainian]

Marciszak, A., J. Wagner, R. Kyselý, L. Matyaszczyk, M. Roblíčková, [*et al.*]. 2022. The Late Pleistocene history of the brown bear Ursus arctos Linnaeus, 1758 in the Czech Republic. *Radiocarbon*, **64** (6): 1483–1499. CrossRef

Pop, I. M., L. Bereczky, S. Chiriac, R. Iosif, A. Nita, [et al.]. Movement ecology of brown bears (Ursus arctos) in the Romanian Eastern Carpathians. *Nature conservation*, **26**: 15–31. CrossRef

Popescu, V. D., R. Iosif, M. I. Pop, S. Chiriac, G. Bouroș, B. J. Furnas. 2017. Integrating sign surveys and telemetry data for estimating brown bear (Ursus arctos) density in the Romanian Carpathians. Ecology and Evolution, **7** (18): 7134–7144. CrossRef

Psaralexi, M., M. Lazarina, Y. Mertzanis, D.-E. Michaelidou, S. Sgardelis. 2022. Exploring 15 years of brown bear (Ursus arctos)–vehicle collisions in northwestern Greece. *Nature Conservation*, **47**: 105–119. CrossRef

Theriologia Ukrainica, **28**: 102–112 (2024)
p-ISSN 2616-7379 • e-ISSN 2617-1120
DOI: 10.53452/TU2809

SPECIES DISTRIBUTION MODELLING USING MAXENT: OVERVIEW AND PROSPECTS

Yuliia Novoseltseva

Key words

MaxEnt model, geographic range analysis, environmental factors

doi

http://doi.org/10.53452/TU2809

Article info

submitted 19.12.2024
revised 23.12.2024
accepted 30.12.2024

Language

Ukrainian, English summary

Affiliations

Taras Shevchenko National University of Kyiv (Kyiv, Ukraine)

Correspondence

Yuliia Novoseltseva; Taras Shevchenko National University of Kyiv, 60 Volodymyrska Street, Kyiv, 01033 Ukraine;
Email: julianovoseltseva1909@gmail.com;
orcid: 0009-0005-0095-7069

Abstract

Niche modelling of species has become increasingly important in the context of accelerating climate change and anthropogenic impacts on the biosphere. One such tool for predicting the potential distribution of species is the maximum entropy method (MaxEnt). This method is particularly valuable when working with biodiversity data collected from herbaria and museum collections, as such data typically only contain information about where a species has been recorded, rather than where it is absent. It is precisely this feature of MaxEnt that makes it an indispensable tool for biodiversity research based on historical data. This allows for the reconstruction of historical species ranges, the detection of changes in their distribution, and the forecasting of future trends, namely the prediction of potential ranges, the assessment of the impact of climate change and anthropogenic pressure, and the development of effective biodiversity conservation strategies. This article provides a brief overview of the MaxEnt software's operating principle, its capabilities, and limitations. In particular, it analyses the impact of data quality on modelling results and considers various approaches to assessing the importance of ecological factors for species distribution. One of the key issues discussed in the article is the problem of sampling bias. Sampling bias arises because data on the presence of species are often collected non-randomly and depend on the accessibility of the locality, the interests of researchers, and other factors. This can lead to distortions in modelling results. Various methods can be used to correct these biases, such as the bias grid method and the background points method. Another important aspect is the choice of the territory for the background sample. It should be taken into account that when using projections where cells have different areas, MaxEnt may give incorrect results. The article also emphasises the need for cautious interpretation of modelling results. Assessing niche models solely based on AUC (area under ROC curve) can be misleading, therefore, for a more reliable assessment of variable importance, it is worth supplementing it with permutation importance and the jackknife method. Examples of modelling for various groups, including mammals of the Ukrainian fauna, were considered.

Cite as

Novoseltseva, Y. 2024. Species distribution modelling using MaxEnt: overview and prospects. *Theriologia Ukrainica*, **28**: 102–112. [In Ukrainian, with English summary]

© 2024 The Author(s); Published by the National Museum of Natural History, NAS of Ukraine on behalf of *Theriologia Ukrainica*. This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY-SA 4.0), which permits unrestricted reuse, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

Моделювання поширення видів засобами MaxEnt: огляд і перспективи

Юлія Новосельцева

Резюме. Моделювання екологічних ніш видів набуває все більшої актуальності в контексті зростаючих темпів зміни клімату та антропогенного впливу на біосферу. Одним із таких інструментів для прогнозування потенційного ареалу видів є метод максимальної ентропії (MaxEnt). Цей метод особливо цінний під час роботи з даними про біорізноманіття, зібраними в гербаріях та музейних колекціях, оскільки такі дані, як правило, містять інформацію лише про місця, де вид був зареєстрований, а не про місця його відсутності. Саме така особливість MaxEnt — робить його незамінним інструментом для дослідження біорізноманіття на основі історичних даних. Це дає змогу реконструювати історичні ареали видів, виявляти зміни в їхньому поширенні та прогнозувати майбутні тенденції, а саме передбачати потенційні ареали, оцінювати вплив кліматичних змін та антропогенного тиску, а також розробляти ефективні стратегії збереження біорізноманіття. Стаття присвячена короткому розгляду принципу роботи програми MaxEnt, її можливостей та обмежень. Зокрема, аналізується вплив якості даних на результати моделювання, а також розглядаються різні підходи до оцінювання важливості екологічних факторів для розподілу виду. Одним із ключових питань, що розглядаються в статті, є проблема зміщення вибірки. Зміщення вибірки виникає через те, що дані про присутність видів часто збираються не випадковим чином, а залежать від доступності місцевості, інтересів дослідників та інших факторів. Це може призвести до спотворення результатів моделювання. Для корекції цих зміщень можуть бути використані різні методи, такі як метод сітки зміщень та метод фонових точок. Іншим важливим аспектом є вибір території для фонового зразка. Необхідно враховувати, що при використанні проекцій, де клітинки мають різну площу, MaxEnt може давати некоректні результати. Стаття також наголошує на необхідності обережної інтерпретації результатів моделювання. Оцінка моделей ніш виключно за AUC (площа під ROC-кривою) може бути оманливою, тому для більш надійної оцінки значимості змінних варто доповнювати її показниками важливості перестановки та методом jackknife. Розглянуто приклади моделювання щодо різних груп, зокрема і ссавців фауни України.

Ключові слова: модель Maxent, аналіз географічних ареалів, фактори середовища.

Вступ

Моделювання поширення видів є потужним інструментом у сучасній екології та біогеографії. Воно дає змогу прогнозувати зміни ареалів видів у відповідь на кліматичні зміни, антропогенний вплив та інші фактори. Однак, точність таких моделей значною мірою залежить від якості та повноти даних, що використовуються. Класичні методи моделювання поширення видів зазвичай базуються на даних про присутність та відсутність видів у певних локаціях. Ці дані дають змогу виявити асоціації між поширенням виду та екологічними факторами, такими як клімат, рельєф, тип ґрунту тощо. Однак, такий підхід має певні обмеження. Інформація про відсутність виду в певній локації часто є менш надійною, ніж дані про його присутність. Це пов'язано з тим, що відсутність виду може бути наслідком не лише відсутності відповідних умов, але й недостатньої вибірки, помилок у визначенні тощо [Elith *et al.* 2011].

З огляду на зазначені обмеження, в останні роки з'явилися нові методи моделювання поширення видів, які базуються виключно на даних про присутність видів. Особливе значення це має для музейних колекцій та гербаріїв. Ці установи зберігають унікальні дані про минуле та сучасне біорізноманіття, які можуть бути використані для реконструкції історичних ареалів видів, виявлення змін у їхньому поширенні та прогнозування майбутніх тенденцій [Phillips & Dudík 2008]. Одним із таких методів є метод максимальної ентропії — MaxEnt [Phillips *et al.* 2006]. MaxEnt — це програмне забезпечення, яке займає своє місце серед лідерів в аналізі розподілу видів та їх взаємодії з біо- і геокліматичними градієнтами. Крім цієї програми, існують й інші відомі програми для подібних аналізів, такі як ENMTools, Ecospat, і Biomod2. Кожна з цих програм має свої особливості та переваги, що дозволяє дослідникам обирати найкращий інструмент для конкретного завдання.

Його основна ідея полягає в тому, щоби побудувати модель розподілу виду, яка максимально відповідає наявним даним про місця, де вид був зареєстрований, але водночас не робить жодних додаткових припущень про розподіл виду там, де він не був знайдений. Іншими словами, модель намагається знайти найпростіше пояснення спостережуваного розподілу виду. Однією з найважливіших сфер застосування MaxEnt є прогнозування змін в ареалах видів в умовах зміни клімату, фрагментації середовищ існування та інших антропогенних впливів [Yackulic *et al.* 2013]. Ідея MaxEnt вперше виникла в Центрі біорізноманіття та збереження при Американському музеї природної історії (AMNH) завдяки державно-приватному партнерству між AMNH та AT&T-Research [Phillips 2017].

MaxEnt — це потужний інструмент для моделювання потенційного розподілу видів, особливо корисний, коли відсутні дані про місця, де вид точно не трапляється. Він дає змогу побудувати модель, яка максимально відповідає наявним даним про присутність виду. Однак, як і будь-який інший метод, MaxEnt має свої обмеження [Phillips 2017]. У нашій статті ми зосередимося на тому, яких правил слід дотримуватися для отримання точних результатів моделювання та як працювати з програмою.

Принцип роботи програми

Запуск програми

Програмне забезпечення MaxEnt створене для моделювання видових ніш і розподілу шляхом застосування техніки машинного навчання під назвою моделювання максимальної ентропії та є безплатною. Завантажити програму ви можете на сайті Американського музею природної історії (http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/) [Phillips 2017].

MaxEnt оцінює поширення (географічний ареал) виду, знаходячи розподіл, який має максимальну ентропію (тобто є найближчим до географічно рівномірного) з урахуванням обмежень, що випливають з умов навколишнього середовища в зареєстрованих місцях появи. Обмеження визначені в термінах «характеристик» (змінних навколишнього середовища, таких як температура, і простих функцій цих змінних, таких як квадратичні члени), і вимагають, щоб середнє значення кожної характеристики відповідало середньому значенню вибірки [Phillips *et al.* 2017].

Детальний посібник із використання пропонує покрокову інструкцію зі встановлення та запуску програми [Phillips 2017], у нашій статті ми зупинимося на основних моментах.

Для запуску програми вам необхідно надати файл знахідок присутності (знахідок) виду (або кількох видів) та каталог (папку) з файлами, що містять растрові сітки ASCII (у форматі ESRI.asc), кожна з яких описує змінну середовища. Усі сітки мають мати однакові географічні межі та розмір комірки (тобто всі заголовки файлів ASCII мають ідеально відповідати один одному). До прикладу кліматичні зміні середовища, які можна використати для моделювання, доступні на сайті WordClim (https://www.worldclim.org/). Важливо зазначити, що перед використанням шарів у дослідженні, їх необхідно кадрувати до меж досліджуваної території за допомогою ГІС-програм.

Модель MaxEnt пропонує чотири різні способи представлення результатів прогнозування: необроблений, кумулятивний, логістичний та cloglog. Кожен із цих форматів має свої особливості та інтерпретацію.

- Необроблений формат є найпростішим форматом, який являє собою безпосередньо значення експоненціальної моделі MaxEnt. Він відображає відносну придатність кожної точки простору для виду, але не має прямої інтерпретації як ймовірність.

- Кумулятивний формат вказує на відсоток площі, де значення моделі не перевищує заданого порогу. Він корисний для оцінки ймовірності відсутності виду в певній зоні.

- Логістичний формат: цей формат перетворює необроблені значення в діапазон від 0 до 1, що дозволяє інтерпретувати результати як ймовірності. Однак, масштабування цих ймовірностей залежить від параметрів моделі.

• Cloglog формат також перетворює необроблені значення в діапазон від 0 до 1, але має більш пряму інтерпретацію як ймовірність присутності виду. Він базується на припущенні, що в середньому на одиницю площі припадає одна особина виду.

Вибір формату виведення залежить від конкретної задачі дослідження та бажаної інтерпретації результатів. Cloglog формат є найбільш поширеним, оскільки він дає змогу отримати інтуїтивно зрозумілі оцінки ймовірності присутності виду.

Статистична обробка

Програма також передбачає статистичну обробку результатів, основним методом є площа під кривою ROC (AUC) [Fielding & Bell 1997]. Площа під ROC-кривою (AUC) є фундаментальною метрикою для оцінки ефективності моделей, які прогнозують наявність або відсутність певного явища (наприклад, виду, захворювання тощо) у певних місцях.

Інтуїтивно, AUC представляє ймовірність того, що випадково обрана точка з позитивним класом (тобто, де явище присутнє) буде оцінена моделлю як більш «позитивна», ніж випадково обрана точка з негативним класом (де явище відсутнє).

Цей показник варіюється від 0.5 (випадкове вгадування) до 1.0 (ідеальна модель) [Elith *et al.* 2011]. Однак, на практиці часто виникають ситуації, коли відсутні дані про негативний клас. У таких випадках використовують «псевдовідсутності» — випадково обрані точки з досліджуваної області, які заповнюють відсутні дані. Застосування псевдовідсутностей дозволяє оцінити AUC, але інтерпретація результатів дещо змінюється. У цьому випадку AUC показує ймовірність того, що випадково обрана точка з позитивним класом буде ранжована вище, ніж випадково обрана фонова точка (псевдовідсутність) [Phillips & Dudík, 2008].

Оцінка моделей ніш виключно за показником AUC може бути оманливою, оскільки високе значення AUC не завжди вказує на якісну модель. Вид, обмежений певними умовами або більш схильний до процесу локального вимирання, може мати низький AUC, навіть якщо модель правильно відображає його екологічні вимоги. Крім того, маніпуляції з кількістю фонових точок можуть штучно підвищити AUC, не покращуючи якість моделі. Таким чином, надмірна реляція на AUC як єдиний критерій оцінки моделей ніш може призводити до некоректних висновків і потребує перегляду [Yackulic *et al.* 2013].

Огляд результатів

Одним із ключових застосувань моделювання розподілу видів є визначення найвпливовіших факторів середовища, які впливають на поширення конкретного виду. MaxEnt, як одна з найпоширеніших моделей для вирішення цього завдання, пропонує кілька підходів до аналізу важливості змінних.

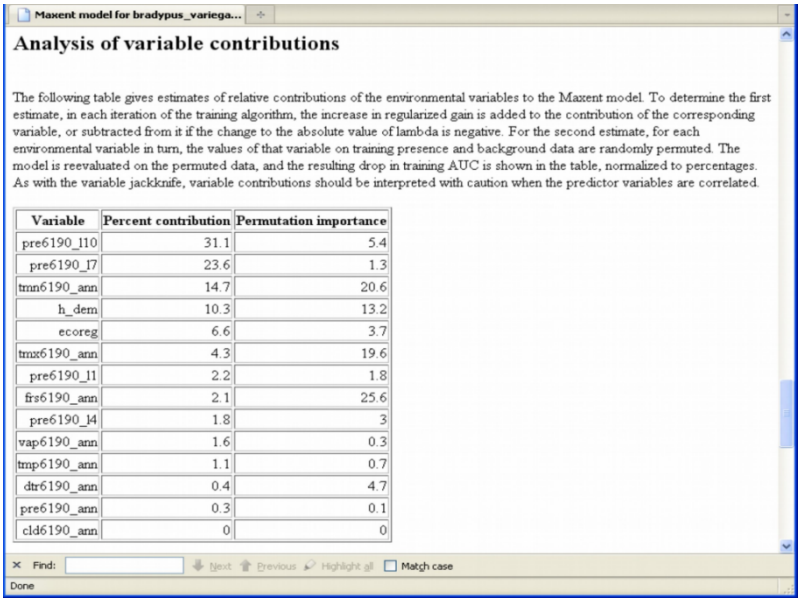
Процес навчання моделі MaxEnt передбачає ітеративне уточнення моделі (процес послідовного вдосконалення моделі шляхом багаторазового повторення певних обчислень або алгоритмів), що описує відповідність виду певним умовам середовища. На кожному кроці алгоритму модель намагається покращити свою здатність прогнозувати присутність виду, змінюючи вагові коефіцієнти, присвоєні різним змінним середовища. Ці коефіцієнти відображають ступінь впливу кожної змінної на розподіл виду. Переводячи у відсотки по закінченню навчання моделі, отримаємо таку таблицю (рис. 1).

Оцінювання внеску змінних у моделі MaxEnt має певні обмеження. Значення відсоткового внеску (другий стовпчик), що визначаються алгоритмом, можуть варіюватися залежно від обраного шляху оптимізації. Крім того, якщо змінні тісно пов'язані між собою, інтерпретація їхніх значень ускладнюється. Наприклад, висока взаємозалежність між річною кількістю опадів та кількістю опадів в окремих місяцях означає, що високий відсотковий внесок для одного з місяців не обов’язково вказує на його більшу значимість для виду.

Для більш надійної оцінки важливості змінних використовують додатковий показник — важливість перестановки (третій стовпчик). Цей показник базується на аналізі зміни якості

моделі при випадковій перестановці значень конкретної змінної. Чим сильніше знижується якість моделі після перестановки, тим важливішою є ця змінна для прогнозування розподілу виду. Цей показник є більш стійким до впливу алгоритму оптимізації та кореляцій між змінними.

Для отримання більш надійної оцінки впливу різних змінних на розподіл виду в моделі MaxEnt часто використовується метод jackknife. Якщо ви хочете використати його при моделюванні, то оберіть відповідний прапорець при запуску програми. Цей метод дозволяє зменшити вплив випадкових флуктуацій даних на оцінку важливості кожної змінної та забезпечує більш стабільні результати.


Maxent model for bradypus_variega...

Analysis of variable contributions

The following table gives estimates of relative contributions of the environmental variables to the Maxent model. To determine the first estimate, in each iteration of the training algorithm, the increase in regularized gain is added to the contribution of the corresponding variable, or subtracted from it if the change to the absolute value of lambda is negative. For the second estimate, for each environmental variable in turn, the values of that variable on training presence and background data are randomly permuted. The model is reevaluated on the permuted data, and the resulting drop in training AUC is shown in the table, normalized to percentages. As with the variable jackknife, variable contributions should be interpreted with caution when the predictor variables are correlated.

Variable	Percent contribution	Permutation importance
pre6190_l10	31.1	5.4
pre6190_l7	23.6	1.3
tmn6190_ann	14.7	20.6
h_dem	10.3	13.2
ecoreg	6.6	3.7
tmx6190_ann	4.3	19.6
pre6190_l1	2.2	1.8
frs6190_ann	2.1	25.6
pre6190_l4	1.8	3
vap6190_ann	1.6	0.3
tmp6190_ann	1.1	0.7
dtr6190_ann	0.4	4.7
pre6190_ann	0.3	0.1
cld6190_ann	0	0

Find: Next Previous Highlight all Match case

Done

Рис. 1. Відсотковий внесок кожного значення параметра [Phillips 2017].

Fig. 1. Percentage contribution of each parameter value [Phillips 2017].

Суть методу jackknife полягає в послідовному виключенні кожної змінної з набору даних і подальшому побудові моделі на основі решти змінних. Тобто, для кожної змінної створюється окрема модель, у якій ця змінна відсутня. Крім того, будується модель, що включає всі змінні, як і в базовому аналізі. Порівнюючи якість моделей, отриманих із виключенням різних змінних, з моделлю, що включає всі змінні, можна оцінити, наскільки сильно кожна змінна впливає на прогнози моделі.

Результати використання jackknife під час моделювання в MaxEnt відображаються у вигляді трьох гістограм: тест на основі тренувальних даних (тобто ті, що програма використала для навчання моделі), тестувальних даних (дані, які відклала програма для тестування моделі) та на основі AUC-приросту (дані результату статистичної обробки). Стовпці діаграми вказують наскільки кожна змінна є важливою для моделі: сині сектори — при використані лише однієї змінної, блакитні сектори — при виключенні цієї змінної з використанням усіх інших.

На рис. 2 (тест на основі тренувальних даних) бачимо, що змінна «середня кількість опадів у січні» (pre6190_l1) виявилася малоінформативною для прогнозування розподілу виду. Включення цієї змінної в модель не призвело до суттєвого покращення якості прогнозування. На противагу цьому, змінна «кількість опадів у жовтні» (pre6190_l10) продемонструвала значно більшу передбачувальну здатність, дозволяючи моделі адекватно відтворювати розподіл виду за тренувальними даними. Можна звернути увагу на те, що деякі світло-блакитні смужки довші за червону смугу, що свідчить про покращення ефективності прогнозування за відсутності відповідних змінних.

Для детальнішого аналізу того, як прогноз залежить від змінних, ми можемо використати опцію створення кривих відгуку моделі (для цього треба вибрати відповідний прапорець на початку запуску програми).

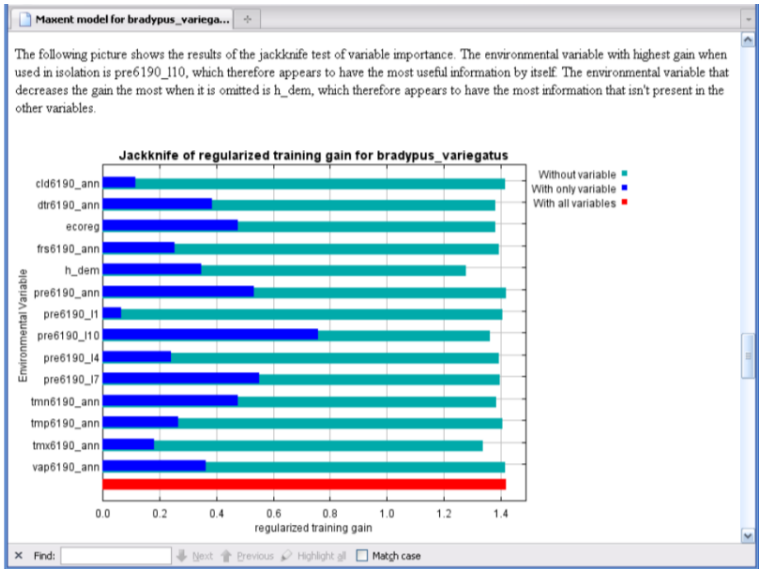


Рис. 2. Тест на основі тренувальних даних [Phillips 2017].

Fig. 2. Test based on training data [Phillips 2017].

• Перший тип кривих показує, як прогнозована ймовірність присутності виду в певній точці змінюється, коли змінюється кожна змінна середовища, зберігаючи всі інші змінні середовища на їх середньому значенні для всієї вибірки.

• Другий тип кривих, на відміну від першого, дозволяє аналізувати, як кожен показник впливає на прогнозовану ймовірність присутності, коли використовується лише він один.

На рис. 3 бачимо приклад таких кривих, значення, відображене на осі ординат, є прогнозованою ймовірністю відповідних умов, як задано форматом логістичного виводу, з усіма іншими змінними, встановленими на їхнє середнє значення для набору місць присутності. По вісі абсцис задано значення окремих показників (вологість, температура і т.д.).

Особливості застосування програми MaxEnt

Оскільки ми вже розглянули частину практичного застосування програми MaxEnt, перейдемо до оцінки її загальних можливостей та обмежень. У цьому розділі ми проаналізуємо особливості, які необхідно пам'ятати при використанні програми. Такий всебічний аналіз дозволить нам краще зрозуміти, коли і як ефективно застосовувати MaxEnt для вирішення конкретних наукових завдань.

Основна та найважливіша перевага програми це моделювання на основі лише даних про присутність. Два найпоширеніші приклади наборів даних лише про наявність — музейні зразки та гербарні записи. Такі дані зазвичай не є результатом випадкової вибірки, а відображають суб'єктивні рішення колекціонерів щодо того, які зразки збирати й де.

Наприклад, колекціонери часто віддають перевагу легкодоступним місцям, таким як узбіччя доріг, або місцям, де вид, що цікавить, уже був помічений [Pearce & Boyce 2006]. Це призводить до того, що в таких даних переважно представлені певні типи місцевостей, що спотворює загальну картину розподілу виду. Наслідки такого зміщення можуть бути серйозними. Якщо не враховувати його при побудові моделей, то отримані результати можуть бути упередженими й не відображати реальний розподіл виду. Наприклад, якщо більшість даних про вид зібрано вздовж доріг, то модель може помилково визначити дороги як оптимальне середовище існування для цього виду, навіть якщо це не так. Саме тому проблема зміщення вибірки є одним із найбільших викликів у моделюванні екологічних ніш видів за допомогою даних про присутність.

Для того, щоб врахувати ці зміщення, Філіпс та його колеги [Phillips *et al.* 2009] запропонували два методи: метод сітки зміщень та метод фонових точок.

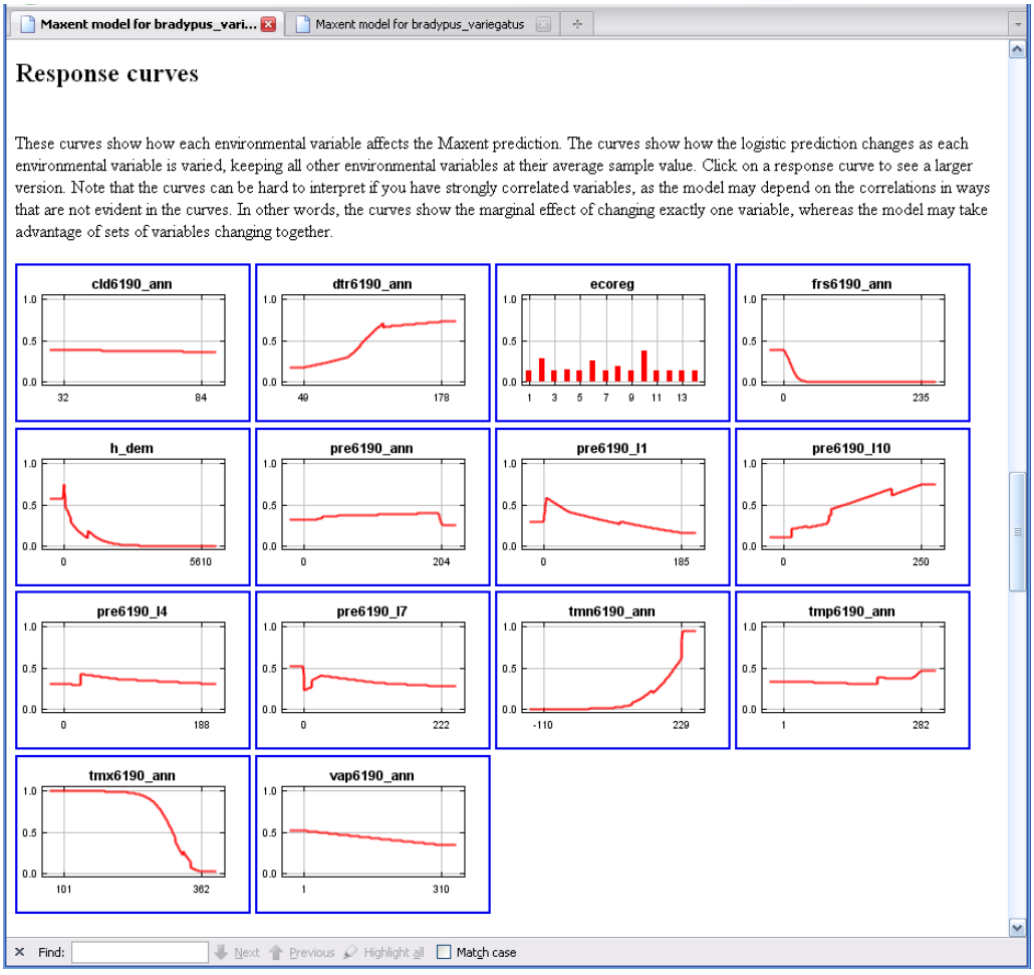


Рис. 3. Графіки відгуку моделі [Phillips 2017].

Fig. 3. Response plots of the model [Phillips 2017].

Метод сітки зміщень передбачає створення сітки, яка відображає відомі зміщення у вибірці. Наприклад, якщо відомо, що більшість зразків було зібрано вздовж доріг, то можна створити сітку, яка буде мати більшу щільність точок вздовж доріг. Ця сітка потім використовується для генерації фонових точок, які будуть враховувати відомі зміщення та скорегувати нашу модель розподілу видів. Основною проблемою цього методу є те, що інформація про зміщення вибірки часто буває неповною або відсутньою. У багатьох випадках, особливо при роботі з історичними даними, важко точно визначити, які фактори вплинули на вибір місць для збору зразків. Тому, застосування методу сітки зміщень може бути обмеженим.

Метод фонових точок передбачає використання даних про інші види, присутні в тому ж регіоні, як фонових точок. Ідея полягає в тому, що якщо інші види також зазнали впливу тих же факторів, які призвели до зміщення вибірки для фокусного виду, то використання цих даних допоможе коригувати це зміщення. Цей метод є більш гнучким, ніж метод сітки зміщень, оскільки він не вимагає детальної інформації про характер зміщення. Однак, у нього є свої обмеження. По-перше, цей метод передбачає, що всі види зазнали впливу однакових факторів, що може бути невірним. По-друге, якщо фокусний вид має дуже вузьку екологічну нішу, то може бути важко знайти інші види, які мають схожий розподіл.

Якулік з кол. [Yackulic *et al.* 2013] проаналізували 108 статтей, що опубліковані між 2008 та 2012 рр. і стосувалися моделювання поширення видів засобами MaxEnt. Вони рекомендують дотримуватися таких правил при проведенні дослідження:

1. Оцінюючи наявні дані, необхідно визначити, чи можна їх аналізувати за принципом «присутній-відсутній». Якщо ні, то слід з'ясувати, чи збір даних проводився за чіткою схемою, або ж був хаотичним. У випадку хаотичного збору, існують методи корекції таких похибок, як підвибірка або моделювання. При цьому важливо з'ясувати, чи суперечать ці похибки нашим очікуванням щодо розподілу виду. І, нарешті, варто обміркувати, чи не доцільніше розробити нову схему збору даних, яка б дозволила отримати більш точні результати.

2. Ймовірність виявлення виду під час дослідження завжди менша за одиницю і може варіюватися залежно від умов середовища. Це означає, що навіть якщо вид присутній у певній місцевості, ми можемо його не виявити. Для оцінки ймовірності появи виду, крім даних про його присутність, необхідно враховувати ймовірність виявлення. Якщо дані дозволяють використовувати моделі присутності-відсутності, то за допомогою додаткових спостережень можна оцінити як ймовірність виявлення, так і ймовірність появи виду. Однак, коли такі моделі не застосовні, а ймовірність виявлення залежить від умов середовища, для оцінки ймовірності появи необхідні більш складні моделі та додаткові дані. Якщо ж ймовірність виявлення є сталою, то існують спеціальні методи, які дозволяють оцінити ймовірність появи виду навіть за відсутності даних про відсутність, хоча точність таких оцінок може бути нижчою.

3. Перед початком моделювання необхідно сформулювати попередні припущення (апріорні гіпотези) щодо того, як розподіл виду залежить від умов середовища. Якщо ми впевнені, що ймовірність вибору місця для дослідження та ймовірність виявлення виду є стабільними, то ми можемо зосередитися на тому, як кількість особин виду змінюється залежно від різних факторів середовища. Однак, якщо ці ймовірності можуть змінюватися і ми не можемо їх точно контролювати, то нам доведеться враховувати, як ці зміни можуть впливати на нашу оцінку розподілу виду. Важливо уникати ситуації, коли ми підбираємо модель так, щоб вона підтверджувала наші попередні припущення, навіть якщо вони не відповідають дійсності.

4. Отримані в результаті моделювання залежності між даними слід ретельно перевірити на відповідність попереднім припущенням. У разі розбіжностей, необхідно сформулювати нові гіпотези, які пояснюють отримані результати, та розробити план подальших досліджень для їх перевірки.

5. Обов'язковою вимогою до наукової публікації є забезпечення можливості для інших дослідників перевірити та порівняти отримані результати. Для цього необхідно надавати детальну інформацію про використані методи, моделі та отримані дані. Зокрема, окрім візуальної презентації результатів у вигляді карт, слід включати числові характеристики моделей, такі як криві відгуку та значення параметрів. Це значно підвищить прозорість дослідження і дозволить іншим науковцям використовувати отримані результати у своїй роботі. Крім того, бажано надавати відкритий доступ до вихідних даних через онлайн-репозиторії, якщо це дозволено законодавством. Такий підхід сприяє розвитку науки й дозволяє будувати моделі на досягненнях попередніх досліджень.

Чітке окреслення територій для моделювання є таким же важливим, як і вирішення проблеми зміщення вибірки. При моделюванні екологічних ніш за допомогою MaxEnt необхідно ретельно обирати територію для фонового зразка. Необхідно враховувати, що при використанні проекцій, де клітинки мають різну площу (наприклад, WorldClim), MaxEnt може давати некоректні результати через припущення про однакову площу клітинок. Для вирішення цієї проблеми можна проектувати сітки на проекцію рівної площі, створювати сітку варіацій площі комірок або використовувати власний фоновий зразок із відповідними вагами вибірки [Elith *et al.* 2011].

Вибір ландшафту для фонового зразка також критичний [VanDerWal *et al.* 2009]. Він повинен охоплювати весь екологічний діапазон виду і виключати території, які точно не були досліджені. Для місцевих ендеміків фоновий зразок повинен включати території, де вид міг потенційно поширитися. Виключення областей зі зразка фону можна здійснити за допомогою масок. Прогнози для виключених областей можна отримати за допомогою засобів проектування, але це потребує додаткової обережності [Yackulic *et al.* 2013].

Перспективи застосування

Моделювання нішевих моделей, зокрема з використанням алгоритму MaxEnt, стало потужним інструментом у сучасній екології та біогеографії. Воно дозволяє прогнозувати потенційний ареал видів, оцінювати вплив кліматичних змін та антропогенного тиску на біорізноманіття, а також розробляти стратегії збереження видів та екосистем.

Ми розглянемо потенціал цього методу для вирішення актуальних екологічних проблем, таких як поширення інвазійних видів, аналіз змін клімату, питання збереження біорізноманіття та управління природними ресурсами.

Інвазивні види рослин і тварин є однією з найсерйозніших загроз для глобального біорізноманіття. Швидке поширення цих видів призводить до деградації екосистем, втрати біологічного різноманіття та значних економічних збитків. Тому розробка ефективних стратегій управління інвазіями є актуальним завданням сучасної екології. Одним з ключових аспектів управління інвазіями є раннє виявлення та прогнозування потенційних зон поширення інвазивних видів. Це дозволяє зосередити зусилля на профілактичних заходах та мінімізувати витрати на боротьбу з вже встановленими популяціями.

Дослідження, проведене за допомогою MaxEnt в Австралії [Wilson *et al.* 2009], дозволило виявити різну реакцію двох видів інвазивних трав на зміну клімату. Модель продемонструвала, що зміна клімату може як сприяти, так і обмежувати поширення інвазивних трав. Тропічний вид *Andropogon gayanus* розширює свій ареал, тоді як помірний вид *Nassella neesiana* скорочує його. Це свідчить про необхідність індивідуального підходу до управління кожним інвазивним видом та адаптації стратегій до очікуваних кліматичних змін.

Моделювання є потужним інструментом для виявлення рідкісних та ендемічних видів. Воно дозволяє прогнозувати потенційні місця проживання цих видів на основі даних про їх відомі локалізації та екологічні умови. Застосування MaxEnt значно підвищує ефективність пошукових робіт, допомагає зберегти біорізноманіття та розробити ефективні стратегії охорони рідкісних видів.

Моделюючи потенційний ареал за допомогою MaxEnt науковці з США [Rhoden *et al.* 2017] успішно прогнозували нові місцезнаходження і розподіл середовищ існування для двох рідкісних видів раків (*Fallicambarus harpi* та *Procambarus reimeri*) з незвичайною екологією, що поєднує наземний і водний способи життя. Під час польових досліджень, проведених за прогнозами MaxEnt, дослідники виявили нові популяції обох видів та розширили відомі межі їхнього поширення, що демонструє високу точність моделей.

Окрім того, застосування цієї програми дозволяє детально проаналізувати взаємодію між видами та їхнім середовищем існування, виявити ключові фактори, що впливають на розподіл видів та оцінити вплив різних чинників на природні екосистеми. Наприклад, дослідження, проведене в Зімбабве [Mupfiga *et al.* 2024], мало на меті виявити причини частих пожеж рослинності за допомогою моделі MaxEnt. Аналізуючи дані про пожежі та екологічні фактори, вчені встановили, що висота над рівнем моря, сезонність опадів, температурні коливання та людська діяльність є основними чинниками, які впливають на виникнення пожеж. Модель MaxEnt дозволила точно прогнозувати ймовірність виникнення пожеж, що є важливим для розробки ефективних стратегій боротьби з ними. Результати дослідження підкреслюють необхідність комплексного підходу до управління пожежами, який враховує як природні, так і антропогенні фактори.

Дослідження MaxEnt в українському контексті

Слід зазначити, що алгоритм MaxEnt знаходить все ширше застосування і в українських екологічних та зоологічних дослідженнях. Цей метод активно застосовується для вивчення розподілу видів флори і фауни, прогнозування наслідків зміни клімату та розробки стратегій охорони біорізноманіття.

До прикладу, за останні роки проведено ряд досліджень, серед них — аналіз поширення ліскульки рудої (*Muscardinus avellanarius*) на території України [Novoseltseva 2024], моделю-

вання розподілу собачого кліща (*Ixodes ricinus*) з акцентом на сучасний і майбутній стани клімату на території України й Латвії [Tytar *et al.* 2024], аналіз впливу структура лісових масивів і насаджень на розповсюдження вузькозлатки ясеневої смарагдової (*Agrilus planipennis*) [Meshkova *et al.* 2024], моделювання поширення мишака жовтогрудого (*Sylvaemus tauricus*) як потенційного переносника збудника хвороби Лайма [Tytar *et al.* 2023], тощо.

Коротко зупинимося на останньому дослідженні. Згаданий вид гризунів є важливим переносником збудників хвороб Лайма та анаплазмозу в Україні. Дослідження за допомогою моделювання показало, що західна і центральна частини України та Крим є найбільш сприятливими для поширення цього виду гризунів. Серед факторів, які впливають на розподіл мишака жовтогрудого, найважливішими є температура, особливості ґрунту та наземного покриву. Виявлена кореляція між поширенням збудника хвороби Лайма та ареалом мишака жовтогрудого підтверджує важливість цього гризуна в епідеміології хвороби Лайма в Україні.

Отже, перспективи використання MaxEnt в екологічних дослідженнях є надзвичайно широкими. Цей метод може стати незамінним інструментом для вивчення впливу кліматичних змін на біорізноманіття, оцінки ефективності природоохоронних заходів та розробки стратегій збереження видів.

Висновки

Моделювання ніш видів за допомогою MaxEnt є потужним інструментом для дослідження біорізноманіття та прогнозування змін ареалів видів. Цей метод дозволяє побудувати модель розподілу виду, яка максимально відповідає наявним даним про місця, де вид був зареєстрований. Однак, для отримання достовірних результатів необхідно враховувати ряд важливих факторів.

По-перше, якість даних про присутність виду має вирішальне значення. Зміщення вибірки, які часто притаманні таким даним, можуть суттєво вплинути на результати моделювання. Для корекції цих зміщень можна використовувати різні методи, такі як метод сітки зміщень та метод фонових точок. По-друге, важливо правильно вибирати територію для фонового зразка. Вона повинна охоплювати весь екологічний діапазон виду і виключати території, де вид точно не зустрічається. Крім того, необхідно враховувати неоднорідність простору та використовувати відповідні проекції для сіток. По-третє, інтерпретація результатів моделювання вимагає обережності. Оцінка моделей ніш виключно за показником AUC може бути оманливою. Для більш надійної оцінки важливості змінних використовується додатковий показник — важливість перестановки. Крім того, для отримання більш стабільних результатів рекомендується використовувати метод jackknife.

Незважаючи на свої обмеження, MaxEnt є потужним інструментом, який широко використовується в сучасній екології. Для отримання достовірних результатів необхідно ретельно підбирати дані, правильно налаштовувати модель і обережно інтерпретувати результати.

Моделювання ніш видів за допомогою MaxEnt є важливим інструментом для дослідження біорізноманіття та прогнозування змін ареалів видів. Однак, для отримання достовірних результатів необхідно ретельно підбирати дані, правильно налаштовувати модель і обережно інтерпретувати результати. Подальший розвиток цього методу дозволить більш точно прогнозувати вплив кліматичних змін та антропогенного впливу на біорізноманіття.

Подяки

Автор висловлює подяку керівнику дослідження Станіславу Мякушку за сприяння у проведенні досліджень.

Декларації

Фінансування. Це дослідження було виконано в рамках дипломного проекту на здобуття ступеня магістра (Київський національний університет імені Тараса Шевченка).

Конфлікт інтересів. Автор не має жодних конфліктів інтересів, які могли б вплинути на зміст цієї статті.

Поводження з матеріалом. Дослідження не передбачало роботу з живим матеріалом.

References

Elith, J., S. J. Phillips, T. Hastie, M. Dudík, Y. E. Chee, C. J. Yates. 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and distributions*, **17** (1): 43–57. CrossRef

Meshkova, V., O. Zinchenko, V. Us, Y. Skrylnyk. 2024. Emerald ash borer in the park with a long-time history of black ash sawfly defoliation. *Environmental and Earth Sciences Proceedings*, **31** (1): 4. CrossRef

Mupfiga, U., O. Mutanga, T. Dube. 2024. Assessing drivers of vegetation fire occurrence in Zimbabwe-insights from Maxent modelling and historical data analysis. *Remote Sensing Applications: Society and Environment*, **37**: 101404 (1–13). CrossRef

Novoseltseva, Y. 2024. Analysis of the distribution of Muscardinus avellanarius (Rodentia) in Ukraine using the Maxent model. *Theriologia Ukrainica*, **27**: 48–54. CrossRef

Pearce, J. L., M. S. Boyce. 2006. Modelling distribution and abundance with presence-only data. *Journal of Applied Ecology*, **43** (3): 405–412. CrossRef

Phillips, S. J., R. P. Anderson, R. E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, **190** (3–4): 231–259. CrossRef

Phillips, S. J., M. Dudík. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, **31** (2): 161–175. CrossRef

Phillips, S. J., M. Dudík, J. Elith, C. H. Graham, A. Lehmann, [*et al.*]. 2009. Sample selection bias and presence-only distribution models: implications for background and pseudo-absence data. *Ecological applications*, **19** (1): 181–197. CrossRef

Phillips, S. J., R. P. Anderson, M. Dudík, R. E. Schapire, M. E. Blair. 2017. Opening the black box: An open-source release of Maxent. *Ecography*, **40** (7): 887–893. CrossRef

Phillips, S. J. 2017. *A Brief Tutorial on Maxent.* URL

Rhoden, C. M., W. E. Peterman, C. A. Taylor. 2017. Maxent-directed field surveys identify new populations of narrowly endemic habitat specialists. *PeerJ*, **5**: 1–21. CrossRef

Tytar, V., O. Lashkova, I. Dzeverin, I. Kozynenko. 2023. Species distribution modelling of the yellow-necked mouse, Sylvaemus tauricus, with special reference to Ukraine. *Theriologia Ukrainica*, **26**: 147–158. CrossRef

Tytar, V., I., Kozynenko, M. Pupins, A. Škute, A. Čeirāns, J. Y. Georges, O. Nekrasova. 2024. Species distribution modeling of Ixodes ricinus (Linnaeus, 1758) under current and future climates, with a special focus on Latvia and Ukraine. *Climate*, **12** (11): 184. CrossRef

Yackulic, C. B., R. Chandler, E. F. Zipkin, J. A. Royle, J. D. Nichols, [*et al.*]. 2013. Presence-only modelling using Maxent: when can we trust the inferences? *Methods in Ecology and Evolution*, **4** (3): 236–243. CrossRef

VanDerWal, J., L. P. Shoo, C. Graham, S. E. Williams. 2009. Selecting pseudo-absence data for presence-only distribution modeling: how far should you stray from what you know? *Ecological modelling*, **220** (4): 589–594. CrossRef

Wilson, P. D., P. O. Downey, M. Leishman, R. Gallagher, L. Hughes, J. O'Donnell. 2009. Weeds in a warmer world: predicting the impact of climate change on Australia's alien plant species using MaxEnt. *Plant Protection Quarterly*, **24** (3): 84–87.

Theriologia Ukrainica, **28**: 113–128 (2024)
p-ISSN 2616-7379 • e-ISSN 2617-1120
DOI: 10.53452/TU2810

SAVI'S PIPISTRELLE (*HYPSUGO SAVII*) IN UKRAINE: ANALYSIS OF RECORDS AND EVIDENCE OF EXPANSION

Igor Polischuk[1], Igor Zagorodniuk[2]

Key words

pipistrelles, habitat dynamics, species identification, phantom species, expansion

doi

http://doi.org/10.53452/TU2810

Article info

submitted 01.09.2024
revised 01.12.2024
accepted 30.12.2024

Language

Ukrainian, English summary

Affiliations

[1] E. F. Falz-Fein Askania-Nova Biosphere Reserve, NAAS of Ukraine (Askania-Nova, Ukraine); [2] National Museum of Natural History, NAS of Ukraine (Kyiv, Ukraine)

Correspondence

Igor Zagorodniuk; National Museum of Natural History, NAS of Ukraine; 15 Bohdan Khmelnytsky Street, Kyiv, 01054 Ukraine; Email: zoozag@ukr.net
orcid: 0000-0002-0523-133X

Abstract

The paper is devoted to the records of a species that until recently has been considered to be limited to the southernmost territories of Ukraine (the southern coast of the Crimea), but for which a number of facts of expansion in the northern direction have been revealed. Savi's pipistrelle is a rare species that should be the object of attention. Such facts were recorded by the authors using US-signals for a number of quite different places from the southern regions of Ukraine, in particular from the Azov Sea districts of Zaporizhzhia Oblast (Botieve, Novopetrivka), from Kherson Oblast (Askania-Nova) and from the northern regions of the Carpathians (Dolyna). The records belong to the period of intensive ultrasonic monitoring data of bat fauna in 2017–2018. All records have a number of similarities described in the article, in particular: a) belonging to the southern territories, b) predominance of records in spring or autumn, c) virtually all records were made in urban landscapes. In fact, we can talk not about the species' findings, but about the registration of signals similar to that of the species. The only recent actual find, the description of which contains a number of dubious facts, is an indication of the detection of a hibernating Savi's pipistrelle in the Sevastopol youth centre. The details of signals corresponding to *Hypsugo savii*. Similar records have been reported from a number of Carpathian regions of Ukraine, but also without a single captured animal. A map of the distribution of registrations across the territory of Ukraine, which includes 14 localities recorded after 2000, is provided. Today, we can talk about another phantom species, which repeats the history of other phantom bat species that have been reported from Ukraine. However, the body of evidence is quite sound, since it is not based on expert opinion about the audio signals heard, but on the analysis of signals according to their physical characteristics that can be measured. In addition to the three key features of the records mentioned above, which indicate the possibility of such finds, it is important to talk about possible errors inherent in the identification systems, which are very typical for the periods of primary biota inventory using newfangled methods. The authors consider registrations of signals of *Hypsugo savii* as the actual appearance of this bat species, but not in the form of new populations, but as individuals appearing as scouts exploring new territories. Actually, the latter explains the lack of actual findings of this species.

Cite as

Polischuk, I., I. Zagorodniuk. 2024. Savi's pipistrelle (*Hypsugo savii*) in Ukraine: analysis of records and evidence of expansion. *Theriologia Ukrainica*, **28**: 113–128. [In Ukrainian, with English summary]

© 2024 The Author(s); Published by the National Museum of Natural History, NAS of Ukraine on behalf of *Theriologia Ukrainica*. This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY-SA 4.0), which permits unrestricted reuse, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

Гіпсуг гірський (*Hypsugo savii*) в Україні: аналіз реєстрацій і свідчення експансії

Ігор Поліщук, Ігор Загороднюк

Резюме. Працю присвячено реєстраціям виду, що до останнього часу вважався обмежено поширеним на найбільш південних теренах України (південний берег Криму), проте щодо якого виявлено низку фактів експансії у північному напрямку. Гіпсуг скельний — раритет, який має бути об'єктом уваги. Такі факти відмічено авторами за УЗ-сигналами для низки доволі різних місць з південних регіонів України, зокрема з приазовських районів Запорізької обл. (Ботієве, Новопетрівка), Херсонської обл. (Асканія-Нова) та північних районів Карпат (Долина). Реєстрації відносяться до періоду ультразвукового моніторингу кажанової фауни 2017–2018 рр. Всі реєстрації мають низку подібностей, описаних у статті, зокрема: а) належність до південних теренів, б) переважання реєстрацій у весняний або осінній періоди, в) фактично всі реєстрації зроблені в урболандшафті. По суті ми можемо говорити не про знахідки виду, а про реєстрації сигналів, подібних до гіпсуга. Єдиною фактичною знахідкою останнього часу, опис якої містить низку сумнівних фактів, є вказівка на виявлення гіпсуга у стані гібернації в юннатському центрі Севастополя. Описано деталі реєстрацій сигналів, що відповідають *Hypsugo savii*. Подібні реєстрації відмічені для низки карпатських районів України, проте також без жодної здобутої тварини в доказ. Наведено карту розподілу реєстрацій по території України, що включає 14 пунктів його виявлення після 2000 року. На сьогодні можна говорити про черговий фантом, що повторює історію з іншими фантомами кажанів, яких вказували для України. Проте система доказів є доволі обґрунтованою, оскільки базується не на експертній думці про почуті аудіосигнали, а на аналізі сигналів за їх фізичними характеристиками, доступними для вимірювання. Окрім названих вище трьох ключових особливостей реєстрацій, що свідчать про можливість таких знахідок, важливо говорити про можливі помилки, закладені в системи ідентифікації, дуже характерні для періодів первинної інвентаризації біоти новомодними методами. Автори розглядають реєстрації сигналів *Hypsugo savii* як фактичну появу цього виду кажанів, проте не у формі нових популяцій, а лише як окремих особин, які виступають у ролі розвідників, що освоюють нові території. Власне, останнє пояснює відсутність фактичних знахідок цього виду.

Ключові слова: нетопири, динаміка ареалів, видова ідентифікація, фантомні види, експансія.

Вступ[1]

Фауна будь-якого регіону знаходиться у постійній динаміці. Динамічна парадигма, що прийшла на зміну неперервній череді «уточнень» видового складу регіональних фаун і меж видових ареалів, постулює нормальність і об'єктивність динаміки [Protasov 2002]. Власне, динаміка складу є іманентною особливістю всіх біосистем, зокрема й регіональних та зональних фауністичних комплексів та локальних фаун [Zagorodniuk 2014].

Така динаміка фауни супроводжується як поступовими (напр., *Mus spicilegus*), так і стрімкими експансіями (напр. *Canis aureus*). Кажани у цьому сенсі є утаємниченою групою, про їхні експансії звичайно йде мова по факту формування обширних ареалів. Це сталося, зокрема, у випадку з *Eptesicus serotinus* (вкл. *E. lobatus*), *Pipistrellus pygmaeus* та *Pipistrellus lepidus* (*kuhlii* s. l.), тобто групою видів, які, попри статус виразних синантропів, тривалий час залишалися в тіні і відмічені згодом лише по факту формування потужних популяцій [Zagorodniuk 2006 та ін.]. Подібна історія торкнулася і кажана *Hypsugo savii*, якого останніми роками стали реєструвати і в Україні за ультразвуковими сигналами [Volokh *et al*. 2021 та ін.].

[1] В основу публікації покладено вибірку даних з результатами аналізу ультразвукових сигналів кажанів, проведеного І. К. Поліщуком протягом 2016–2018 рр., на основі чого другим автором (І. З.) підготовлено проект тексту, переданого до І.К. 01.06.2021. З різних причин, переважно через хвороби і завантаженість іншими проектами, текст не розвивався, а у березні 2024 р. І.К. не стало і упоряднику цього видання передали кілька гб файлів з архіву І.К., які було розсортовано і розпочато публікувати (напр. [Polischuk 2024]). Серед них були й дві папки з сонограмами гіпсугів, які разом із текстом 2021 р. лягли в основу цієї праці.

Загальні зауваги

До історії дослідження виду

Hypsugo savii (Bonaparte, 1837) — один із близько 10 видів кажанів роду *Hypsugo* Kolenati, 1856, донедавна один із найбільш рідкісних видів ссавців, занесених до Червоної книги України [Dulitsky & Zagorodniuk 2009]. Фактично протягом всього 20 ст. цей вид був відомий в Україні тільки з південнобережжя Криму. Примітно, що у працях першої третини 20 ст. вид не був відомий в Криму [Brauner 1912] і вперше наведений для Карадагу 1927 р. як *Amblyotus tauricus* [Ognev 1927]. Надалі його згадано лише за 30 років — у присвяченому кажанам випуску «Фауни України» [Abelentsev & Popov 1956: 422], де його відмічено для кількох місцезнаходжень південного берега Криму (більше далі). Подальші відомості приростали вкрай повільно, і фактично вид залишався в статусі обмежено поширених [Konstantinov *et al.* 1976], що відтворено в усіх випусках «червоних книг» України в цілому і Криму зокрема.

У 2012 році з'явилися перші повідомлення про знахідки гіпсуга за межами відомого ареалу, зокрема на Закарпатті й Прикарпатті [Bashta 2012], а ще за пару років — у Приазов'ї [Siokhin *et al.* 2020]. В усіх випадках реєстрації були без відловів. У Карпатському регіоні мова йшла про детекторне обстеження (детектор Tranquility Transect в режимі time expansion та опрацюванням даних у програмі BatSound). У Приазов'ї дослідження проведено з детальним аналізом сонограм. Питання наявності доказів набуло значимості, оскільки мова йде про експансію до того дуже рідкісного виду [Zagorodniuk & Kharchuk 2020].

Врешті, сформувалася потреба в ревізії таких даних. Особливу увагу приділено реєстраціям 2017–2018 років, аналіз сонограм яких проведено І. Поліщуком.

Таксономія та українська назва

Гіпсуга відносили почергово до родів *Amblyotus* (1927, 1928), *Eptesicus* (1929), *Vespertilio* (1950), *Pipistrellus* (1960, 1965). Врешті, у 1980-х рр. цих кажанів віднесено до *Hypsugo* Kolenati, 1856 [Tiunov 1989], що й прийнято у подальших дослідженнях, зокрема й тут. Первинний опис в обсязі території України був присвячений кримському гіпсугу як новому виду «кажанків» — *Amblyotus tauricus* [Ognev 1927, 1928], таксономічний статус якого в сучасних мірилах має бути записаний як *Hypsugo savii tauricus* (Ognev 1927).

Вернакулярна назва *Hypsugo savii* — один з найбільш неоднозначних номенів, часто асоціативних, у т.ч. нетопир лиликоподібний, лилик нетопировидий, нетопир кажанкоподібний, лилик гірський тощо (для огляду варіантів див.: [Zagorodniuk 2001]). Надалі, надто через родову окремішність і підкреслення окремішності від нетопирів рід запропоновано позначати українською як «гірський лилик» [ibid.], а надалі як «гіпсуг» [Zagorodniuk & Emelyanov 2012], хоча колеги вважають його «нетопиром» [Bashta 2012].

Pipistrellus savii — нетопир кожанковидний [Abelentsev & Popov 1956: 420];
Pipistrellus savii — нетопир кожанковидний [Sokur 1960: 55; Korneev 1965];
Hypsugo savii — нетопир гірський[2] [Zagorodniuk & Negoda 2001: 70];
Hypsugo savii — лилик гірський [Zagorodniuk 2001: 122; Zagorodniuk *et al.* 2002: 14, 79];
Hypsugo savii — нетопир кажановидний, або гірський [Bashta 2012: 192];
Hypsugo savii — гіпсуг гірський [Zagorodniuk & Emelyanov 2012: 19].

Щодо «г» наприкінці слова, надто у зв'язку з питаннями стабільності номенклатури. У довіднику «Фонеми Г та Ґ» пропонується в якості норми уникати проривного «ґ» у словах грецького походження [Ponomariv 1997]. Важливо, що назву «*Hypsugo*» подають саме як назву ймовірно грецького походження: «*Hypsugo*: derived probably from the Greek *upsigonos* → born in the air.» = «ймовірно походить від грецького *upsigonos* → народжений у повітрі» [Lina 2016: 10]. Тобто, визнання грецького походження родової назви знімає питання транслітерації «g» як «г», звідки родову назву маємо стабілізувати як «гіпсуг».

[2] Означення «гірський» у В. Абелєнцева й Б. Попова використано в «інших назвах» виду *Eptesicus serotinus*, в біномені «гірський кожан» [Abelentsev & Popov 1956: 434].

Про первинні реєстрації у Приазов'ї

2020 року вийшла велика колективна праця «Кумулятивна оцінка впливу вітрових станцій на природні комплекси ... Приазов'я. Повідомлення 3. Сезонні комплекси рукокрилих» [Siokhin *et al*. 2020]. У цій праці зазначено: «У решти видів 5-відсоткову межу перетнув лише пергач пізній (M = 6,0 %; lim: 5,2–6,1), а 5 видів... мали показники від 0,1 % до 1,7 % від загального, що свідчить про низьку чисельність (вухань *Plecotus* sp.) та можливо, випадковість зустрічей (гіпсуг гірський — *Hypsugo savii*).» Це стало першою згадкою виду за межами відомого в Україні ареалу. Його наведено в табл. 1 в графі «весна 2017» як 6 екз. (0,6%).

Вжите слово «випадковість» не зовсім коректне щодо реєстрацій гіпсуга. Видова ідентифікація кажанів за звуками або в графічному їх вигляді не гарантує точність визначень, тому при сумнівах з визначенням треба було би писати про ймовірну «помилковість». Проте ідентифікації говорили не так про випадковість чи помилковість, як про рідкісність.

Через значний потік матеріалу неоднозначні або неочікувані сонограми перших років доводилися відправляти у графу «не визначено», щоб підстрахуватися від помилок і повернутися до таких сонограм згодом. Наприкінці 2019 р. мелітопольські колеги, які були одними з ключових виконавців згаданого проекту [Siokhin *et al*. 2020], придбали ліцензійну програму BatExplorer, яка автоматично ідентифікує види, і з'явилася надія довизначення проблемних сонограм та порівняння результатів оцінки «ро́бота» з власними визначеннями, отриманими раніше за допомогою BatSound. Але ліцензійна копія була лише на одного користувача, і І.К., перебуваючи на віддалі (Асканія-Нова), «випав» з проектів; до того ж їздити перевіряти на віддаленій локації давніші «відпрацьовані» дані було фактично неможливо.

Огляд і аналіз реєстрацій

Приазов'я

Вперше сонограми з параметрами, близькими за значеннями до гіпсуга, відзначено в записах звуків на початку травня 2017 р. на території Ботіївської ВЕС (табл. 1, файли 23–33). Ця ВЕС розташована в с. Ботієве Приазовського р-ну Запорізької обл., поряд з вказаною в статті В. Д. Сіохіна з кол. Запорізькою ВЕС, де ні до 2016 р., ні після таких звуків не реєстрували, але ця неточність суттєвого значення, мабуть, не має. Наприкінці травня того ж 2017 р. І.К. виявив гіпсуга серед записів із Мелітополя (табл. 1: M000011). Отже, у Приазов'ї у травні 2017 р. зареєстровано 6 звуків, подібних до гіпсуга. У вересні 2018 р. з 468 звуків, записаних в Чаплинці Херсонської обл., два віднесено до гіпсуга (табл. 1: M00601).

Таблиця 1. Фрагменти таблиць зі звуковими параметрами та спектрограмами ймовірних *Hypsugo savii* (HS) з окремих місцезнаходжень Приазов'я (Ботієве, Мелітополь, Чаплинка)

Table 1. Fragments of tables with audio record data and spectrograms of possible *Hypsugo savii* (HS) from various locations of the northern Azov region (Botieve, Melitopol, and Chaplynka)

Файл №	Міжімпульсний інтервал, мс	Тривалість імпульсу, мс	Частота, кГц		
			верхня межа	за макс. потужності звуку	нижня межа
23–33	УЗ-сигнали з детектора 'Pettersson D240x' 6–7.05.2017 в с. Ботієве Запорізької обл.				
23	143	8,54	54,1	36,5	29,8
29	133	5,78	47,7	32,6	30,1
31	131	5,97	56,4	34,6	30,4
32	176	6,61	48,8	32,6	29,4
33	–	9,20	47,9	31,2	28,8
M000011	УЗ-сигнали з детекторів "Pettersson D500x" і 'Pettersson D240x' 30–31.05.2017 у м. Мелітополь				
	97,8	3,11	41,5	32,6	28,4
M00601	УЗ-сигнали з детектора 'Pettersson D500' 06–07.09.2018 у с. Чаплинка Херсонської обл.				
	–	5,47	46,2	34,8	31,8
	–	–	36,6	35,3	32,7
Межі	97,8–176	3,11–9,20	36,6–56,4	31,2–36,5	28,4–32,7

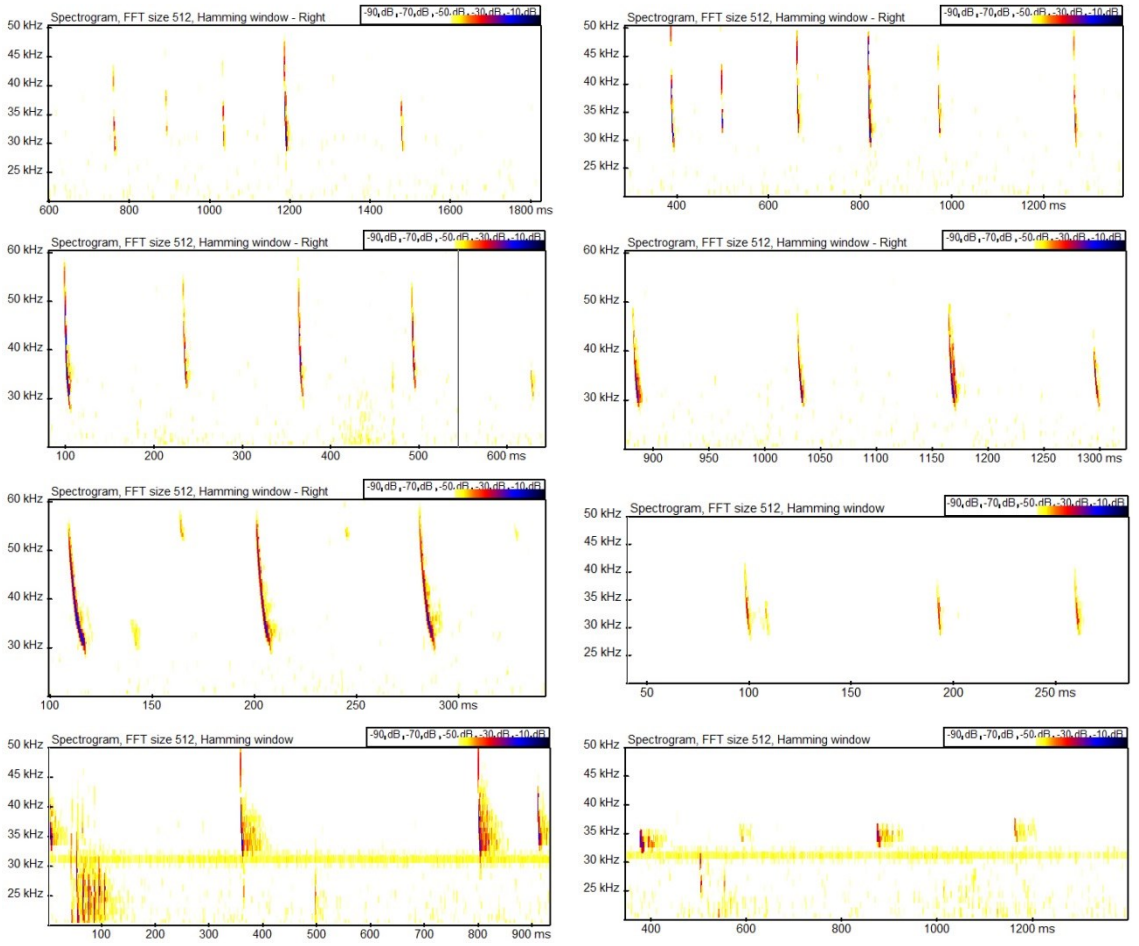


Рис. 1. Сонограми гіпсугів з Ботієвого Запорізької обл. (див. табл. 1 — файли 23, 29, 31–33) та Мелітополя (файл M000011). Нижній ряд — сонограми з Чаплинки Херсонської обл. (файл M00601).

Fig. 1. Sonograms of *Hypsugo* from Botieve, Zaporizhzhia Oblast (see Table 1, files 23, 29, 31–33), and Melitopol (file M000011). Bottom row shows the sonograms from Chaplynka, Kherson Oblast (file M00601).

Карпати

Записи УЗ-сигналів кажанів зроблено детектором 'Pettersson D500x' 21–22 серпня 2018 р. в м. Долина Івано-Франківської обл. у двох локаціях — «метеощогла» і «готель» (записи П. Горлова). Разом зареєстровано 7 УЗ-сигналів з характерними для гіпсуга частотами 33,1–37,5 кГц, подібно до приазовських записів. І знову синантропне місцезнаходження.

На час запису і отримання результатів нам не була відома публікація Т. Башти [Bashta 2012], та й література свідчила про відсутність гіпсуга в Карпатах [Tatarynov & Krochko 1988; Bashta 2009]. Тому цей наш факт було віднесено до «див», які вище розглядалися у рамках понять «рідкісний / випадковий / помилковий». Наступний огляд [Uhrin *et al*. 2016] по суті верифікував наші дані та актуалізував згадану публікацію 2012 р., що надалі підтвердили і дві нові знахідки виду в Ужгороді та Мукачевому [Vlaschenko *et al.* 2023].

З іншого боку, наприкінці травня 2018 р. в Сороках Івано-Франківської обл. за 4 ночі записано 490 звуків, але серед них не виявлено жодного *Hypsugo*-подібного, так само як і в містечках Долина (87 зв.), Опорець (300 зв.) та Воловець (72 зв.). Не було виявлено нових гіпсугів і на півдні — у Чаплинці 04–05.2018 (1300 зв.), Каланчаку 04–05.2018 (1400 зв.) і 04.2018 Білгород-Дністровському (685 зв.). Не виявлено їх і наприкінці літа 2017 р. на території Сивашської ВЕС (Чаплинський р-н) (193 зв.), у с. Чаплинка 02.09.2017 (89 зв.) та ін.

Відсутність *Hypsugo*-подібних сонограм у цих серіях є свідчення того, що ті сигнали, які раніше були віднесені нами до *Hypsugo*, явно виділялися серед сонограм інших більш звичайних видів кажанів. І це свідчило також про нерегулярне перебування виду.

Інші регіони. Існує низка регіонів і місцезнаходжень, надто таких, в яких регулярно ведуть моніторинг фауни, де вид варто очікувати — від Івано-Франківська і Кам'янця-Подільського до Запоріжжя й Маріуполя на сході. З огляду на реконструйований ареал виду і його динаміку можна припустити подальше розширення ареалу на північ.

Таблиця 2. Фрагменти таблиць зі звуковими параметрами сонограм ймовірних *Hypsugo savii* (HS) з двох локацій у м. Долина Івано-Франківської обл. (серпень 2018 р.)

Table 2. Fragments of tables with sound parameters of sonograms of possible *Hypsugo savii* (HS) from two locations in Dolyna, Ivano-Frankivsk Oblast (August 2018)

Файл №	Міжімпульсний інтервал, мс	Тривалість імпульсу, мс	Частота, кГц		
			верхня межа	за макс. потужності звуку	нижня межа
серія 1	УЗ-сигнали з детектора "Pettersson D500x" 21–22.08.2018 у м. Долина (метеощогла за містом)				
M001453	–	2,44	40,7	33,7	29,9
M001755	–	–	35,7	34,2	29,5
M002974	–	2,41	37,5	34,2	29,4
серія 2	УЗ-сигнали з детектора "Pettersson D500x" 21–22.08.2018 у м. Долина (готель «Алва»)				
M03418	–	11,7	36,5	33,1	30,4
M03594	–	10,5	39,6	37,5	35,4
M03647	–	17,1	33,8	33,1	30,3
M03662	154,8	10,9	38,3	37,5	35,4

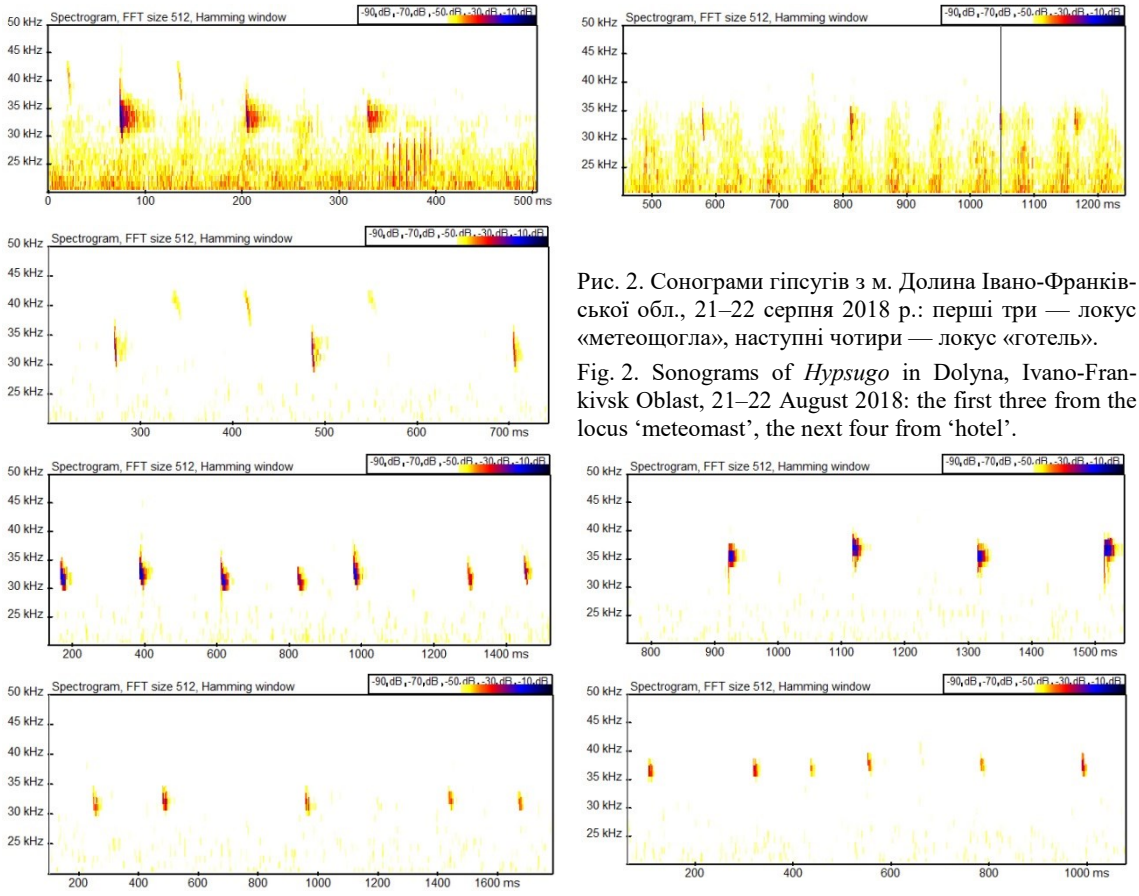


Рис. 2. Сонограми гіпсугів з м. Долина Івано-Франківської обл., 21–22 серпня 2018 р.: перші три — локус «метеощогла», наступні чотири — локус «готель».

Fig. 2. Sonograms of *Hypsugo* in Dolyna, Ivano-Frankivsk Oblast, 21–22 August 2018: the first three from the locus 'meteomast', the next four from 'hotel'.



Рис. 3. Географічне поширення *Hypsugo savii* за IUCN [Juste & Paunović 2016].

Fig. 3. Geographical distribution of *Hypsugo savii* according to IUCN [Juste & Paunović 2016].

Географія нових реєстрацій «*Hypsugo savii*»

Поступ у країнах Центральної Європи

Загалом вид характеризується південним ареалом, що простягається від Піренеїв до Гімалаїв (рис. 3). Проте цей ареал виявився нестабільним. Процес розселення «запущений» природою давно, з 1980–1990-х років. Існують добрі два десятки публікацій, що засвідчують поступ виду в центральній Європі, у т. ч. в суміжних з Україною країнах. Напр., один з південних центрів розселення виду в Європі — Балкани — показав вихід виду за межі типових районів і типів оселищ. У Сербії, розпочавшись 1981 р. за сході цієї країни, вид до 2015 р. став відомим із 55 локалітетів по всій країні з явним наростанням частоти реєстрацій в останні роки і освоєнням рівнинних синантропних місцезнаходжень [Paunovic *et al.* 2015].

Вихідні уявлення про південні терени як зону поширення виду стали суттєво змінюватися [Horacek & Benda 2004; Reiter *et al*. 2010b]. з'явилися детальні публікації щодо Австрії [Spitzenberger 1997], Словаччини [Lehotska 2006; Danko 2007], Чехії [Gaisler & Vlašín 2003; Bartonička & Kaňuch 2006; Reiter *et al*. 2010*a*], Угорщини [Görföl *et al.* 2007]. Ці дані засвідчують ріст популяції та розширення ареалу *H. savii* на північ і схід Європи, по суті в напрямку України, з очікуваним заселенням карпатського регіону і півдня України.

Окрім вказаних знахідок у суміжних з Україною Словаччині і Угорщині є й знахідки в Румунії, зокрема й у Молдові і в румунській дельті Дунаю, при тому в широкому спектрі біотопів (ветленди, забудова, дороги, деревостани), проте з виразною приуроченістю до гумідних варіантів місцезнаходжень, з часткою реєстрацій 0,5–1,5% від інших кажанів [Pocora & Pocora 2011]. З огляду на динаміку і географію поширення, очевидно, що вид давно мав би бути виявлений і в Закарпатті та Бессарабії, 10–15 років тому. Проте навіть тепер, із явним запізненням, інформація про вид в Україні є цінною, і її треба накопичувати.

Поступ в Україні

Важливо розглянути дані про поширення трьома сегментами, географічно і хронологічно відмінними — Крим, Приазов'я, Карпати (факти щодо Подунав'я відсутні).

Крим. У 1927 р. С. Огньов описав кримського гіпсуга як *Amblyotus tauricus* за зразком з Карадазької біостанції («тип в кол. Огньова») [Ognev 1927: 152] з подальшою його характеристикою в огляді кажанів Євразії [Ognev 1928: 561]. Потому його згадано у «Фауні України» [Abelentsev & Popov 1956: 422] з уточненням, що цей вид «поширений в Кримській області, на південному її узбережжі (Кекенеїз, Карадаг, Алупка) (карта XIII, 3)». Проте на згаданій мапі точок більше (5) і в першому наближенні вони відповідають таким пунктам, як:

@ Євпаторія [у тексті немає, відтворено по мапі, більше ніким не згадано], @ Алупка [пряма згадка в тексті, більше ніким не згадано, поруч розташований «Кікінеїз» = Оползневе, також згаданий по тексту, звідки є колекційні зразки 1926 і 1929 рр., див. далі], @ Алушта [відтворено по мапі, ні-

ким не згадано], @ Судак [відтворено по мапі, поруч Новий світ, звідки є зразок 1960 р., див. далі], @ Феодосія (згадано в тексті як «Карадаг») (див. рис. 4, *a*).

У А. Константінова з кол. [Konstantinov *et al*. 1976] відмічено, що '*Pipistrellus savii*' дуже рідкісний і, окрім одного зразка, описаного С. Огньовим (1928), згадано лише три знахідки: одного самця здобуто в Ялті в 1956 р.; колонію самок, що розмножуються, знайдено у 1960 р. [у Новому Світі]; також спіймано одного самця.

Всі ці знахідки походять з південного берегу Криму, при тому всі літні, тобто на зимівлі вид не відмічений[3]. Надалі А. Дулицьким та І. Коваленко узагальнено дані про відомі колекційні зразки [Dulitsky & Kovalenko 2003]: у трьох академічних колекціях Києва та Петербурга вони нарахували 12 зразків *Hypsugo savii* з шести місцезнаходжень Криму (включно зі зразками, згаданими А. Константіновим у праці 1976 р.):

ЗІН (СПб): @ Кікенеїз, 03.08.1926, n = 1 (F #50254, ш, як '*Eptesicus tauricus*', leg. Е. Кириченко); @ Кікенеїз, 08.1929, n = 1 (F #20701, ш, як '*Eptesicus tauricus*', Кириченко Е.); @ [окол. Судака, Новий Світ], Наскрізний («Сквозний») грот, 25.06.1960, n = 1 (Fad, #44059, ш+ч, як '*Vespertilio savii*', leg. В. Дмитрієва); @ Новий Світ, 14.07.1960, n = 7 (2M juv + 4F ad + lF juv, #44060–44066, ш+ч, як '*Vespertilio savii*', leg. В. Дмитрієва); ЗМКУ (Київ): @ Ялта, 19.08.1956, n = 1 (M, #4917, ш+ч, як '*Pipistrellus savii*', leg. М. Щербак)[4]; НМПМ-z (Київ): @ Карадаг, біостанція (парк), 15.08.1990, n = 1 (M #12281, ш+ч, leg. М. Бескаравайний); juv. (!), що засвідчує наявність материнської колонії.

Колегами підкреслено, що всі записи про знахідки гіпсуга в Криму є літніми (таких на 2001 р. було 10 із 938 записів кажанів) [Dulitsky & Mikhailova 2001]. Можна припустити, що вид в Криму є (був на той час) сезонним мігрантом, хоча не можна виключати його зимівлю в наземних сховищах, які, на відміну від печер, залишалися поза увагою дослідників.

Ще одну знахідку додали дослідження А. Іваницького [Ivanitsky 2020], який відмітив вид в районі Феодосії, вказавши в сумі три знахідки, всі — реєстрації поодиноких самців на Карадазькій біостанції. У ті самі роки вид виявлено на зимівлі у міжвіконному просторі в юннатському центрі Севастополя [Tarasova & Oskolskaya 2018]:

@ Карадазька біостанція (44°54'49.5" N 35°12'03.4" E): 15.05.1920, 1 екз. [Ognev 1927, 1928], @ там само, 15.08.1990 1 ♂ (ННПМ [те саме, що у АД]), @ там само, 06.08.2020 1 ♂ sad [Ivanitsky 2020]; @ Севастополь, юннатський центр, [2018], 1 екз. [Tarasova & Oskolskaya 2018].

Отже, Кримські матеріали засвідчують постійну присутність виду, хоч і в малій чисельності, по всій смузі південнобережжя, від Євпаторії до Феодосії (основна маса — від Алупки до Судака). Більшість із них, правдоподібно, пов'язана з населеними пунктами.



Рис. 4. Місця реєстрацій *Hypsugo savii* в Україні: *a* — знахідки у Криму (✙ за [Abelentsev & Popov 1956: рис. XIII]); *b* — знахідки у карпатському регіоні (за [Bashta 2012: рис 1]); *c* — зразок з Криму (Феодосія, самець, juv., #12281, 15.08.1990, колекція ННПМ-z, фото І. Загороднюка).

Fig. 4. Record localities of *Hypsugo savii* in Ukraine: (*a*) finds in the Crimea (✙ after [Abelentsev & Popov 1956: fig. XIII]); (*b*) finds in the Carpathian region (after [Bashta 2012: fig. 1]); (*c*) specimen from the Crimea (Feodosia, male, juv. #12281, 15.08.1990, NMNH-z collection, photo by I. Zagorodniuk).

[3] Автори з вдячністю скористалися електронними конспектами статей щодо кажанів України, підготовлених у «доінтернетну еру» В. Покиньчередою (наразі такі видання знову недоступні, але з інших причин).

[4] У зведеному каталозі колекцій кажанів [Zagorodniuk & Godlevska 2001] окрім запису цього зразка як *H. savii* його згадано в переліку *P. nathusii* з приміткою «R = 29–30, cf. *savii*» (насправді, це молодий *savii*).

Карпатський регіон (за: [Bashta 2009]). Реєстрації базуються на детекторних обстеженнях окремих місцезнаходжень у 2009–2012 рр., УЗ-сигнали *H. savii* зареєстровано в «7» точках Передкарпаття і Закарпаття (в тексті і на мапі позначено 5) (рис. 4, *b*). Оскільки спостереження, як вказано автором, розпочато 2009 р., твердження «вперше виявлений на території карпатського регіону у 2009 р.» є неточними: вид міг бути тут і раніше. У 2018–2020 рр. додано по дві точки зі Закарпаття [Vlaschenko *et al.* 2023] й Прикарпаття (ця робота).

@ Закарпатська обл., м. Ужгород, УЗ-сигнали, 17.07.2009 і 24.07.2012; @ там само, Ужгородський р-н, с. Кам'яниця, УЗ-сигнали, 27.08.2009 і 24.07.2012; @ там само, м. Берегове, УЗ-сигнали, 23.08. 2011 [Bashta 2009]; @ Ужгород, 9.02.2020, 1 екз.; @ Мукачеве, 1? екз., без дет. [всі самці, Vlaschenko *et al.* 2023]; @ Івано-Франківська обл., м Рожнятів, 13.08.2009, 19.08.2011, УЗ-сигнали; @ там само, 23.07.2009, УЗ-сигнали, Рожнятівський р-н, м. Брошнів-Осада [Bashta 2009]; @ Івано-Франківська обл., Долинський район, м. Долина, локус «метеощогла» (n = 3) та локус «готель» (n = 4), разом 7 сигналів, 21–22.08.2018 [ця праця].

Приазов'я. Поява виду була неочікуваною аналогічно тому, як це було в історії розселення нетопира білосмугого, *Pipistrellus kuhlii* (s. l.) [Volokh 2002]. Перша вказівка, як відмічено вище, сталася 2020 р. за матеріалами детекторного моніторингу кажанів біля Ботіївської ВЕС, що у Приазовському (нині Мелітопольському) районі Запорізької обл. [Siokhin *et al.* 2020], — там у травні 2017 р. відмічено шість сигналів, подібних до *Hypsugo* (проте не виявлено нічого подібного ні в 2016, ні в 2019 рр., коли також вели моніторинг). Кадастр знахідок, згаданих в цьому районі, на сьогодні включає чотири записи:

@ Запорізька обл., с. Ботієве (Ботіївської ВЕС), УЗ-сигнали з детектора "Pettersson D240x", 5 сигналів, 6–7.05.2017 [ця праця; раніше без дет.: Siokhin *et al.* 2020; Volokh *et al* 2021]; @ там само, м. Мелітополь, УЗ-сигнали з детекторів "Pettersson D500x", "Pettersson D240x", 1 сигнал, 30–31.05. 2017; @ там само, Бердянський р-н, с. Новопетрівка, УЗ-сигнали з детектора "LunaBat DFR-1 PRO", n = ?, 03–07.2020 [Volokh *et al* 2021]; @ Херсонська обл., с. Чаплинка, УЗ-сигнали з детектора "Pettersson D500", 2 сигнали, 06–07.09.2018 [ця праця; раніше без дет.: Volokh *et al* 2021].

Загальна схема поширення в Україні

Всі згадані в цьому розділі відомості про знахідки гіпсуга в Україні нанесено на мапу (рис. 5). Загалом є 14 знахідок після 2000 року. Всі вони вкрай нечисленні порівняно з обсягами моніторингових досліджень кажанів в Україні, проте ясно окреслюють відомий на сьогодні ареал. Правдоподібно, що межі поширення є ширшими, проте загалом контури поширення очевидні, а межі напевно ще не раз змінюватимуться.

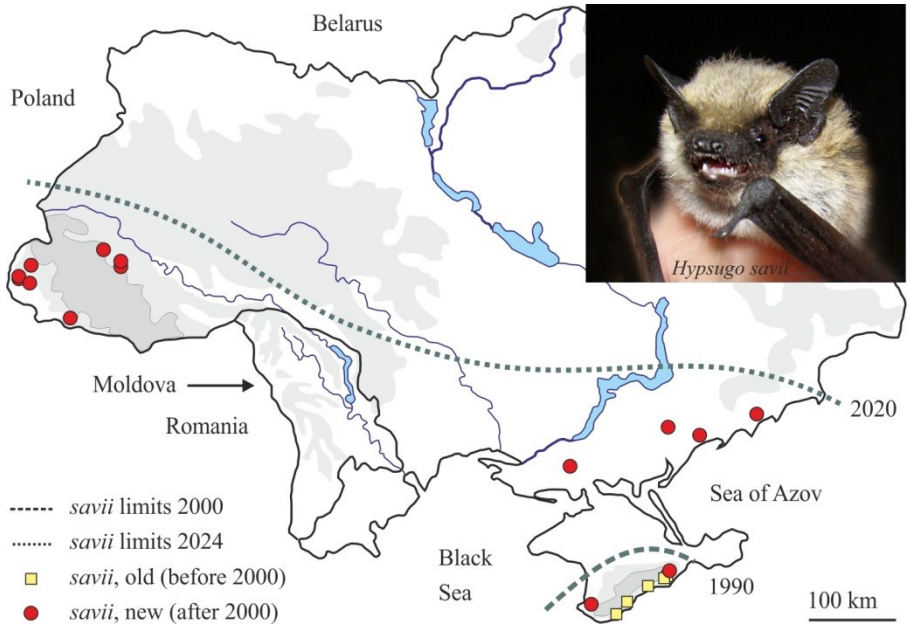


Рис. 5. Карта розподілу місць реєстрації *Hypsugo savii* в Україні (за сумою всіх даних). У верхньому кутку — фото цього кажана, надіслане нам В. Марочкіною (Койтендаг, 2007 р.).

Fig. 5. Distribution map of *Hypsugo savii* records in Ukraine (based on the entire body of data). Photo of the species kindly provided by V. Marochkina (Köýtendag, 2007).

Ці межі не можна пояснити біогеографічними координатами, тому вони є неусталеними, в розвитку, відповідно до векторів розселення виду. Картина подібна до ареалів низки інших видів кажанів, а надто для нещодавнього інвайдера — вуханя австрійського (*Plecotus austriacus*), розселення якого триває дотепер [Zagorodniuk & Postawa 2007; Zagorodniuk 2018a], і наразі цей вид посунувся до північних меж України. Межа поширення цього виду вуханя на 2007 р. (див. мапи у цитованих працях) подібна до поширення гіпсуга (рис. 5), експансія якого йде аналогічними шляхами, проте із запізненням на 10 років.

Проте є одна особливість. Цей вид, виявляючи ознаки синантропізації (див. вище), залишається вкрай нечисленним, і за фактичними знахідками дотепер відомий в Україні лише з найбільш південних локацій в Криму і Закарпатті. Це дозволяє припустити, що поточна конфігурація ареалу — це зона EOO (extent of occurrence = область поширення), аж ніяк не зона AOO (area of occupancy = область оселення) за класифікацією МСОП. Іншими словами, це зона пошуку (кочівель, розвідок), в якій відсутні сформовані популяції, проте поширені окремі особини, майже виключно самці, приречені на самітність. Подібне характерне для багатьох тварин, зокрема й для кажанів у періоди міграцій і «прощупування» нових територій для оселення — як літування, так і зимівлі [Godlevska 2013; Zagorodniuk 2018b].

Обговорення

Важливо розглянути три аспекти: тему видів-фантомів у складі місцевих фаун, значення технічних засобів виявлення таксономічної гетерогенності, морфологічні критерії ідентифікації в очікуванні нових знахідок нового для багатьох регіонів виду.

Фантомні види кажанів в Україні

Фантоми — особливе явище в регіональній фауністиці. Це відхід від шаблонного мислення, коли дослідники тестують матеріал щодо таксономічної неоднорідності і формулюють гіпотези щодо надзвичайної мінливості у вибірках, аберантних морфотипів тощо. Шаблонне мислення — шлях до помилок, у т.ч. і при вивченні кажанів [Zagorodniuk & Gleba 2018]. Натомість, сумніви у однозначних ідентифікаціях часто стають підставою для ревізій і виявлення нових видів, раніше не відмічених. Очевидно, що це буває не завжди, і значну частину фантомних видів рано чи пізно «закривають». Так було, зокрема, з двома видами підковиків, на яких «претендували» зразки дрібних *Rhinolophus ferrunequinum* — *R. euryale* та *R. mehelyi*, присутність яких припускалася раніше [Dulitsky *et al.* 2001].

Показовою виявилася історія з таксономічним фантомом — нічницею Наталіни (*Myotis nathalinae*), — яку де тільки не знаходили, але не в Україні, і про яку написали чимало стеатей (напр. по матеріалах із Польщі — [Bogdanowicz & Urbańczyk 1981]), проте врешті це виявився один з варіантів мінливості виду *Myotis daubentonii* [Bogdanowicz 1994]. Прикладом підтвердженого фантому є «нічниця Іконнікова», врешті визнана як окремий вид — *Myotis alcathoe*, нині відома і в Україні [Bashta *et al.* 2018]. До певної міри гіпсуг в Україні — також фантом, невідомий за іншими даними, окрім звуків, які, як відмічають окремі дослідники (напр. [Pocora & Pocora 2011]) не є надійним критерієм. Проте в нашому випадку аналіз проведено із застосуванням відповідного програмного забезпечення й аналізом сонограм, а не лише на слух. Тому частина фантомів — це реєстрації особин-розвідників або втікачів з культури, тобто різних варіантів присутності видів без формування місцевих популяцій, проте внаслідок появи яких врешті можуть сформуватися нові життєздатні популяції.

Технологічні інновації як фактор шуму

Окрім названих вище трьох ключових особливостей реєстрацій, що однозначно не свідчать про можливість таких знахідок, важливо говорити про можливість появи помилок, закладених в системи видової ідентифікації. Такі помилки дуже характерні для періодів первинної інвентаризації біоти, надто новомодними технічними методами, коли дослідники надто захоплюються ними (згадаємо численні «хромосомні» полівок (можна згадати про їжака колхідського!), «біохімічні» види мишей, «молекулярні» види вуханів.

Поява й поширення нових засобів виявлення таксономічної гетерогенності матеріалу — це завжди випробовування і фактор шуму. Таких прикладів в історії досліджень європейських ссавців було чимало, зачепило це і терени України. Напр., захоплення одонтологічними ознаками гризунів дало сплеск знахідок раніше маловідомих видів, як от «*Pitymys*» *subterraneus* в низці регіонів України, зокрема й в Асканії-Новій, що лише з роками виявилося помилкою [Polischuk 2009]. Технологічні інновації не оминули хіроптерологію.

На детекторах, особливо гетеродинних, дослідники могли почути будь-які види. І чули. Інколи це давало цінні факти, зрозумілі з роками. Такими стали реєстрації в кінці 1990-х у Києві численних 42–45-kHz нетопирів, прийнятих за *Pipistrellus* sp. [Zagorodniuk 1998], а згодом за *P. pipistrellus* [Zagorodniuk 2001b], проте з приміткою, що це не підтверджують колекції. З роками це стало очевидними реєстраціями іншого виду — *P. lepidus* (*kuhlii* s. lato), невиправдано прийнятого за *P. pipistrellus*. Те саме сталося з «детекторним» визначенням нетопирів на Дінці, де також відмічали «*P. pipistrellus*» [Petrushenko *et al.* 2002], яких згодом там не підтверджено [Zagorodniuk & Korobchenko 2008][5]. Подібне показали й харківські історії, де місцеві фахівці багаторазово реєстрували «*pipistrellus*», про що було й чимало публікацій [напр., Vlaschenko 2005], а потім «для ясності» забули те і почали писати у статтях про «*pygmaeus*», наче ніяких «*pipistrellus*» і не було [див.: Zagorodniuk 2018a: 62].

Власне, «поява» *Hypsugo* (а по суті — реєстрації сигналів, подібних до *Hypsugo*) в Україні сталася також завдяки аналітиці і непрямим даним. Це не було результатом ловів кажанів чи аналізом колекцій, і взагалі триманням тварин у руках. Цей факт не став перешкодою для впевнених публікацій [Bashta 2012; Volokh *et al* 2021], хоча, як підкреслено в огляді подібних даних, всі відомості про вид в Україні базуються виключно на записах ехолокаційних звуків [Uhrin *et al*. 2016]. Подібні історії з впевненим визначенням неоднозначного і повною довірою машинній діагностиці або власному слуху без запису звуків — доволі неоднозначна історія, яку рятують лише подальші фактичні знахідки виду (див. вище).

Попри все, докладний аналіз сонограм, викладений у цій праці, дозволяє впевнено говорити про наявність виду, проте у вкрай незначній кількості особин. По суті, мова має йти про окремих мігрантів, які перебувають у статусі первинних колонізаторів, що розвідують нові для свого виду території. Виразна симпатрія цього виду дозволяє припустити швидку подальшу експансію і нарощування чисельності, а, отже, і нові фактичні реєстрації.

Морфологічні особливості

В очікуванні нових знахідок і надто знахідок самих тварин важливо окреслити набір морфологічних особливостей, які дозволяють відрізняти *Hypsugo savii* від морфологічно близьких видів. До останніх з огляду на склад теріофауни України необхідно віднести «середніх» нетопирів — лісового (*Pipistrellus nathusii*) та білосмугого (*P. lepidus* = *kuhlii* s. l.), а з географічно віддалених видів — пергача північного (*Eptesicus nilssonii*). З останнім гіпсуга зближали у первинних його описах (*Amblyotus tauricus* = *Hypsugo savii*), проте у пергача північного розміри помітно більші (довжина передпліччя FA = 38–43 мм проти 33–37 у *H. savii*).

Ознаки наведено за зведенням «Кажани України» [Zagorodniuk *et al.* 2002: 79]) з уточненнями за іншими працями [Dietz & von Helversen 2004; Zagorodniuk 2009]. Важливо зауважити, що ідентифікаційний ключ у «Фауні України» [Abelentsev & Popov 1956] є вкрай неповним; натомість визначник кажанів Європи [Dietz & von Helversen 2004] є дуже добре ілюстрованим, хоча тези/антитези в ньому незручні. В описах ознак використано скорочення згаданих джерел — [AP65], [DH04] та [Z02]. Перелік ключових ознак такий:

- розміри — гіпсуг за розмірами тіла і довжиною передпліччя близький до *Pipistrellus lepidus* (*kuhlii* s.l.) — FA 33–37 мм [за: Z02], 31.4–37.9 мм [за: DH04];
- хутро спини довге і темне зі світло-золотистими кінчиками, спинне хутро контрастує з білим забарвленням черева [DH04: fig. 90–91];

[5] Історія виявилася ще більш складною: морфологічні матеріали були реідентифіковані як *P. pygmaeus*, натомість звукові реєстрації — як *P. lepidus* (*kuhlii*); тобто маємо подвійного фантома.

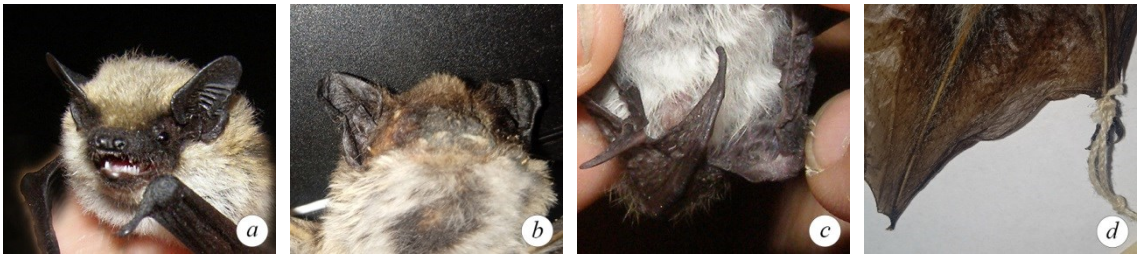


Рис. 6. Деталі морфології гіпсуга: вуха і козелок на живому (фото В. Марочкіної) і колекційному зразку (NMNH), кінчик хвоста та епіблема на живому і колекційному зразку (ZMKU).

Fig. 6. Details of *Hypsugo* morphology: ears and tragus on a live specimen (photo by V. Marochkina) and a collection specimen (NMNH), tail tip and post-calcarial lobe on a live specimen and a collection specimen (ZMKU).

• «маска» — вуха, обличчя і перетинки крил темно-чорні, набагато темніші, ніж у будь-якого іншого європейського виду *Pipistrellus* [DH04: рис. 90–92];
• трагус короткий і розширений догори; довжина переднього краю трагуса майже відповідає його найбільшій ширині; верхівка вуха широко заокруглена [DH04: рис. 92–93];
• кінчик хвоста — останні 1–2 хвостові хребці не охоплені болоною і виходять за її межі на 4–5 мм, що не характерно для видів *Pipistrellus* [DH04: рис. 95];
• епіблема — вузька, без кристи (хрящової перетинки), що відрізняє гіпсуга від всіх нетопирів і лиликів двоколірних, проте певною мірою зближає з пергачами [Z02][6]; епіблема вузька і без кіля, іноді взагалі відсутня [DH04: рис. 96];
• пеніс — з прямокутним прогином в основній третині, завдяки чому він Г-подібно зігнутий [Abelentsev & Popov 1956: рис. 148], що відрізняє цей рід від всіх нетопирів; верхня його сторона — з медіальною борозенкою [DH04: рис. 94];
• верхній малий премоляр редукований, і тому верхнє ікло (C1) і великий премоляр (P4) контактують між собою [DH04: рис. 178][7];
• другий різець верхній — у гіпсуга у верхній щелепі другий різець доволі значний, на 2/3 висоти першого, на відміну від *lepidus* [Abelentsev & Popov 1956: 422, рис. 149].

Відповідний фрагмент визначника кажанів України [за: Zagorodniuk *et al.* 2002] щодо розрізнення *Hypsugo* від симпатричних *Pipistrellus*, поширених в Україні та суміжних країнах, можна викласти у такій новій редакції:

Передпліччя 33–37 мм. Забарвлення спини однотонне сіро-жовте зі золотавим смагом. Забарвлення морди з виразною темною маскою. Епіблема вузька, без кристи. Пеніс різко зігнутий вниз, Г–подібний. Кінець хвоста виступає за уропатагій на 3–4 мм. Верхні ікло і великий премоляр сходяться (малий премоляр Pm^3 відсутній або зовні не помітний).	Передпліччя 29–36 мм. Забарвлення хутра спини однотонне, кавове або буре. Забарвлення морди без темної маски. Епіблема широка, з поперечною кристою. Пеніс без різкого згину вниз при основі. Кінець хвоста виступає за уропатагій не більше ніж на 1–2 мм. Між верхніми іклом і великим передкутнім є невеликий малий премоляр (Pm^3).
..... *Hypsugo savii*	..... *Pipistrellus* sp.

Статуси виду

У зв'язку з наростання чисельності виду та його експансією в Україні важливо відкоментувати його фактичні статуси, які відрізняються від прийнятих, передусім через застарілість знань значної частини фауністів і природоохоронців, а також відомостей, які доступні чиновникам та їхнім експертам, від яких залежать статуси охорони чи чужорідності, а також самі факти присутності виду в списках об'єктів моніторингу.

[6] В огляді мінливості епіблеми у кажанів [Zagorodniuk 2009] зазначено, що «у визначнику кажанів П. Стрєлкова (1963) в характеристиці виду «*Pipistrellus savii*» (=*Hypsugo*) зазначено, що «на відміну від інших видів нетопирів епіблема розвинена слабо і *звичайно* не має поперечної перетинки» (с. 192)».
[7] Цю ознаку вважають особливістю *H. s. caucasicus* [Abelentsev & Popov 1956: 422]. За тим самим джерелом «у деяких особин [з Криму] верхнього малого передкутнього зуба нема» [Abelentsev & Popov 1956: 340].

1. Вид-мігрант. Гіпсуг гірський, як відмічено в проаналізованих публікаціях, відомий в Україні переважно за літніми знахідками, з червня до серпня. На УЗ-детекторах він також відмічений в теплу пору року, з травня до вересня. Попри те, що багатьма дослідниками відмічено виразну синантропність виду, доказів його осілості немає і, ймовірно, здійснює міграції. Подібний міграційний статус набув *Pipistrellus pygmaeus*, проте три інші кажани-інвайдери у складі нашої фауни (*Eptesicus serotinus* s. l., *Pipistrellus kuhlii* s. l., *Plecotus austriacus*), освоївши антропогенні ландшафти і синантропні місцезнаходження, стали осілими. Виразну тенденцію до осілості демонструють й інші види кажанів, які донедавна були виразними мігрантами (*Nyctalus noctula, Vespertilio murinus*), проте з переходом їх до сезонної синантропії і формуванням зимівельних скупчень у людських спорудах вони дедалі частіше відмовляються від дальніх міграцій [Godlevska 2013, 2015; Zagorodniuk 2018b].

2. Вид-інвайдер. Маючи статус регулярно присутнього в крихітному сегменті південно-кримського ареалу, це вид на всій іншій території виявляється вселенцем, тобто інвайдером, чужорідним видом. Те, що він розселяється без активної участі людей, тобто він не є інтродуцентом, не змінює його характеристики як чужорідного, оскільки його вселення йде по синантропних місцезнаходженнях, що підкреслено в усіх наявних публікаціях (див. вище). Виходячи з такого статусу, вид потрапляє під визначення небажаного виду. Тут маємо колізію, яка визначається охоронним статусом всіх кажанів європейської фауни і захистом в рамках угоди EUROBATs, яку ратифікувала й України. Тому статус можна корегувати визнанням природного розселення в умовах глобальних кліматичних змін, тобто «нормальним» розширенням меж поширення виду у відповідь на зміни природної зональності.

3. Наростаюча чисельність. Факти популяційного росту входять у конфлікт зі статусом виду як загроженого і, відповідно, внесеного до Червоної книги України. Як відмічено в огляді таксономії ссавців України, «Цей вид у новому виданні ЧКУ отримує статус «зникаючий». Це значимо, але трохи дивно з огляду на широку його експансію в західних областях України (Башта 2012) та в Приазов'ї (Сіохін *et al*. 2000).» [Zagorodniuk & Kharchuk 2020]. Вид вносили до ЧКУ ще в перше видання (1980), і відтоді йшло по суті лише переписування давніх даних і статусів. Тепер же, враховуючи все вище викладене, називати вид «зникаючим» означає суперечити фактам і здоровому глузду. Проте досвід внесення до ЧКУ інших видів-вселенців та успішних синантропів засвідчує, що чиновники та їхні консультанти — на своєму місці і не змінять свою позицію. Фауна більш динамічна за систему охорони.

Подяки

Наша подяка П. Горлову за постійну найактивнішу участь у всіх виїздах на обліки і участь у первинній обробці записів та важливі коментарі при підготовці рукопису до друку. Щира подяка всім колегам, які сприяли збереженню первинних даних з архіву І. Поліщука та передачі їх з окупованої Асканії-Нової. Дякуємо М. Дребету, А. Дулицькому, І. Мерзлікіну, В. Покиньчереді, Т. Поставі за консультації та коментарі, В. Марочкіній (1965–2012) за надане в користування фото кажана, рецензентам статті за корисні зауваження. Наша подяка З. Баркасі за важливі зауваження і редагування англомовних частин рукопису.

Декларації

Фінансування. Первинний матеріал зібрано в рамках проекту «Кумулятивна оцінка впливу вітрових станцій на природні комплекси ... Приазов'я», проаналізовано й описано після вказаного проекту з власної ініціативи авторів після публікації звітних матеріалів проекту.

Конфлікт інтересів. Автори не мають жодних конфліктів інтересів, які могли вплинути на зміст статті.

Поводження з матеріалом. Дослідження проведено з дотриманням вимог чинного законодавства України щодо роботи на території заповідних об'єктів і щодо роботи з живим матеріалом.

References

Abelentsev, V. I., B. M. Popov. 1956. Order Chiroptera, or bats. *In: Fauna of Ukraine. Volume 1: Mammals, Issue 1.* Acad. Sci. Ukr. RSR Press, Kyiv, 229–446. [Ukrainian] URL

Barataud, M. 2015. *Acoustic ecology of European bats. Species Identification and Studies of Their Habitats and Foraging Behaviour*. Biotope Editions, Mèze; National Museum of Natural History, Paris (collection Inventaires et biodiversité), 1–340.

Bartonička, T., P. Kaňuch. 2006. Savi's pipistrelle (Hypsugo savii): bat species breeding in the Czech Republic (Chiroptera: Vespertilionidae). *Lynx (N. S.)*, **31**: 19–21.

Bashta, A.-T. 2009. Bat fauna and species distribution (Chiroptera: Vespertilionidae) in the Ukrainian Carpathians area. *Proceedings of the State Natural History Museum (Lviv)*, **25**: 267–274. [Ukrainian] URL

Bashta, A.-T., I. Ivashkiv, A. Krokhmal. 2018. New records of Myotis alcathoe (Vespertilionidae, Chiroptera) in Ukraine. *Theriologia Ukrainica*, **16**: 163–165. CrossRef

Bashta, A.-T. 2012. Hypsugo savii Bonaparte, 1856 (Chiroptera: Vespertilionidae) — a new bat species in the Carpathian region (Ukraine). *Scientific Bulletin of the Uzhhorod University. Series Biology*, **33**: 192–194. [Ukrainian] URL

Brauner, A. A. 1912. Bats of the Crimea. *Notes of the Crimean Society of Naturalists and Nature Lovers*, **1** (1911): 84–96. [Russian]

Bogdanowicz, W., Z. Urbańczyk. 1981. A record of Myotis nathalinae Tupinier, 1977 from Poland. *Acta theriologica*, **26** (28): 427. CrossRef

Bogdanowicz, W. 1994. Myotis daubentonii. *Mammalian Species*, **43** (475): 1–9. CrossRef

Danko, Š. 2007. Reprodukcia Hypsugo savii a Pipistrellus kuhlii navýchodnom Slovensku: ďaľšie dôkazy o ich šírení na sever. *Vespertilio*, **11**: 13–24.

Dietz, C., O. von Helversen. 2004. *Illustrated Identification Key to the Bats of Europe. Part 2.* Tubingen, Erlangen. URL

Dulitsky, A., A. Mikhailova. 2001. On the character of bat species presence in the Crimea. *In:* Zagorodniuk, I. (ed.). *Migration Status of Bats in Ukraine*. Ukrainian Theriological Society NAS of Ukraine, Kyiv, 106–109. (Series: Novitates Theriologicae; Pars 6). [Ukrainian]

Dulitsky, A. I., A. E. Mikhailova, R. P. Stenko. 2001. First findings of horseshoe bats Rhinolophus mehelyi Matschye, 1901 and Rh. euryale Blasius, 1853 (Chiroptera, Rhinolophidae) on the territory of Ukraine. *In: Crimean Reserves at the Turn of the Millennium*. Simferopol, 32–33. [Russian]

Dulitsky, A. I., I. S. Kovalenko. 2003. Materials on Crimean bats in zoological collections of Ukraine and Russia. *Issues of Crimean Development*, **15**: 197–210. URL

Dulitsky, A. I., I. V. Zagorodniuk. 2009. Savi's pipistrelle. Hypsugo savii (Bonaparte, 1837). *In:* Akimov, I. A. (ed.). *Red Data Book of Ukraine. Animals*. Globalconsulting Press, Kyiv, 512. [Ukrainian]

Gaisler, J., M. Vlašín. 2003. Second record of the Savi's pipistrelle Hypsugo savii in the Czech Republic. *Vespertilio*, **7**: 181–182.

Godlevska, L. V. 2013. New Vespertilio murinus (Chiroptera) winter records. An indication of expansion of the species' winter range? *Vestnik zoologii*, **47** (3): 239–244. CrossRef

Godlevska, L. V. 2015. Northward expansion of the winter range of Nyctalus noctula (Chiroptera: Vespertilionidae) in Eastern Europe. *Mammalia*, **79** (3): 315–324. CrossRef

Görföl, T., I. Dombi, S. Zsebők. 2007. Az alpesi denevér (Hypsugo savii Bonaparte, 1837) Magyarországon — a faj hazai adatainak áttekintése, új eredmények. *In:* Molnár, V. (ed.): *Proceedings of the 5th ... and the 6th Conference on the Bat Conservation in Hungary*. CSEMETE Egyesület, Szeged, Hungary, 85–97. URL

Horáček,, I., P. Benda. 2004. Hypsugo savii — Alpenfledermaus. *In:* Krapp, F. (Hrsg.). *Handbuch der Säugetiere Europas.* Band 4: Fledertiere. Teil II: Chiroptera II. Aula-Verlag, Wiebelsheim, 911–941.

Juste, J. & M. Paunović. 2016. Hypsugo savii. *The IUCN Red List of Threatened Species 2016*: e.T44856A22072380. CrossRef

Ivanitsky, A. N. 2020. On the bat fauna of the urban district of Feodosia. *Field Biologist Journal*, **2** (4): 298–309. [Russian] CrossRef

Konstantinov, A. I., F. N. Vshivkov, A. I. Dulitsky. 1976. The current state of the Crimean bats fauna. *Zoologicheskii Zhurnal*, **55** (6): 885–893. [Russian]

Korneev, O. P. 1965. *Key to Mammals of UkrSSR. Second Edition.* Soviet School Press, Kyiv, 1–236. [Ukrainian]

Lehotska, B. 2006. Second record of the Savi's pipistrelle (Hypsugo savii) in Slovakia. *Vespertilio*, **9–10**: 225–226.

Lina, P. H. C. 2016. *Common Names of European Bats.* Eurobats, Bonn, 1–104. (Eurobats Publication Series No. 7). URL

Marcel, U., U. Hüttmeir, M. Kipson, P. Estók, K. Sachanowicz, [et al.]. 2016. Status of Savi's pipistrelle Hypsugo savii (Chiroptera) and range expansion in Central and south-eastern Europe: A review. *Mammal Review*, **46** (1): 1–16. CrossRef

Ognev, S. I. 1927. A synopsis of the Russian bats. *Journal of Mammalogy*, **8** (2): 140–157. CrossRef

Ognev, S. I. 1928. Genus Amblyotus Kolenati 1858. *In:* Ognev, S. I. *Mammals of Eastern Europe and Northern Asia. Volume 1.* Gosizdat, Moskva, Leningrad, 543–563. [Russian]

Paunovic, M., B. Karapandža, I. Budinski, J. Josipovic. 2015. New records of the Savi's Pipistrelle Hypsugo savii (Bonaparte, 1837) (Chiroptera, Mammalia) from Serbia: an evidence for the expansion of its geographical range. *Acta Zoologica Bulgarica*, **67** (3): 389–397. URL

Petrushenko, Y., L. Godlevska, I. Zagorodniuk. 2002. Investigations on bat communities in the Siversky Donets floodlands. *Visnyk of the Luhansk Pedagogical University. Biological Sciences*, No. 1 (45): 121–124. [Ukrainian] URL

Pocora, I., V. Pocora. 2011. The use by bats (Chiroptera: Vespertilionidae) of various habitat types in Moldova and the Danube Delta (Romania). *Travaux du Muséum National d'Histoire Naturelle 'Grigore Antipa'*, **54** (1): 223–242. CrossRef

Polischuk, I. K. 2009. *Experience in Assessing the Population of Small Mammals in the Biosphere Reserve 'Askania-Nova' by the Owl Pellets' Method.* Biosphere Reserve 'Askania-Nova', Askania-Nova, 1–54. [Russian]

Polischuk, I. 2024. Demographic structure and long-term population dynamics of Muroidea in the Askania-Nova Biosphere Reserve. *Theriologia Ukrainica*, **27**: 119–137. [Ukrainian] CrossRef

Ponomariv, O. 1997. *Phonemes 'H' and 'G': Dictionary and commentary*. Prosvita Publishing Center, Kyiv, 1–35. [Ukrainian] URL

Protasov, A. A. 2002. *Biodiversity and Its Assessment. Conceptual Diversicology*. Institute of Hydrobiology, NAS of Ukraine, Kyiv, 1–105. ISBN 966-02-2517-2. [Russian]

Reiter, G., T. Bartonička, R. K. Lučan, Z. Řehák. 2010a. New records of Hypsugo savii in the Czech Republic. *Vespertilio*, **13–14**: 121–125.

Reiter, G., S. Wegleitner, U. Hüttmeir, M. Pollheimer. 2010b. Die Alpenfledermaus, Hypsugo savii (Bonaparte, 1837), in Mitteleuropa. *Nyctalus (N. F.)*, **15** (2-3): 158–170. URL

Siokhin, V. D., J. I. Chernichko, A. I. Sidorenko, P. I. Gorlov, K. G. Aleinikova. 2020. Cumulative assessment of the impact of wind farms on natural complexes within the man-made areas of the north-western Priazovie. 3. Seasonal bat complexes. *In:* Mosyakin, S. L. (ed.). *Biodiversity Monitoring & Protection in Ukraine*. Kyiv, 168–195. [Ukrainian]

Sokur, I. T. 1960. *Mammals of the Fauna of Ukraine and Their Economic Importance*. State Publishing House, Kyiv, 1–211. [Ukrainian] URL

Spitzenberger, F. 1997. Distribution and range expansion of Savi's bat (Hypsugo savii) in Austria. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, **62**: 179–181.

Tarasova, A. A., O. I. Oskolskaya. 2018. Morphometric analysis of the body structure of the Savi's pipistrelle. *In: Ecobiological Problems of the Azov-Black Sea Region. Proceedings of the V Conference*. Sevastopol, 58–59. URL

Tatarynov, K. A., Y. I. Krochko. 1988. Ways of formation of

the bat fauna of the Ukrainian Carpathians. *The Study of the Theriofauna of Ukraine, its Rational Use and Protection*. Naukova Dumka, Kyiv, 34–46. [Russian]

Tiunov, M. P. 1989. The taxonomic implication of different morphological systems in bats. *In:* Hanak, V. et al. (eds). *European Bat Research 1987.* Charles University Press, Praha, 67–75.

Uhrin, M., U. Hüttmeir, M. Kipson, P. Estók, K. Sachanowicz, [et al.]. 2016. Status of Savi's pipistrelle Hypsugo savii (Chiroptera) and range expansion in Central and south-eastern Europe: A review. *Mammal Review*, **46** (1): 1–16. CrossRef

Vlaschenko, A. S. 2005. Current status and dynamics of bat population (Chiroptera) of the National Park 'Gomolshanskie Lesa'. *Plecotus et al.*, **8**: 8–16. [Russian]

Vlaschenko, A., V. Hukov, O. Timofieieva, M. Moiseienko, A. Domanska, [et al.]. 2023. Leaping on urban islands: further summer and winter range expansion of European bat species in Ukraine. *European Journal of Ecology*, **9** (1): 70–85.

Volokh, A. M. 2002. Forming of the Azov sea part of the Kuhl's pipistrelle (Pipistrellus kuhlii) range. *Vestnik zoologii*, **36** (1): 101–104. [Russian]

Volokh, A., P. Gorlov, V. Siokhin, I. Polischuk. 2021. Species diversity of bats (Chiroptera) in the Ukrainian Azov Region and features of their residence by seasons. *Theriologia Ukrainica*, **21**: 24–36. CrossRef

Zagorodniuk, I. 1998. Bat census using detector in Kyiv at 1997–1998. *In:* Zagorodniuk, I. (ed.). *European Bat Night '98 in Ukraine*. Institute of Zoology NAS of Ukraine, Kyiv, 128–133. (Series: Proceedings of the Theriological School; Vol. 1). [Ukrainian] URL

Zagorodniuk, I. V. 2001a. Genera of mammals in the East-European fauna and their Ukrainian names. *Proceedings of the National Museum of Natural History*, **1**: 113–131. [Ukrainian] URL

Zagorodniuk I. V. 2001b. Distribution of 45 kHz sound form of the Pipistrelle bat in Central Ukraine. *Vestnik zoologii*, **35** (4): 102. [Ukrainian]

Zagorodniuk, I., V. Negoda. 2001. Pipistrelle bats of the genus Pipistrellus and genus Hypsugo. *In:* Zagorodniuk, I. (ed.). *Migration Status of Bats in Ukraine.* Ukrainian Theriological Society, Kyiv, 65–72. (Series: Novitates Theriologicae; Pars 6). [Ukrainian] https://bit.ly/4eamzMd

Zagorodniuk, I., L. Godlewska. 2001. Bats on the collections of zoological museums of Ukraine: review and phenological analysis of data. *In:* Zagorodniuk, I. (ed.). *Migration Status of Bats in Ukraine.* Ukrainian Theriological Society, Kyiv, 122–156. (Series: Novitates Theriologicae; Pars 6). [Ukrainian] https://shorturl.at/BCGT9

Zagorodniuk, I., L. Godlevska, V. Tyshchenko, Y. Petrushenko. 2002. *Bats of Ukraine and Adjacent Countries*. NMNH NAS of Ukraine, Kyiv, 1–108. (Series: Proceedings of the Theriological School; Vol. 3). [Ukrainian]

Zagorodniuk, I. 2006. Adventive mammal fauna of Ukraine and a significance of invasions in historical changes of fauna and communities. *In: Fauna in Anthropogenic Environments*. Luhansk, 18–47. (Series: Proceedings of the Theriological School; Vol. 8). [Ukrainian] https://bit.ly/2QUnH08

Zagorodniuk, I., T. Postawa. 2007. Spatial and ecomorphological divergence of Plecotus sibling species in sympatry zone in Eastern Europe. *Proceedings of the State Natural History Museum (Lviv),* **23**: 215–224. https://bit.ly/41ppY3H

Zagorodniuk, I., M. Korobchenko. 2008. Rare mammal fauna of eastern Ukraine: composition and distribution of rare species. *In:* Zagorodniuk, I. (ed.). *Rarity Mammal Fauna and its Protection.* NMNH of Ukraine, Luhansk, 107–156. (Series: Proceedings of the Theriological School; Vol. 9). [Ukrainian] https://bit.ly/3z5FFkx

Zagorodniuk, I. 2014. Changes in taxonomic diversity of Ukrainian mammals for the last three centuries: extinct, phantom, and alien species. *Proceedings of the Theriological School*, **12**: 3–16. CrossRef

Zagorodniuk, I. 2018a. Close bat species in Ukrainian fauna: differences and position in structure of communities. *Theriologia Ukrainica*, **16**: 51–76. [Ukrainian] CrossRef

Zagorodniuk, I. 2018b. A game against natural selection? Hibernation of migratory bat species in their summering range in Eastern Ukraine. *Theriologia Ukrainica*, **16**: 111–119. CrossRef

Zagorodniuk, I., B. Gleba. 2018. Bechstein's bat (Myotis bechsteinii) in Transcarpathia, Ukraine. *Theriologia Ukrainica*, **16**: 166–170. [Ukrainian] CrossRef

Zagorodniuk, I., S. Kharchuk. 2020. List of mammals of Ukraine 2020: additions and clarifications. *Theriologia Ukrainica*, **20**: 10–28. CrossRef

Додаток. Зразки УЗ-сигналів для порівнянь

Для порівнянь використано дані з праці «Acoustic ecology of European bats» [Barataud 2015]. Параметри цих сигналів визначено з використанням програми BatSound 4 і записано в табл. Д1. Там само в нижньому рядку вміщено дані про зразок із бібліотеки BatExplorer.

Таблиця Д1. Звукові параметри та сонограми УЗ-сигналів *Hypsugo savii* з бібліотек еталонних записів

Table S1. Sonic parameters and sonograms of *Hypsugo savii* ultrasound signals from the reference libraries

Файл №	Міжімпульсний інтервал, мс	Тривалість імпульсу, мс	Частота, кГц		
			верхня межа	за макс. потужності звуку	нижня межа
Зразки з «Acoustic ecology of European bats» після опрацювання в BatSound 4					
073_QCF	?	11,5	35,8	33,1	30,4
074_QCF	134,2	13,5	36,4	32,3	30,2
075_flat-ended-FM	149,1	9,24	49,4	33,5	31,4
076_flat-ended-FM	154,6	6,81	68,2	36,0	33,6
Межі змін	134–154	6,8–13,6	36–68	33–36	30,2–33,6
Зразок з бібліотеки BatExplorer					
б/н	335,1	8,5	40,9	32,2	30,7

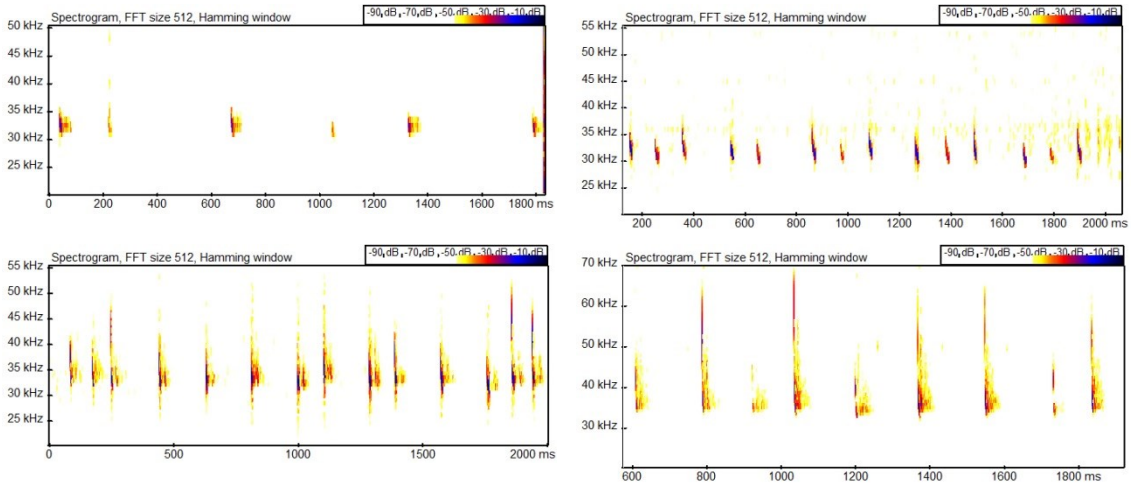


Рис. Д1. Сонограми сигналів *Hypsugo savii* з еталонної серії, описаної в табл. Д1 (зразки 073–076).
Fig. S1. Sonograms of signals of *Hypsugo savii* from the reference series described in Table S1 (samples 073-076).

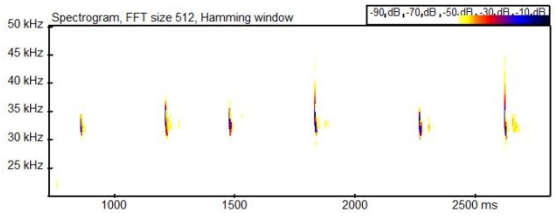


Рис. Д2. Сонограма УЗ-сигналів *Hypsugo savii* за даними з бібліотеки BatExplorer.

Fig. S2. Sonogram of ultrasound signals of *Hypsugo savii* based on data from the BatExplorer library.

Таблиця Д2. «Стандартні» параметри УЗ-сигналів *Hypsugo savii* та умовно подібних за звуками видів
Table S2. 'Standard' parameters of ultrasonic signals of *Hypsugo savii* and conventionally similar species

Species	n. signals (seq.)	Interval duration (ms)	Signal duration (ms)	Start frequency (kHz)	End frequency (kHz)	Bandwidth (kHz)	Frequency at max energy (kHz)
		Mean ± SD	Mean ± SD	Mean ± SD	Mean ± SD	Mean ± SD	Mean ± SD
QCF signals							
P. pygmaeus	61 (13)	121,2 ± 43,1	8,2 ± 0,8	54,5 ± 2,4	53,2 ± 1,4	1,3 ± 1,8	53,6 ± 1,7
M. schreibersii	30 (6)	145,8 ± 60,8	12,0 ± 1,9	55,1 ± 1,1	50,7 ± 0,9	4,4 ± 0,7	51,5 ± 0,9
P. pipistrellus	61 (11)	190,1 ± 67,5	8,9 ± 1,3	45,6 ± 3,2	44,9 ± 2,4	0,8 ± 1,2	44,9 ± 2,5
P. nathusii	45 (9)	167,5 ± 54,2	8,3 ± 0,9	41,9 ± 1,8	39,7 ± 1,2	2,2 ± 1,3	40,3 ± 1,2
P. nathusii (north)	12 (5)	230,7 ± 43,5	8,2 ± 0,7	36,5 ± 2,0	34,5 ± 1,5	2,0 ± 1,2	34,9 ± 1,5
P. kuhlii	59 (17)	233,4 ± 77,1	9,1 ± 1,6	39,0 ± 2,0	35,9 ± 1,6	3,0 ± 1,3	36,7 ± 1,6
H. savii	32 (4)	282,6 ± 98,0	12,5 ± 2,4	33,5 ± 2,1	32,1 ± 1,3	1,5 ± 1,1	32,4 ± 1,1
FM/QCF, Flat-ended FM or (narrow-medium bandwidth) FM signals							
P. pygmaeus	82 (21)	104,1 ± 50,3	5,6 ± 1,8	76,4 ± 13,8	55,2 ± 2,9	21,2 ± 12,7	56,0 ± 3,1
M. schreibersii	84 (8)	106,0 ± 61,9	8,2 ± 2,8	82,5 ± 17,7	52,3 ± 1,6	30,3 ± 16,9	53,9 ± 2,0
P. pipistrellus	92 (19)	101,6 ± 39,3	5,5 ± 1,4	79,7 ± 19,2	46,8 ± 2,4	32,9 ± 18,2	48,1 ± 3,0
P. nathusii	56 (10)	108,2 ± 45,5	6,9 ± 1,7	61,8 ± 16,8	40,8 ± 2,6	21,0 ± 15,7	42,2 ± 2,5
P. nathusii (north)	10 (2)	98,7 ± 65,9	8,1 ± 1,2	50,8 ± 6,8	35,6 ± 0,6	15,1 ± 6,9	36,7 ± 0,7
P. kuhlii	83 (15)	139,1 ± 69,2	6,5 ± 2,3	60,4 ± 17,0	36,8 ± 2,1	23,5 ± 16,3	39,0 ± 2,5
H. savii	49 (9)	154,4 ± 57,7	7,6 ± 2,0	54,7 ± 9,5	34,0 ± 1,8	20,7 ± 9,0	35,5 ± 1,9
M. dasycneme	121 (22)	123,0 ± 54,6	11,8 ± 4,7	50,0 ± 6,2	25,1 ± 2,4	25,3 ± 7,1	34,3 ± 1,4

Theriologia Ukrainica, **28**: 129–141 (2024)
p-ISSN 2616-7379 • e-ISSN 2617-1120
DOI: 10.53452/TU2811

DISTRIBUTION FEATURES OF THE RED SQUIRREL (*SCIURUS VULGARIS*) IN THE SOUTH OF UKRAINE: A CASE STUDY OF MYKOLAIV OBLAST

Kostiantyn Redinov

Key words

red squirrel, colonisation, geographical distribution, Northern Black Sea region, Ukraine.

doi

http://doi.org/10.53452/TU2811

Article info

submitted 03.12.2024
revised 19.12.2024
accepted 30.12.2024

Language

Ukrainian, English summary

Affiliations

Kinburn Spit Regional Landscape Park (Ochakiv, Ukraine)

Correspondence

Kostiantyn Redinov; Kinburn Spit Regional Landscape Park; 16 Torgova Street, Ochakiv, 57508 Ukraine;
Email: brufinus@gmail.com;
orcid: 0000-0003-4903-3586

Abstract

Until recently, the natural geographic range of the red squirrel (Sciurus vulgaris) has not covered the area of Mykolaiv Oblast, as opposed to Podillia and the forest-steppe belt of Ukraine. Over the past 40 years, due to artificial and natural dispersal, this dendrophilous rodent species has significantly expanded in range into Mykolaiv Oblast, 93% of which is located within the steppe and 7% within the forest-steppe zones of Ukraine. The squirrels moved from the forest-steppe zone, from the city of Kryvyi Rih and along the Dnipro valley. The dispersal has been gradual, took place in waves, and has become widespread in the last 10–15 years. In the city Pervomaisk, the species was observed for the first time at the Southern Bug River in 1980, then in the north-east of the oblast region in 2002, and near the city of Mykolaiv in 1997. On the Kinburn Peninsula, the squirrel first appeared as a result of artificial introduction in the 1980s in the adjacent territory of Kherson Oblast. In the 21st century, other subspecies also dispersed naturally into the region along the Dnipro River valley and are now widespread here together with descendants of the 'common' and teleutka squirrels. The animals appeared in Ochakiv as a result of introduction in 2020. As of 2024, the squirrels are widespread within the northern steppe subzone of the steppe zone and locally within the middle steppe and dry steppe subzones of the steppe zone. The species is more widespread than scientists considered. The squirrel's distribution was facilitated by forest reclamation, in particular the planting of forest belts and walnut orchards and other plantations, as well as by its ecological plasticity, introduction, synanthropisation, and the loyal attitude of the majority of the population to the species. In some places, the animals have established themselves and started breeding, such as in the cities of Novyi Buh, Mykolaiv, and Pervomaisk, and also in forest tracts, etc. The species' natural enemy is the Eurasian goshawk (Accipiter gentilis). According to the available data, in Mykolaiv Oblast, there are red squirrels from natural populations of the forest-steppe and Podillia of Ukraine, introduced teleutka squirrels, and probably their hybrids as well. As of 2020–2024, the estimated abundance of squirrels in the territory of Mykolaiv Oblast is approximately 250–500 individuals.

Cite as

Redinov, K. 2024. Distribution features of the red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in the south of Ukraine: a case study of Mykolaiv Oblast. *Theriologia Ukrainica*, **28**: 129–141. [In Ukrainian, with English summary]

© 2024 The Author(s); Published by the National Museum of Natural History, NAS of Ukraine on behalf of *Theriologia Ukrainica*. This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY-SA 4.0), which permits unrestricted reuse, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

Особливості поширення вивірки лісової (*Sciurus vulgaris*) на півдні України: приклад із Миколаївщиною

Костянтин Редінов

Резюме. До недавнього часу природний ареал вивірки лісової (*Sciurus vulgaris*) знаходився поза межами Миколаївської області — у Поділлі та лісостепу України. Протягом останніх 40 років завдяки штучному та природному розселенню цей дендрофільний вид гризунів суттєво розселився у межах Миколаївської області, 93% площі якої знаходиться в межах степової, а 7% — лісостепової зон України. Вивірки розселялися з лісостепової зони, зі сторони м. Кривий Ріг, і по долині Дніпра. Розселення йшло поступово, хвилями та набуло масового характеру в останні 10–15 років. Появі виду в лісостеповій частині області та розселенню по долині р. Південний Буг певно сприяв випуск вивірки-телеутки (*S. v. exalbidus*) на прилеглій території лісостепової частини Одеської області в Савранському лісі в 1998 р. та зростання чисельності виду на прилеглій території. В м. Первомайськ на р. Південний Буг вперше вид спостерігали в 1980 р., на північному сході області — в 2002 р., біля м. Миколаїв — в 1997 р. На Кінбурнському півострові вивірка вперше з'явилася внаслідок штучного розселенням у 1980-х рр. на прилеглій території Херсонської обл. теж вивірки-телеутки. У XXI ст. тут розселилися природним шляхом по долині р. Дніпро і підвиди, поширені в Україні, та нащадки «звичайних» вивірок і вивірок-телеуток. У Очаківі тварини з'явилися внаслідок інтродукції в 2020 р. Станом на 2024 р. вивірки широко поширені у межах північностепової підзони степової зони та локально у межах середньостепової та сухостепової підзон степової зони, причому більш широко, ніж це вважалося науковцями. Розселенню вивірки сприяли лісомеліорація, зокрема насадження лісосмуг та садків з волоського горіха, інших насаджень; екологічна пластичність, інтродукція, синантропізація та лояльне ставлення більшості населення до виду. В окремих місцях тварини закріпилися і почали розмножуватися, як-от у містах Новий Буг, Миколаїв, Первомайськ; лісових урочищах тощо. Природним ворогом виду є великий яструб (*Accipiter gentilis*). Судячи з наявних даних, на території Миколаївської області поширені вивірки з природних популяцій лісостепу та Поділля України, інтродуковані вивірки-телеутки та певно їх сумісні нащадки, що підтверджується фотографіями тварин. Чисельність вивірки станом на 2020–2024 рр. в межах території Миколаївської обл. оцінюємо приблизно в 250–500 особин.

Ключові слова: вивірка лісова, розселення, поширення, Миколаївська область, Україна.

Вступ

До недавнього часу природний ареал вивірки лісової (*Sciurus vulgaris*) знаходився поза межами Миколаївської області у Поділлі та лісостепу України [Pachoskiy 1906; Ognev 1940; Myhulin 1938; Matvieiev & Drebet 2022 та ін.]. Протягом останніх 40 років завдяки штучному та природному розселенню цей дендрофільний вид гризунів суттєво розселився у межах Миколаївської області, більша частина площі якої знаходиться в межах степової зони України [National... 2007]. Вивірка у XXI ст. на території Миколаївської області є більш широко поширеною, ніж це вважалося науковцями [Tsyupka 2012; Mezhzherin & Lashkova 2013]. Тому є потреба в узагальнені та критичному перегляді всіх наявних даних щодо розселення та сучасного поширення цього виду.

Метою статті є визначення сучасного поширення, чисельності, особливостей розселення лісової вивірки в Нижньому Побужжі та на прилеглій території.

Матеріал та методика

На підставі даних із літератури [Roman 1995; Tsyupka 2012; Mezhzherin & Lashkova 2013; Legky & Artamonov 2023 та ін.] та інших джерел, власних спостережень та повідомлень колег узагальнено та проаналізовано матеріали щодо розселення та сучасного поширення лісової вивірки в Миколаївській обл. Також наведено низку фотографій для ілюстрації особливостей забарвлення тварин з різних локацій та у різні сезони року.

Спеціальні пошуки та обліки виду автором не проводилися. Дані щодо поширення вивірки зібрано попутно під час проведення орнітологічних експедицій протягом 2014–2021 рр. в лісових урочищах області та на інших територіях у попередні роки[1]. Фіксувались всі випадки спостереження виду (дата, місце, обставини), в тому числі отримані від колег та респондентів. Для більшості урочищ, де виявлено лісових вивірок, зроблено загальний опис складу деревних порід (хвойні, листяні або змішані насадження тощо)[2]. Значний об'єм інформації отримано з інтернет-ресурсів: Національна мережа Інформації з біорізноманіття [UkrBIN, 2024], iNaturalist [2024], Facebook, новинних сайтів тощо. Протягом 2024 р. проводилося опитування людей, котрі потенційно могли володіти інформацією про вид. З цією метою також було створено разом з М. Романенко гугл-форму та поширено її в мережі Facebook[3].

Мапу використану в статті для позначення поширення вивірки зробив та надав автору І. Моісєєв, межі фізико-географічних зон та підзон нанесено автором за Національним атласом України [National... 2007].

Миколаївська область (площа 24600 км^2) розташована в межах лісостепової (7% площі) зони і в північностеповій, середньостеповій та сухостеповій підзонах степової зони (93%) України [National... 2007].

Цілеспрямоване заліснення області розпочато в 1940–1950-х рр. До початку XXI ст. утворилася мережа з лісосмуг віком 40–60 років. Наразі лісистість області становить близько 7%: 5,2 — ліси та інші покриті лісом площі, 1,5 — лісосмуги. В останні 35 років дерева в лісосмугах, особливо розташованих біля сіл, вирубуються на дрова, в них часто відбуваються пожежі через випалювання сухої трави і стерні на полях.

Сільськогосподарські угіддя займають 86% суші області[4]. Степові ділянки збереглися фрагментами по схилах балок і берегах річок, лиманів і узбережжя моря. У більшості випадків вони деградовані (перевипас, пали) та/або заростають маслинкою вузьколистою (*Elaeagnus angustifolia*) й іншими деревно-чагарниковими видами через відсутність випасу. Також їх використовують для заліснення тощо [Gorchakov & Kolyada 1990 та ін.; наші дані].

Розташований на лівобережжі Дніпра Кінбурнський півострів — одна з 7 піщаних арен Нижньодніпровських пісків. Площа півострова становить 215,55 км^2, з яких на територію Миколаївської області припадає 122,14 км^2 (56,66%), Херсонської — 93,41 км^2 (43,34%). Значні площі піщаних арен закріплені сосновими насадженнями, що культивуються з 1960-х рр. Лісистість території у межах Миколаївської області до війни сягала орієнтовно 35,9%. В останні десятиріччя значні зарості маслинки вузьколистої сформувались на прибережних смугах Чорного моря, Дніпровсько-Бузького лиману, у селах [Redinov & Petrovich 2023].

Для позначення авторства знахідок використано скорочення:

IM — І. Моісєєв, PP — П. Панченко, KR — К. Редінов, OR — О. Редінов, MS — М. Самсара, OF — О. Форманюк, OSh — О. Шепель, JM — John Moffitt.

Поширення вивірки

Аналіз зібраних даних показав широке поширення виду на більшій частині регіону, надто уздовж річкових басейнів та в місцях формування різного типу деревостанів (хвойних та листяних насаджень, посадок з волоського горіху, природних гайків). Загалом узагальнено дані про 74 місця виявлення виду.

Дані про місця інтродукції та нові знахідки виду на Миколаївщині згруповано за регіонами та нанесені на мапу (рис. 1).

---

[1] Дослідження на території Миколаївської області проводяться автором з 1990 р.

[2] Детальні описи окремих урочищ та лісів наведено в орнітологічних роботах в журналах «Беркут» та «Авіфауна України» за 2016–2022 рр. (KR, PP, OF): http://www.aetos.kiev.ua/

[3] З 3.12.2024 отримано 12 відповідей.

[4] В останні 10 років спостерігається повсюдне розорювання степових ділянок, тому площа сільгоспугідь (ріллі) є більшою, ніж указано в цитованих джерелах та офіційній статистиці.

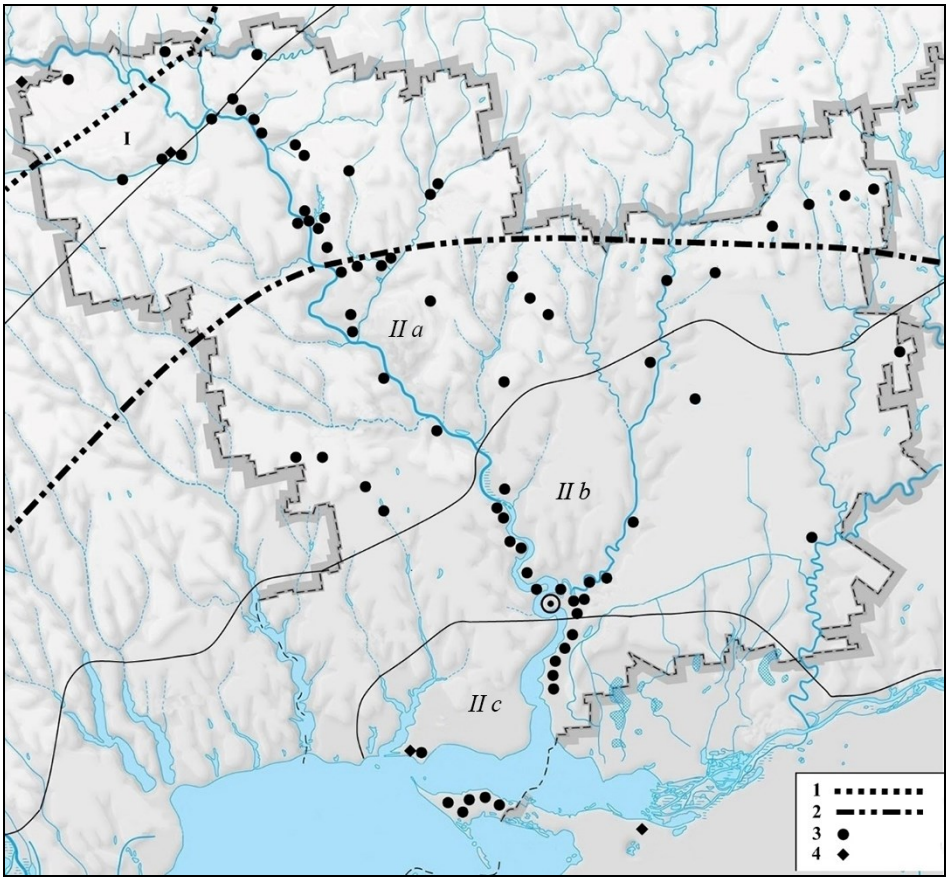


Рис. 1. Поширення вивірки лісової в Миколаївській обл. Умовні позначення: I. Лісостепова зона; II. Степова зона: *a* — північностепова, *b* — середньостепова, *c* — сухостепова підзон; 1 — південна межа поширення за Tsyupka [2012]; 2 — південна межа поширення за [Mezhzherin & Lashkova 2013]; 3 — знахідки виду протягом 2003–2024 рр. за даними з останніх публікацій [Legky & Artamonov 2023] та наведеними у цій статті відомостями; 4 — місця інтродукції тварин у межах області і на прилеглій території.

Fig. 1. Distribution of the red squirrel in Mykolaiv Oblast. Legend: I. Forest-steppe zone; II. Steppe zone: a—northern steppe, *b*—middle steppe, *c*—dry steppe subzone; 1—southern limit of distribution after Tsyupka [2012]; 2—southern limit of distribution after Mezhzherin & Lashkova [2013]; 3—findings of the species in 2003–2024 according to data from recent publications [Legky & Artamonov 2023] and the information given in this article; 4—places of introduction of squirrels in the region and in adjacent areas.

Лісостепова зона

В державному мисливському господарстві «Катеринівське» у 1969 р. науковці Інституту зоології Національної академії наук України випустили 6 особин вивірки [Volokh 2014] (ці експерименти проводив В. Крижанівський: особ. повід. І. Загороднюка). Доля цих тварин залишилася невідомою. Появу виду на даній території не прослідковано. Враховуючи сприятливі умови та близькість до споконвічного ареалу, вивірки тут почали розселятися певно в 1970-х рр. У м. Первомайськ, що розташоване на межі лісостепової та степової зон, вивірку вперше спостерігали у 1980 р. (дані місцевого респондента).

Розселенню також сприяв випуск у 1998 році 96 особин вивірок-телеуток (*S. v. exalbidus*) кримського походження в Савранському лісі в уроч. Слюсареве (Одеська обл.), що поряд з межею з Миколаївською областю [Volokh 2014]. Заслуговує на увагу повідомлення про масову появу вивірок у с. Любашівка Одеської обл., розташованому неподалік від меж Миколаївської обл., у 2014 р., що відзначено у місцевих медіа[1].

[1] За даними з медійного ресурсу kp.ua (URL).



Рис. 2. Знахідки загиблих вивірок: (*a*) у м. Южноукраїнськ, 12.07.2013, фото «aewest»[1]; (*b*) у с. Куріпчине Первомайського району, 30.08.2023, фото Г. Драбинюк[2].

Fig. 2. Findings of dead squirrels: (*a*) in Yuzhnoukrainsk, 12.07.2013, photo by 'aewest'; (*b*) in Kuripchyno, Pervomaisk Rayon, 30.08.2023, photo by H. Drabyniuk.

Вже на початку 2000-х рр. вивірка була звичайною в с. Кумарі на р. Кодима (особ. повід. В. Поліщука). Нами тварин помічено 9–10.06.2017 в уроч. «Тридуби» та 10.06.2017 в уроч. «Катеринка» та лісосмузі неподалік від с. Катеринівка Первомайського району (PP, KR, OF). Вивірку також спостерігали 29.12.2018 у с. Лукашівка того ж району [Legky & Artamonov 2023]. За даними опитувань вивірка мешкає і в с. Врадіївка [Tsyupka 2012].

У межах лісостепової зони вивірки мешкають у соснових та листяних насадженнях, паркових й інших насадженнях у межах населених пунктів.

Степова зона

У долині р. Південний Буг між с. Мигія та с. Олександрівка вивірка з'явилася, певно, у 1980-х рр. У 1988 р. одну особину спостерігали біля с. Куріпчине (особ. повід. О. Куріпчина). В 1990-х рр. він тварин не спостерігав, але за словами місцевих жителів їх інколи помічали на прилеглій території. Під час орнітологічних досліджень у 1999–2000 рр. в долині р. Південний Буг від с. Мигія до с. Олександрівка С. Домашевським (особ. повід.) вивірки непомічені. Одну особину спостерігали 28.05.2003 біля с. Куріпчине Первомайського району[3]. У м. Южноукраїнськ загиблу тварину знайдено 12.07.2013[4] (рис. 2*a*). За спостереженнями Г. Драбинюк та О. Куріпчина (особ. повід.) вивірки біля с. Куріпчине і на прилеглій території масово з'явилися з 2014 р. (рис. 2*b*). Нам вивірки траплялися 21–22.06.2014 біля с. Мигія (KR).

Наразі, у межах Національного природного парку «Бузький Гард» та на прилеглій території, вивірка мешкає в штучних насадженнях та населених пунктах з переважанням листяних порід. В районі парку вона зустрічається від північних кордонів Миколаївської обл. до м. Вознесенськ. Виявлено випадки загибелі тварин на автошляхах в околицях м. Южноукраїнськ на відстані 5–10 км від найближчих масивних лісових насаджень (загиблу тварину виявлено 26.10.2024: KR) [Artamonov & Legky 2020; Legky & Artamonov 2023]. Вивірки також постійно мешкають і на території м. Первомайськ у паркових та інших насадженнях (особ. повід. В. Поліщука) та Південноукраїнській АЕС (особ. повід. А. Прокопенка). Живуть вони і в урочищах «Василева пасіка» [Legky & Artamonov 2023], «Лабіринт» (спостереження 3.06.2017: IM, PP, KR), «Рацинська дача» (спостереження 24.10.2021: PP, KR) тощо, де пере-

[1] За даними з соцмережі «inaturalist.org» (URL).
[2] За даними з соцмережі «inaturalist.org» (URL).
[3] Спостереження Б. Кедрова з кол., оприлюднене на одній із локальних конференцій (Київ, 2019).
[4] За даними з соцмережі «inaturalist.org» (URL).

важають листяні породи дерев. У с. Арбузинка двох тварин, котрі трималися поряд, спостерігали 09.02.2023 на листяних деревах (N. Kuliesh)[1] (рис. 3*a*).

У с. Братське та прилеглих лісових масивах, у яких переважають листяні породи дерев, вже в 2010 р. вивірок було багато (OSh). Нижче за течією р. Південний Буг вивірку спостерігали 05.06.2017 в околицях с. Нова Пристань в насадженні з кущів та листяних дерев на схилі долини річки (PP, KR), 09.06.2019 — у Варюшинському лісі (соснові й листяні насадження) (PP, KR, OF) та 23.08.2023 на дорозі південніше м. Нова Одеса [Legky & Artamonov 2023].

В с. Ольшанське вперше вивірку спостерігали в 1997 р. в насадженні ліщини звичайної (*Corylus avellana*) на території садиби мисливського господарства. Протягом наступних років тварин теж спостерігали, але вони були рідкісними. Протягом останніх 10–12 років чисельність вивірок суттєво зросла, вони мешкають в селищі та прилеглих селах Терновате, Сапетня та дачах тощо (особ. повід. Т. Савко). Один із респондентів повідомив про спостереження тварини, котра перебігала дорогу влітку 2024 р. біля с. Ясна Зоря. У лісі, між с. Петрово-Солониха та с. Трихати Миколаївського району, тварину спостерігали 18.02.2020 (MS).

У колишньому Казанківському районі вивірка вже у 2008 р. була не рідкісною, неодноразово спостерігали живих і загиблих тварин на автошляху між с-щем Казанка — м. Кривий Ріг (OSh). У заказнику «Володимирівська дача» (листяні насадження) в околицях с. Лісове одну особину вивірки помічено 26.05.2018 (PP, KR, OF, IM). У с. Казанка вивірку сфотографував 14.10.2020 В. Нікіфоров[2] (рис. 3*b*) та 25.02.2021 М. Курдінова (рис. 3*c*)[3]. Зазначимо, що у м. Кривий Ріг тварини вперше помічені в 2002 р., а наразі вони там є звичайними (особ. повід. В. Севідова; І. Янчука; OF).

У м. Новий Буг вивірка трапляється регулярно з 2014 р. (рис. 4*a*), у межах колишнього Новобузького району з'явилася раніше (OSh). У с. Григорівка Баштанського (*Новобузького*) району вивірку вперше спостерігали в серпні 2008 р. (особ. повід. І. Брички-Чучмай). Тварини розмножуються в місті, а в останні роки і в горіхових насадженнях на прилеглій території громади та території регіонального ландшафтного парку «Приінгульський» (рис. 4*b*) (OSh).

У с. Привільне Баштанського району одну особину в листяному насадженні на березі р. Інгул спостерігали 28.08.2022 (особ. повід. М. Романенко). У м. Баштанка вивірка мешкає принаймні з 2019 р., де тварин регулярно спостерігають в хвойних насадженнях в центрі міста (особ. повід. Г. Требух). У с. Горожене Баштанської міської ради 20.07.2024 сфотографовано (рис. 4*c*) загибле малятко вивірки (@markparafilo, instagram).



Рис. 3. Вивірка в окремих місцезнаходженнях: (*a*) у с. Арбузинка, 9.02.2023, фото N. Kuliesh; (*b*) вивірка у с. Казанка, 14.10.2020, фото В. Нікіфорова; (*c*) там само, 25.02.2021, фото М. Курдінової.

Fig. 3. The squirrel in various locations: (*a*) in the village of Arbuzynka, 9.02.2023, photo by N. Kuliesh; (*b*) in the village of Kazanka, 14.10.2020, photo by V. Nikiforov; (c) ibid., 25.02.2021, photo by M. Kurdinova.

[1] За даними з соцмережі «Facebook» (URL)
[2] За даними з соцмережі «Facebook» (URL)
[3] За даними з соцмережі «Facebook» (URL)

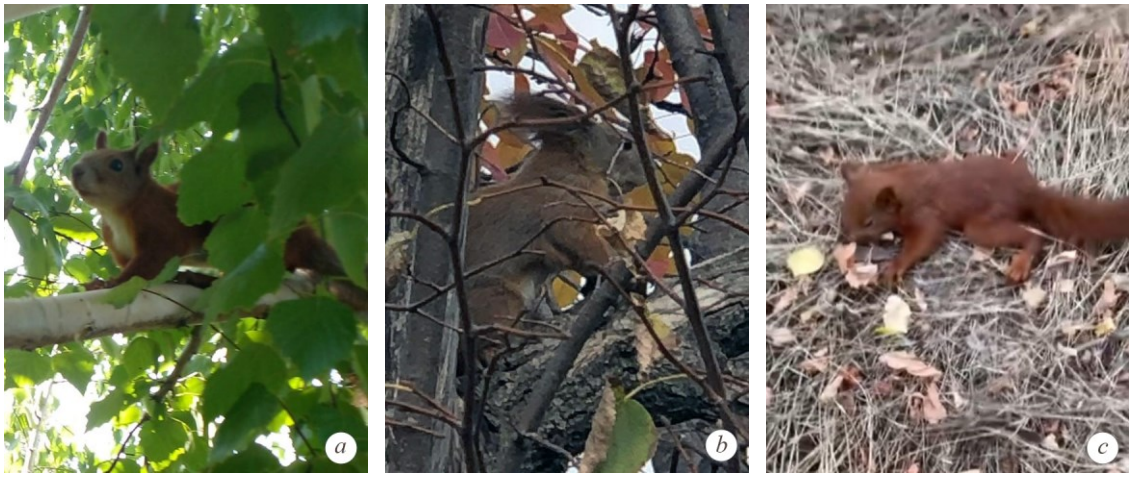


Рис. 4. Вивірка в окремих місцезнаходженнях: (*a*) у м. Новий Буг, літо 2024 р., фото Наталья Натали з коментаря до допису регіонального ландшафтного парку (РЛП) «Приінгульський»; (*b*) на території РЛП «Приінгульський», окол. с. Щасливе 2.11.2024, фото зі сторінки Парку в мережі фейсбук; (*c*) загиблий малюк вивірки у с. Горожене Баштанської МТГ. 20.07.2024, фото Mark Parafilo.

Fig. 4. The squirrel in various locations: (*a*) in Novyi Buh, summer 2024, photo by Natalia Natali from a comment to the post of the Pryingulskyi Regional Landscape Park (RLP); (*b*) in the territory of the Pryingulskyi RLP, near the village of Schastlive. 2.11.2024, photo from the Park's Facebook page; (*c*) a young squirrel in the village of Horozhene, Bashtanka urban hromada. 20.07.2024, photo by Mark Parafilo.

За спостереженнями О. Гундяка[1] протягом 2012–2022 рр. вивірка суттєво розселилася та наразі зустрічається майже у всіх населених пунктах та лісонасадженнях колишнього Єланецького району. Зокрема, протягом зазначеного періоду і в наступні роки 1–3 особини спостерігали в с. Калинівка (рис. 5*a-b*), у 2017–2022 рр. — 1–5 особин трималися в полезахисній лісосмузі з волоських горіхів (*Juglans regia*) біля Єланецького природоохоронного науково-дослідного відділення природного заповідника «Єланецький степ». Принаймні 10 останніх років вивірка мешкає неподалік в с. Уральське Вознесенського району, де тримається в насадженні з листяних дерев на околиці села (особ. повід. О. Кондратенка) (рис. 5*c*). Автор вперше спостерігав вивірку в с. Калинівка у вересні 2002 р. на листяних деревах (KR).

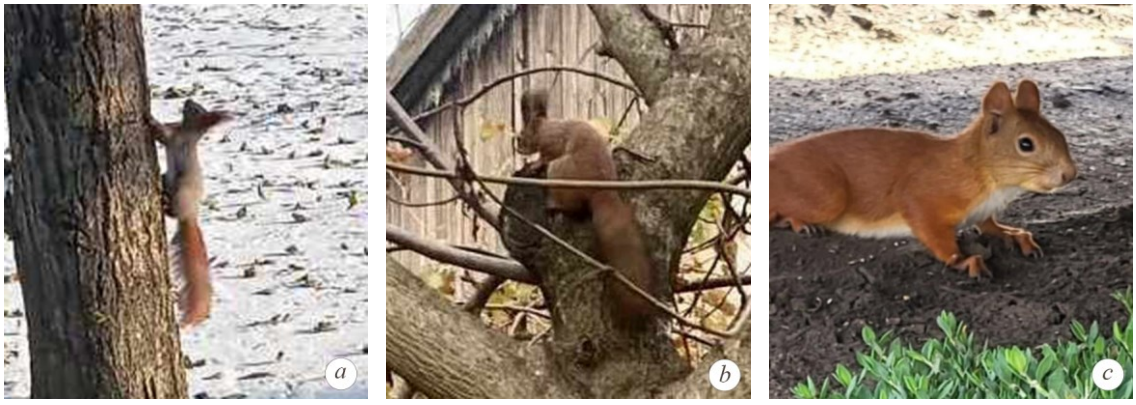


Рис. 5. Вивірка в окремих місцезнаходженнях: (*a–b*) вивірка у с. Калинівка, 2023-2024 рр., фото зі сторінки природного заповідника «Єланецький степ» в мережі фейсбук; (*c*) вивірка у с. Уральське. 4.08.2024, фото О. Кодратенка.

Fig. 5. The squirrel in various locations: (*a–b*) in the village of Kalynivka, 2023–2024, photo from the Facebook page of the Yelanetsky Steppe Nature Reserve; (*c*) squirrel in the village of Uralske, 4.08.2024, photo by O. Kodratenko.

[1] Спостереження наведено на одній з локальних конференцій (Чернівці, 2023).

На автошляху м. Нова-Одеса — с. Єланець у місці повороту на с. Підлісне Миколаївського (*Новоодеського*) району 15.07.2009 виявлено загиблу особину (особ. повід. С. Мельничук).

На заході області вивірки помічені з 2010-х рр. Одну особину спостерігали 24.07.2013 на залізничному переїзді в 2,8 км на захід від с. Федорівка Вознесенського району (OR). У місці зустрічі та поряд зростає широка призалізнична захисна лісосмуга з листяних порід дерев. Дві особини трималися разом 19.03.2014 у придорожній листяній лісосмузі в околицях с. Поділля того ж району (OR). В наступні роки по 1–2 особини спостерігали неодноразово між зазначеним залізничним переїздом та с. Широколанівка переважно біля дороги. Вздовж дороги зростає багато волоських горіхів. Наприклад, одну вивірку спостерігали 11.11.2017 в лісонасадженні біля дороги в 1,7 км на північний-захід від с. Піщаний Брід Миколаївського району (OR). Тут же в серпні 2024 р. виявлено загиблу на автошляху особину (OR). Між с. Піщаний Брід та с. Широколанівка вивірку спостерігали 5.08.2023 (OR). Восени 2018 р. вивірку спостерігали в с. Широколанівка в парку біля лікарні (OR).

У м. Миколаїв вперше вивірку спостерігали в квітні 2003 р. на території внутрішнього двору Миколаївського обласного краєзнавчого музею «Старофлотські казарми» на листяних деревах (KR). Принаймні з 2005 р. тварин постійно спостерігають в урочищі «Дубки» (площа 106 га[1], переважають насадження дуба звичайного (*Quercus robur*)) та на території лікарні, розташованій серед урочища (OSh, MS; особ. повід. О. Домарацької, З. Петровича та ін.) й на території старого цвинтаря біля Миколаївського зоопарку (особ. повід. О. Домарацької та ін.). З 2016 р. географія зустрічей вивірок зростає, вона розселяється в місті та його околицях. Інтернет-видання «Корабелів-інфо» від 27.08.2016 повідомляло, що на днях місцевим жителем було зроблено відеозапис вивірки в парку біля районної лікарні в Корабельному районі[2]. У коментарях написано, що тварину бачили також в іншому місці зазначеного району, на вул. Океанівській. Р. Степовий вперше спостерігав вивірку у місті 11.02.2017[3]. Також тварин сфотографовано Р. Степовим у місті 1.01.2019[4] та 16.03.2021[5] (рис. 6*a–c*).

У парку «Богоявленський» вперше вивірку спостерігали в листопаді 2020 р.[6] В Інгульському районі в сквері «Миколаївський» вивірку сфотографував 25.04.2019 В. Стренада[7], поряд на вул. Миколаївській тварину сфотографовано в листопаді 2019 року[8]. а вул. Заводській біля Миколаївського торгового порту вивірку спостерігали у березні 2021 р.[9]



Рис. 6. Вивірка у м. Миколаїв: (*a*) 11.02.2017, (*b*) 1.01.2019, (*c*) 16.03.2021. Фото Р. Степового.
Fig. 6. Squirrel in Mykolaiv: (*a*) 11.02.2017, (*b*) 1.01.2019, (*c*) 16.03.2021. Photo by R. Stepovyi.

[1] За даними з енциклопедії «Вікіпедія».
[2] За даними з медійного ресурсу korabelov.info (URL).
[3] За даними з соцмережі «ukrbin.com» (URL).
[4] За даними з соцмережі «inaturalist.org» (URL).
[5] За даними з соцмережі «inaturalist.org» (URL).
[6] За даними з медійного ресурсу korabelov.info (URL).
[7] За даними з соцмережі «inaturalist.org» (URL).
[8] За даними з медійного ресурсу novosti-n.org (URL).
[9] За даними з медійного ресурсу novosti-n.org (URL).



Рис. 7. Вивірка у м. Миколаїв: (*a*) проспект Центральний, 11.02.2017 р., фото О. Гриценко; (*b*) Центральний міський стадіон, 24.10.2023, фото John Moffitt; (*c*) так само, 16.12.2023, фото John Moffitt.

Fig. 7. Squirrel in Mykolaiv: (*a*) Tsentralnyi Avenue, 11.02.2017, photo by O. Hrytsenko; (*b*) Central City Stadium, 24.10.2023, photo by John Moffitt; (*c*) same, 16.12.2023, photo by John Moffitt.

В центрі міста на пр. Центральний в районі перетину його з вул. 3-ю Слобідською О. Гриценко сфотографувала вивірку 28.08.2020 (рис. 7*a*)[1]. В цій же локації тварину спостерігала в 2016 р. Т. Троїцька (особ. повід.). В коментарях до допису О. Гриценко у ФБ розміщено відео ще однієї вивірки, зроблене Ю. Князєвою 28.08.2020 біля залізничного вокзалу. На території Центрального міського стадіону вивірку спостерігали 22.09, 24.10, 16.12.2023 (по одній особині), 30.03.2024 (2+1 особину: IM, JM) і пізніше (IM)[2] (рис. 7*b–c*).

Протягом 2023–2024 рр. вивірок спостерігали і в інших місцях, зокрема у парках «Ліски» (переважають насадження сосни) та «Перемоги» (листяні насадження), серед багатоповерхової забудови (листяні насадження) тощо (повід. респондентів).

Тварини також мешкають в урочищі «Балабанівка», яке входить до меж Корабельного району м. Миколаїв та розташованому південніше «Галицинівському лісі». Вивірки тут з'явилися не пізніше 2016 р., судячи з їх перших реєстрацій у місті. В уроч. «Балабанівка» їх активно підгодовували до лютого 2022 р. і після деокупації території протягом 2023–2024 рр. місцеві жителі та дачники (IM, JM, MS; повідомлення респондентів) (рис. 8*a*). У «Галицинівському лісі» вивірку сфотографував 3.03.2020 Р. Степовий[3] (рис. 8*b*). В обох урочищах переважають соснові насадження.

Вивірка є звичайною в «Матвіївському лісі», котрий зростає між Матвіївкою (історична місцевість Миколаєва) та с. Баловне (переважають соснові насадження) і регулярно трапляється в с. Баловне (особ. повід. С. Мельничук).

Протягом весни та літа 2021 р. В. Стренада (особ. повід.) регулярно спостерігав вивірок на території садово-дачного товариства «Лісове» на березі р. Південний Буг біля Варварівки (історична місцевість Миколаєва)[4]. У самій Варварівці тварину, котра перебігала дорогу, сфотографували 4.03.2019[5].

Вивірки також мешкають у лісах, насаджених вздовж р. Інгул, неподалік від м. Миколаїв. У коментарях до допису О. Гриценко у ФБ розміщено відео вивірки, зроблене Н. Доскаловою 27.08.2020 у «Воскресенському лісі» біля с. Воскресенське Миколаївського району, де переважають соснові насадження.

[1] За даними з медійного ресурсу novosti-n.org (URL)
[2] Поряд з стадіоном на території яхт-клубу вивірку сфотографував 1.12.2024 О. Кондратенко.
[3] За даними з соцмережі «inaturalist.org» (URL).
[4] У попередні роки він тут спостереження не проводив.
[5] За даними з соцмережі «Facebook» (повідомлення на сторінці І. Івкової).

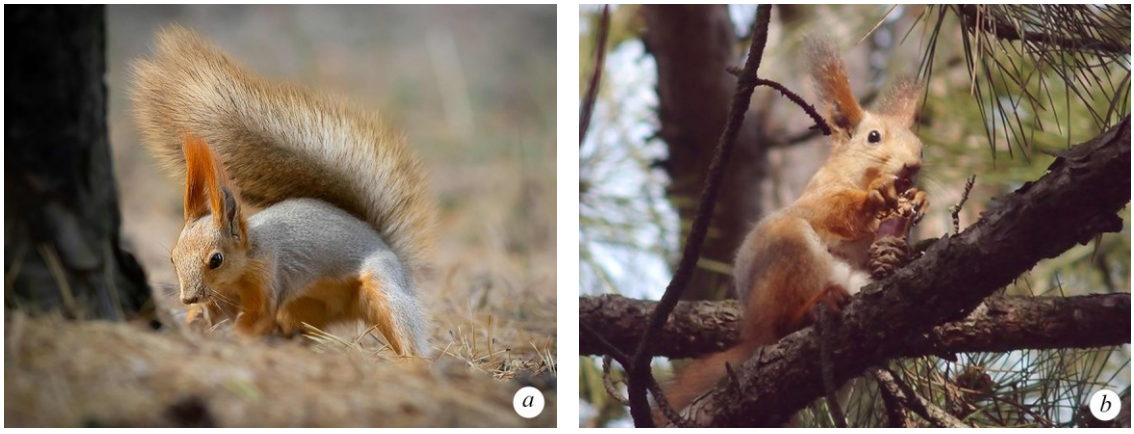


Рис. 8. Вивірка у м. Миколаїв та околицях. (a) урочище «Балабанівка». 2.10.2021, фото І. Моісєєва; (b) «Галицинівський ліс», окол. с. Галицинівка, 3.03.2020, фото Р. Степового.

Fig. 8. Squirrel in Mykolaiv and the surrounding area: (*a*) Balabanivka tract, 2.10.2021, photo by I. Moiseiev; (*b*) Halytsynivka Forest, near the village of Halytsynivka, 3.03.2020, photo by R. Stepovyi.

Неподалік, в Ташкентському (Харчатівському) лісі (соснові та листяні насадження) в окол. с. Святомиколаївка вперше вивірок помічено в 2015 р. (особ. повід. О. Домарацької). В урочищі «Мар'ївське» (переважають насадження звичайного дуба, є квартали сосни тощо) в околицях с. Михайло-Ларине Миколаївського району вивірку спостерігали вперше у 2018 р. (MS)[1]. В околицях цього самого села, в насадженні на березі р. Інгул, вивірку сфотографував 29.07.2020 С. Ніконов[2].

Вивірки також зустрічаються у м. Снігурівка, розташованому на р. Інгулець. Одну тварину зафільмувала у місті серед одноповерхової забудови 3.10.2023 І. Моісєєва (особ. повід.).

У м. Очаків та його околицях вивірок спостерігали місцеві жителі, починаючи з лютого 2021 р., у центрі міста, біля школи-інтернату та в санаторії «Борисфен», що підтверджено фотографіями. Також тварину бачили на дачах біля с. Осетрівка. У місцях спостережень зростають листяні та в меншій мірі хвойні породи дерев. Згідно з інформацією з «Фейсбуку» восени 2020 р. та на початку літа 2021 р. випущено приплід від вивірок, всього 8 особин, що утримувалися у вольєрі в санаторії «Борисфен». Ми вважаємо, що саме ці тварини і траплялися в Очакові та його околицях[3]. Подальша доля цих тварин нам невідома, оскільки відвідування курортної зони м. Очаків і загалом узбережжя небезпечне у зв'язку з воєнними діями. О. Каптур (особ. повід.) останній раз спостерігав вивірку у курортній зоні міста в серпні 2024 р., що свідчить про те, що тварини тут мешкають досі.

Кінбурнський півострів

Поява вивірки на Кінбурнському п-ві пов'язана з її акліматизацією в лісах Нижньодніпровського піщаного масиву. Згідно з даними З. Селюніної [Selyunina 2014], вивірки-телеутки завезені з Кримського заповідно-мисливського господарства в Рибальчанське мисливське господарство (Херсонська обл.) на початку 1980-х років. За даними Є. Романа [Roman 1995], вивірки завезені на Херсонщину з Криму (15 особин у вересні 1983 р.) та з Киргизького розплідника (110[4] особин у вересні 1986 р.) та випущені у соснових лісах. Вперше вивірка відзначена в охоронних зонах лісостепових ділянок Чорноморського біосферного заповідника в 1988 р. [Selyunina 2014].

[1] Автором 7–9.05.2016 вивірку в урочищі не виявлено (PP, KR).
[2] За даними з соцмережі «ukrbin.com» (URL).
[3] Повідомлення автора на медійному ресурсі ochakiv.info (URL).
[4] Частину тварин також випустили у невеликому масиві широколистяного лісу біля с. Бехтери на Херсонщині (за: [Roman 1995], з уточненнями).

Певно в кінці 1980-х рр. на початку 1990-х рр. перші вивірки з'явилися і в межах Миколаївської обл. на Кінбурнському п-ві. Орієнтовно у 1993–1995 рр. спостерігали масову появу вивірок (сотні особин) у соснових насадженнях та природних листяних гайках і селах півострова (особ. повід. З. Петровича). В наступні десятиріччя вивірок спостерігали неодноразово, в окремі роки частіше, ніж зазвичай, знаходили і їх гнізда. Востаннє поодиноких вивірок, котрі мали сиве забарвлення, зафіксували 12.03.2020 (KR) та 11.04.2020 (В. Гаркуша) в уроч. Ковалівська сага на околиці с. Покровка. Чисельність вивірки на півострові ніколи, крім кількох років, коли мала місце інвазія виду, не була високою (особ. повід. З. Петровича, Є. Романа; KR), чому певно сприяла і поява на гніздуванні великого яструба (*Accipiter gentilis*) та зростання його чисельності у XXI ст. [Redinov *et al.* 2008]. Судячи із забарвлення, в XXI ст. сюди потрапили і вивірки, що розселилися природним шляхом по долині Дніпра.

Починаючи з лютого 2022 р., Кінбурнський півострів опинився в окупації та на лінії фронту. Внаслідок воєнних дій пожежами уражені значні площі соснових лісів, природних гайків тощо [Redinov & Petrovich 2023]. Враховуючи це, слід очікувати зникнення виду з півострова на тривалий час, тим паче, що пожежами уражені загалом лісові масиви Нижньодніпровських пісків, у тому числі природні гайки на території Чорноморського біосферного заповідника (особ. повід. Є. Касьянова та ін.).

Зазначимо, що інформація стосовно мешкання вивірки біля Бузького лиману та у прибережній зоні материкової частини Миколаївської обл. в околицях м. Очаків, відображена на мапі поширення виду в Україні [Tsyupka 2012], пов'язана з невірним трактування даних опитування лісівників і стосується Кінбурнського п-ву.

Фактори існування

У межах Миколаївської області тварини мешкають в листяних та хвойних або змішаних насадженнях, в тому числі парках, скверах, на старих цвинтарях, горіхових лісосмугах, садах.

У Миколаївській обл. вивірки живляться плодами волоських горіхів та ліщини; насінням хвойних порід, ясену звичайного (*Fraxinus excelsior*), кленів (*Acer sp.*), кукурудзи, соняшнику; кістянками абрикос, зизифуса звичайного (*Ziziphus jujuba*); яблуками; пагонами та бруньками плодових дерев; харчовими залишками біля сміттєвих баків тощо. Інколи наносять шкоду садкам. Тварини охоче відвідують годівнички, встановлені для підгодівлі птахів та саме вивірок. Помічено відвідування ними балконів та навіть проникнення в приміщення, певно в пошуках їжі (OSh, KR, IM, повідомлення колег і респондентів).

За спостереженнями на Кінбурнському п-ві, в м. Миколаїв та його околицях, м. Новий Буг, м. Южноукраїнськ тощо для укриття та/або розмноження лісові вивірки використовують гнізда збудовані на деревах у розгілках (особ. повід. З. Петровича, Р. Степового; KR, Osh). Наприклад, в урочищі Ковалівська сага на Кінбурнському півострові (площа 12 га, переважають вільхи чорні (*Alnus glutinosa*)) у березні 2020 р. помічено три гнізда вивірки на вільхах (KR). Використання тваринами в якості схованок порожнин у деревах малоймовірне, оскільки більшість насаджень молоді або середнього віку; постійно проводяться рубки догляду, заготівля деревини тощо.

Природним ворогом вивірки у Миколаївській обл. є яструб великий, який розселився тут по лісових урочищах і полезахисних лісосмугах [Redinov *et al.* 2008]. Куна лісова (*Martes martes*), котра є головним ворогом вивірки на більшій частині ареалу [Ognev 1940], в межах Миколаївської області відома за давніми знахідками в лісостеповій частині області та сучасними — на Кінбурнському півострові [Selyunina 2014; Volokh 2014[1]] та північному сході Миколаївської обл. [OSh]. Відомі непоодинокі випадки загибелі тварин на автошляхах [Legky &

[1] У цитованій праці на мапі експансії куни лісової на південь України (рис. 3.12) позначена знахідка виду в 1999 р. на р. Південний Буг в межах Миколаївської обл. Як видно з тексту, ця позначка, як і позначка у верхів'ях Тилігульського лиману (Одеська обл.), відображені на мапі не коректо. В першому випадку вид виявлено на Дніпрі у Запорізькій обл., в другому — у верхів'ях Куяльницького лиману. Для району НПП «Бузький Гард», звідки також вказано знахідку, куна лісова не згадується [Artamonov & Legky 2020].

Artamonov 2023; OSh; наші дані]. Інколи вивірки потрапляють в техногенні пастки, наприклад, застрягають у вічках сітки-рабиці [Legky & Artamonov 2023; особ. повід. Т. Троїцької], топляться у бочці з водою (особ. повід. В. Поліщука), потрапляють у приміщення, звідки не можуть вибратися самостійно (особ. повід. Т. Савко) тощо.

Обговорення

Починаючи з 1980 р. помічено розселення лісової вивірки по лісонасадженням долини р. Південний Буг, острівним лісам, лісосмугах в населених пунктах. Вивірки розселялися з лісостепової зони, зі сторони м. Кривий Ріг і по дельті Дніпра. Розселення йшло поступово, хвилями та набуло масового характеру в останні 10–15 років. Безсумнівно розселенню виду у степовій зоні та, зокрема у містах, також сприяли випуски або втечі з неволі «звичайних» вивірок та вивірок-телеуток, яких утримують або розводять для продажу у неволі, як це мало місце на сході України стосовно телеутки [Zagorodniuk 2011].

Появі виду в лісостеповій частині області та розселенню по долині р. Південний Буг певно сприяв масовий випуск вивірки-телеутки на прилеглій території лісостепової частини Одеської обл. в Савранському лісі в 1998 р. та зростання чисельності виду на прилеглій території. На Кінбурнському п-ві вивірка вперше з'явилася внаслідок штучного розселенням у 1980-х рр. на прилеглій території Херсонської обл. вивірки-телеутки. У XXI ст. тут розселилися природним шляхом по долині р. Дніпро і підвиди поширені в Україні та нащадки «звичайних» вивірок і вивірок-телеуток. У Очакові тварини з'явилися внаслідок інтродукції в 2020 р.

Станом на 2024 р. вивірки широко поширені у межах північностепової підзони степової зони та локально — у межах середньостепової та сухостепової підзон степової зони. Причому більш широко, ніж це вважали раніше [Tsyupka 2012; Mezhzherin & Lashkova 2013] (рис. 1).

Судячи з наявних даних, на території Миколаївщині поширені вивірки з природних популяцій лісостепу й Поділля [Matvieiev & Drebet 2022], а також інтродуковані вивірки-телеутки та певно їх сумісні нащадки, що підтверджується фотографіями тварин. Особин, котрі мали ознаки телеутки, спостерігали в с. Казанка (рис. 3 *б*), с. Калинівка (рис. 5 *а*), м. Миколаїв (рис. 6 *а–с*), ур. «Балабанівка» (рис. 9*а*) та на Кінбурнському п-ві.

Розселенню вивірки сприяли лісомеліорація, зокрема насадження лісосмуг та садків з волоського горіха, інших насаджень; екологічна пластичність, інтродукція, синантропізація та лояльне ставлення більшості населення до виду. В окремих місцях тварини закріпилися та почали розмножуватися, наприклад, у містах Новий Буг, Миколаїв, Первомайськ; лісових урочищах тощо. Чисельність вивірки станом на 2020–2024 рр. у Миколаївській обл. ми оцінюємо приблизно в 250–500 особин.

За результатами моделювання змін клімату у Східній Європі, згідно із найбільш м'яким та суровим сценаріями, що передбачають середнє підвищення температури відповідно на 1,5 та понад 2°C, периферійний ареал вивірки у Миколаївській області знаходиться у кліматично нестабільній зоні поширення виду вже у 2041–2060 рр. [Kolomytsev & Prydatko-Dolin 2020]. На думку зазначених дослідників, *«вивірки волітимуть залишатись майже виключно у довкіллі, яке підтримує людина і залежати від людини».* Вже зараз частина вивірок мешкають у містах, селищах, селах, приміських насадженнях, де живляться харчовими залишками біля сміттєвих баків, відвідують садки, годівнички, балкони тощо у пошуках харчів. Ми прогнозуємо, що принаймні до 2060 р. вивірки не зникнуть у Миколаївській області внаслідок змін клімату. Потенційно вид може суттєво зменшити чисельність, або навіть подекуди зникнути через суттєве погіршення харчової бази або епізоотії.

Подяки

Автори вдячні за надані дані та допомогу у підготовці статті О. Годлевській, О. Домарацькій, С. Домашевському, І. Загороднюку, О. Кондратенку, С. Мельничук, І. Моісєєву, І. Моісєєвій, П. Панченку, З. Петровичу, В. Поліщуку, О. Рединову, М. Романенко, Є. Роману, М. Самсарі, Р. Степовому, В. Стренаді, Т. Троїцькій, О. Форманюку, О. Шепелю, І. Янчуку, J. Moffitt та багатьом іншим.

Декларації

Фінансування. Фактичний матеріал зібрано з власної ініціативи автора без фінансування.

Конфлікт інтересів. Автор не має жодних конфліктів інтересів, які могли вплинути на зміст статті.

Поводження з матеріалом. Дослідження проведено з дотриманням вимог чинного законодавства України щодо роботи на території заповідних об'єктів і щодо роботи з живим матеріалом.

References

Artamonov, V., S. Legky. 2020. Mammals of the region of the Buzkyi Gard National Park. *Novitates Theriologicae*, **11**: 32–42. [Ukrainian] CrossRef

Gorchakov, G. O., O. I. Kolyada (1990): Mykolaiv region. *Geographical encyclopedia of Ukraine. Vol. 2*. Ukrainian Soviet Encyclopaedia, Kyiv, 348–353. [Ukrainian]

iNaturalist. 2024. *Sciurus vulgaris.* https://www.inaturalist.org/

Kolomytsev, G., V. Prydatko-Dolin. 2020. Red squirrel (*Sciurus vulgaris*) habitats change modelling in Eastern Europe in the scope of climate change according to new generation scenarios (SSPs) by 2100. *Theriologia Ukrainica*, **20**: 105–126. [Ukrainian] CrossRef

Legky, S., V. Artamonov. 2023. Findings of non-murid rodents in the region of the Bug Gard National Nature Park: Sciurus, Spalax, and Myocastor. *Novitates Theriologicae*, **16**: 106–111. [Ukrainian] CrossRef

Matvieiev, M., M. Drebet. 2022. The red squirrel (Sciurus vulgaris) in natural and anthropogenic habitats of the Podilski Tovtry National Park. *Theriologia Ukrainica*, **24**: 120–130. [Ukrainian] CrossRef

Mezhzherin, S. V., O. I. Lashkova. 2013. *Mammals of Ukraine (Reference-Book).* Naukova Dumka, Kyiv, 1–357. [Ukrainian]

Myhulin, O. O. 1938. *Mammals of the Ukrainian RSR (Materials to Fauna).* Acad. Sci. of Ukrainian SSR, Kyiv, 1–426. [Ukrainian]

National... 2007. *National Atlas of Ukraine.* DNVP «Cartography», Kyiv, 1–440. [Ukrainian]

Ognev, S. I. 1940. *Mammals of Eastern Europe and Northern Asia. Volume 4.* Gosizdat, Moskva, Leningrad, 1–615. [Russian]

Pachoskiy, I. K. 1906. *Explanatory Catalogue of the Natural History Museum of the Kherson Provincial Zemstvo.* Typogr. O. D. Khodushina, Kherson, 1–204. [Russian]

Redinov, K. O., Z. O. Petrovych, D. S. Oliynyk. 2008. Eurasian goshawk (Accipiter gentilis (L.)) in the Mykolaiv oblast. *Recent Studies of Falcons and Owls. Proceedings of the III Intern. Conf.* Kryvyi Rih, 326–337. [Ukrainian]

Redinov, K. O., Z. O. Petrovich. 2023. *Birds of the Kinburn Spit. Ecological and Faunal Guide.* V. M. Shvets Publishing House, Mykolaiv, 1–196. [Ukrainian]

Roman, E. G. 1995. Results of acclimatization and ecological features of the red squirrel in the southern part of the Lower Dnipro region. *Ecosystems of Wild Nature: Protection, Nature Management, Monitoring. Issue 2.* Odessa, 30–33. [Russian]

Selyunina, Z. 2014. Changes in the composition of mammal fauna in the Black Sea Reserve region because of invasion of species (history of studying of mammals and economic development of the region). *Proceedings of the Theriological School*, **12**: 69–80. [Ukrainian] CrossRef

Tsyupka, V. O. 2012. Common squirrel, Sciurus vulgaris (Rodentia, Sciuridae), in Ukraine (current state of the population, problems of intraspecific structure). *Proceedings of the National Museum of Natural History*, **10**: 42–52. [Russian]

UkrBIN. 2024. Sciurus vulgaris. *In: UkrBIN, Data-base on Biodiversity Information*. https://ukrbin.com

Volokh, A. M. 2014. *Mammals Hunted in Steppe Ukraine. Book. 1.* FLP Grin D. S., Kherson, 1–412. [In Russian]

Zagorodniuk, I. V. 2011. Interspecies hybridization and factors of its formation in the East-European mammalian fauna. *Studia Biologica*, **5** (2): 173–210. [Ukrainian] CrossRef

Theriologia Ukrainica, **28**: 142–150 (2024)
p-ISSN 2616-7379 • e-ISSN 2617-1120
DOI: 10.53452/TU2812

THE WOLF (*CANIS LUPUS*) IN THE NORTH OF CENTRAL POLISSIA: DIET, ECOLOGICAL NICHE WIDTH, AND SELECTIVE PREDATION

Sergiy Zhyla

Key words

wolf, diet, climate change, predation, Polissia, Ukraine

doi

http://doi.org/10.53452/TU2812

Article info

submitted 29.10.2024
revised 24.11.2024
accepted 30.12.2024

Language

Ukrainian, English summary

Affiliations

Chornobyl Radiation and Ecological Biosphere Reserve (Ivankiv, Ukraine); Polissia Nature Reserve (Selezivka, Ukraine)

Correspondence

Sergiy Zhyla; Chornobyl Radiation and Ecological Biosphere Reserve; 28 Tolochyna Street, Ivankiv, Kyiv Oblast, 07201 Ukraine;
Email: dreva1694@gmail.com;
orcid: 0000-0002-3471-6790

Abstract

The diet of the wolf in the Chornobyl Radiation and Ecological Biosphere Reserve (ChBR) due to the high proportion of the red deer (*Cervus elaphus*) in its diet is generally uncharacteristic of the Polissia and occupies an intermediate position between the diets of wolves in Central Europe and the Polissia. The wolf is a highly flexible carnivore with a diet that can change depending on the time and location. In the context of climate change, the drying of marshes, high winter temperatures, and heat stress, the elk as a species of northern origin is vulnerable to wolf predation. This fact explains the high proportion of elk in the ChBR in the wolf's diet in 2019–2020, when cases of elk deaths from wolves were recorded even in small fire ponds. Preliminary data indicate significant changes in the seasonal diet of wolves in the ChBR and an increase in the proportion of elk in it in the winter, when this species migrates from Belarus. The construction of a fence on the Ukrainian–Belarusian border may lead to a decrease in the number of elk due to reduced migration and a corresponding decrease in the share of this species in the wolf's diet. The current epizootic of African wild boar fever has led to a long-term depression of the boar population and a small share of this species in the wolf's diet. There are no grounds for a rapid recovery of the wild boar population and its high representation in the wolf diet in the near future. The fluctuations in the 'wolf–elk' and 'wolf–deer' systems during the climatic anomaly of 2019–2020 almost completely levelled out in the next two years. In the first year, there was a sharp shift towards minimising elk losses, then the situation levelled off, and the wolf's dietary spectrum has remained almost unchanged to date. Beaver demonstrates a change in the selectivity of wolf predation. In hot and dry years, it is more intensively preyed on by wolves, and less so in more watered cooler years (with changes in selective predation from +0.25 to -0.25). Deer is the only species that sharply reduces its vulnerability to wolf predation in abnormally warm and dry years (selective predation is less than -0.6). When determining the selectivity of wolf predation, it is advisable to map (record GIS coordinates) the findings of wolf excrements.

Cite as

Zhyla, S. 2024. The wolf (*Canis lupus*) in the north of Central Polissia: diet, ecological niche width, and selective predation. *Theriologia Ukrainica*, **28**: 142–150. [In Ukrainian, with English summary]

© 2024 The Author(s); Published by the National Museum of Natural History, NAS of Ukraine on behalf of *Theriologia Ukrainica*. This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY-SA 4.0), which permits unrestricted reuse, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

Вовк (*Canis lupus*) на півночі Центрального Полісся: раціон, екологічна ніша та вибірковість хижацтва

Сергій Жила

Резюме. Спектр живлення вовка Чорнобильського радіаційно-екологічного біосферного заповідника (далі ЧБЗ) через високу частку в дієті оленя шляхетного (*Cervus elaphus*) в цілому є нехарактерним для Полісся і займає проміжне місце між дієтами вовків Центральної Європи та Полісся. Вовк є високопластичним хижаком з дієтою, котра може змінюватись у залежності від часу і місцевості. В умовах змін клімату, пересихання боліт, високих зимових температур, теплового стресу лось, як вид північного походження, є вразливим до хижацтва вовка. Саме ця обставина і пояснює високу питому вагу лося в ЧБЗ в дієті вовка у 2019–2020 рр., коли реєстрували випадки загибелі лося від вовка навіть у маленьких протипожежних водоймах. Попередні дані вказують на істотні зміни в сезонній дієті вовка в ЧБЗ і зростання питомої ваги лося в зимовий період, коли відбувається міграція цього виду з Білорусі. Зведення огорожі на українсько-білоруському кордоні може привести до зменшення чисельності лося через скорочення міграції і до відповідного зменшення частки цього виду в спектрі живлення вовка. Перебіг сучасної епізоотії африканської чуми свиней зумовив довготривалу депресію популяції свиней і малу питому вагу цього виду в спектрі живлення вовка. Підстав для швидкого відновлення чисельності дикої свині і її високої представленості в дієті вовка у найближчому майбутньому нема. Коливання в системах «вовк-лось» і «вовк-олень» під час кліматичної аномалії 2019–2020 рр. майже повністю вирівнялись упродовж двох наступних років. У перший рік мало місце різке зміщення у бік мінімізації втрат лося, а далі ситуація вирівнялася, і спектр живлення вовка лишається майже незмінним до нашого часу. Бобер демонструє зміну вибірковості хижацтва вовка. В жаркі й посушливі роки він інтенсивніше добувається вовком, а в більш обводнені прохолодні — менше (зі змінами вибірковості хижацтва від +0,25 до -0,25). Олень — єдиний вид, котрий різко зменшує свою вразливість до хижацтва вовка в умовах аномально теплих і сухих років (вибірковість хижацтва менше -0,6). При встановленні вибірковості хижацтва вовка доцільно проводити картування (фіксувати ГІС-координати) знайдених вовчих екскрементів.

Ключові слова: вовк, дієта, зміни клімату, хижацтво, Полісся, Україна.

Вступ

Спектр живлення вовка Чорнобильського радіаційно-екологічного біосферного заповідника (далі ЧБЗ) через високу частку в дієті оленя шляхетного в цілому є нехарактерним для Полісся і займає проміжне місце між дієтами вовків Центральної Європи та Полісся. Вовк півночі Центрального Полісся належить до чисельної балтійської популяції з характерним ландшафтом, з високою життєздатністю середовища існування, з високою інтенсивністю розселення та особливостями управління популяцією [Boitani 2018].

Транскордонні території завжди відігравали важливу роль як придатні середовища проживання вовків. Вони в основному густо лісисті, малонаселені, використовуються здебільшого для лісозаготівлі та полювання, і мають зони відчуження, де діяльність людини обмежена. Під час комуністичного періоду на початку 1970-х р., коли популяція вовків після 20 років переслідування впала нижче 100, вовки вижили лише в східній частині Польщі, у лісах і заболочених місцях поблизу кордону з Радянським Союзом [Nowak *et al.* 2024].

У Центральній Європі вовки полюють в основному на оленя шляхетного (*Cervus elaphus*), сарну європейську (*Capreolus capreolus*), свиню дику (*Sus scrofa*), у деяких місцях — на бобра євразійського (*Castor fiber*) [Jędrzejewski *et al*. 2012; Sidorovich *et al*. 2017]. На спектр живлення вовків у Європі має вплив чисельність копитних, кількість вовків у групі, сезон року [Mysłajek *et al.* 2021] тощо. Спектр живлення вовка може відрізнятися просторово [Jędrz-?jewski *et al.* 2012] і залежати від спалахів захворювань копитних [Valdmann & Saarma 2020]. Певний час вважали, що польські вовки уникають свиней, але нові дослідження вказують на , що найважливіша їхня здобич на півночі Польщі — свиня дика (25,2% спожитої біомаси), бобер євразійський (24,4%), сарна європейська (24,2%) [Mysłajek *et al.* 2021].

На Поліссі дієта залежить від щільності популяції видів-жертв, чисельного складу зграї, наявності у ній досвідчених членів альфа-пари, погодних умов року [Zhyla 2009]. Значну частку в утилізації жертв великого розміру, добутих вовком, здійснюють птахи-падальники, такі як крук (*Corvus corax*) та орлан-білохвіст (*Haliaeetus albicilla*) [Zhyla 2023b].

Мета роботи — вивчити спектр живлення вовка на півночі Центрального Полісся, оцінити ширину екологічної ніші та вибірковість хижацтва.

Методика

Територія дослідження — це великий лісовий масив півночі Центрального Полісся з лісистістю більше 60%, де представлені лісові культури сосни звичайної (*Pinus silvestris*), березові ліси (*Betula*), з меншими площами — дубові (*Quercus robur*), осикові (*Populus tremula*), вільхові (*Alnus glutinosa*) ліси. У межах горбистого підвищення Овруцько-Словечанського кряжу з висотами до 320 м над рівнем моря та родючими лесовими ґрунтами поширені безлісі території з високою щільністю сільського населення. У межах дослідженої території є значна частка природоохоронних територій у т. ч. три заповідники. Найважливішим і найбільшим за територією є ЧБЗ, де з 1986 р. відсутні поселення і людська діяльність.

Спектр живлення вовка визначався аналізом екскрементів та пошуком решток добутих тварин у природі. У випадках, коли рештки неможливо було точно ідентифікувати, їх відносили до «невизначених видів». Поодинокі знахідки фекалій з рослинним вмістом (грушами, ягодами, травою), зважаючи на їх енергетичну малоцінність, не брали в розрахунки. У разі наявності невизначеної шерсті оленів в екскрементах такі дані відносили до виду оленя шляхетного. Фекалії з наявністю пташиного пір'я чи рослинним вмістом окремо не реєстрували через їх рідкість. Вовчі жертви традиційно встановлюються за слідами вовка на снігу і на трупах (рвані рани, сліди опору тощо) [Jędrzejewski *et al.* 2012].

Види жертв в екскрементах ідентифікують за допомогою ключів ідентифікації волосся, але автор при визначенні волосся порівнював його з еталонним матеріалом. Склад дієти встановлюється, як відсоток зустрічей жертв і відсоток екскрементів, котрі містять якийсь вид відповідно до загальної кількості фекалій. Іншим важливим показником є склад біомаси — відсоток біомаси певного виду спектру живлення відносно загальної біомаси, яку споживали вовки. Дієта з показниками біомаси встановлюється шляхом множення маси решток здобичі з екскрементів на коефіцієнти перетравності, котрі для копитних складають 118 (1,18), для ссавців середнього розміру — 50 (0,50), для дрібних гризунів та комахоїдних — 23 (0,23), для рослинного матеріалу — 4 (0,04) [Jędrzejewska & Jędrzejewski 1998]. Це пояснюється тим, що дрібна здобич має вищий показник відношення поверхні до об'єму і складається з більшої кількості неперетравного волосся та кісток на масу тіла, ніж здобич більшого розміру. Склад дієти вовка за знахідками жертв не проводився з причини малої достовірності такої методики і переважного обліку жертв великого розміру.

Для оцінки ширини харчової ніші вовка використано формулу Левінса [Levins 1968]:

$$B = \frac{1}{\sum p_i^2}$$

де *pi* — внесок певного виду здобичі вовків у загальну біомасу їжі спожитої вовками. Індекс B може коливатися від 1 при високій спеціалізації до 4 для неспеціалізованих видів.

Вибірковість (селективність) хижацтва D оцінено за формулою Якобса [Jacobs 1974]:

$D = (r - p) / (r + p - 2\,rp)$,

де r — частка виду в раціоні вовка, а p — частка цього виду в спільноті копитних.

Індекс селективності D може змінюватися від -1 (мінімальний негативний відбір) до +1 (максимальний позитивний відбір). Структуру угруповань ратичних та їх біомаси оцінювали за даними обліків і наближених середніх мас тіла окремих видів. Середні маси тіла ратичних, як і показники чисельності з часу народження телят і до наступного отелення, зростають і не є сталими. У більшості випадків ці показники подають станом на зимовий час.

Картування виводкових ділянок вовка проводили за дещо удосконаленою методикою Губаря Gubar 1987] та методиками місцевих професійних мисливців на вовка, що застосовують при пошуку ними вовчих лігв. Збір вовчих екскрементів проводився з урахуванням особливостей їх просторового розміщення: у літній період у районі виводкових ділянок, у зимовий — неподалік місць денного відпочинку [Lavrovsky 1990]. При цьому важливо мати досвід проведення таких робіт у минулому, знати місцевість та вміти визначати у природі найбільш ймовірні стежки пересування вовків з високою ймовірністю знахідок на них екскрементів. Треба брати до уваги, що біля 38% екскрементів виділяється вовками упродовж доби після першого поїдання жертви неподалік від місця денного відпочинку [Lavrovsky 1990]. Згідно з даними автора, концентрація екскрементів поблизу місць відпочинку і виводкових ділянок є набагато вищою. Виявлення місць перебування і спектру живлення нетериторіальних вовків, котрі розселяються, є більш складним, і тут потрібні інші методики пошуку.

В умовах Полісся немає особливих проблем з визначенням видів жертв за вмістом екскрементів. Збирати, перевозити, сушити, зважувати фекалії вовків складно. Після серії пробних зважувань і промірів вагові показники вовчих екскрементів у подальшому автор встановлював у польових умовах за їх діаметром, довжиною і поділом на свіжі, напіввисохлі й старі, з високим чи малим вмістом шерсті, кісток. Вовки на стежках і дорогах у місцях ольфакторного мічення території полишають переважно екскременти меншої ваги, ніж після денного відпочинку. Швидкість перетравлювання другої порції їжі при наступному приході зграї до жертви складає біля 1–1,5 доби. Про цю особливість перетравлювання їжі вовками і відповідну закономірність полишення ними екскрементів, потрібно пам'ятати і пересуватись оптимальними для пошуку маршрутами. Нехтуючи цими порадами, назбирати достатню кількість екскрементів на порівняно невеликих маршрутах їх пошуку неможливо.

Результати

Вовк у наш час у Центральному Поліссі добуває переважно диких копитних (табл. 1). У минулому за умов відгінного випасу великої рогатої худоби з ночівлею у загороджених жердинами загонах втрати тварин від хижацтва вовка були порівняно невисокі. Питома вага великої рогатої худоби в дієті вовка складала 1–6%, а свійських псів 4–12%. Найважливішими складовими дієти вовка у ЧБЗ є олень шляхетний (21,0–41,2%) та лось (*Alces alces*) (21,4–38,3%), у районі Поліського заповідника — лось (40,3%) і сарна (33,0%) (табл. 1).

Таблиця 1. Характеристика дієти вовка згідно зібраних екскрементів без коефіцієнтів перетравлення та питома вага у спектрі живлення (n/%)

Table 1. Characteristics of the wolf's diet according to collected excrements without digestion coefficients and specific weight in the nutrition spectrum (n/%)

Вид жертви	Чорнобильський радіаційно-екологічний біосферний заповідник			Поліський заповідник і його околиці
	2019–2020 рр.	2020–2021 рр.	2021 р.	2020–2021 рр.
Alces alces	31/38,3	28/21,4	15/22,0	39/40,3
Cervus elaphus	17/21,0	54/41,2	24/35,2	–
Sus scrofa	6/7,4	9/6,9	5/7,4	8/8,2
Capreolus capreolus	6/7,4	11/8,4	5/7,4	32/33,0
Equus przewalski	3/3,7	6/4,6	1/1,5	–
Bos taurus primigenius	–	–	2/2,9	–
Castor fiber	5/6,2	10/7,6	4/5,9	8/8,2
Lepus europaeus	6/7,4	5/3,8	4/5,9	4/4,1
Meles meles	–	3/2,3	1/1,5	–
Canis familiaris	–	–	1/1,5	4/4,1
Невизначені види	7/8,6	5/3,8	6/8,8	2/2,1
Всього	81/100,0	131/100,0	68/100,0	97/100,0

В умовах пересихання боліт, високих зимових температур, теплового стресу лось, як вид північного походження, є вразливим до хижацтва вовка [Zhyla 2023a]. Саме ця обставина і пояснює високу питому вагу лося в спектрі живлення вовка у 2019–2020 рр. в ЧБЗ, коли реєструвались випадки загибелі лося від вовка у водоймах ЧБЗ (табл. 2). У наступні роки ситуація вирівнялась і лось став значно менш представленим в спектрі живлення вовка у порівнянні з шляхетним оленем. Сарна в ЧБЗ в дієті вовка займає малопомітне місце у порівнянні з Поліським заповідником і рештою Полісся (табл. 2).

Ширина трофічної ніші вовка згідно формули Левінса [Levins 1968] може мати значення від 1 за умови високоспеціалізованого хижацтва вовка або при опортуністичному живленні з поїданням великої кількості жертв. Трофічна ніша вовків у ЧБЗ коливається в межах 2,5–3,3 і в аномально теплий 2019–2020 р. вона була мінімальною (див. табл. 2). Малу питому вагу дикої свині в дієті вовка в ЧБЗ теж можна пояснити кліматичними змінами і африканською чумою свиней, котру у минулому ніколи не реєстрували у Поліссі.

Таблиця 2. Характеристика дієти вовка згідно з аналізом зібраних екскрементів з використанням коефіцієнту перетравлювання (n/%)*

Table 2. Characteristics of the wolf's diet according to the analysis of the collected excrements using the digestion coefficient (n/%)

Вид жертви	Чорнобильський радіаційно-екологічний біосферний заповідник			Поліський заповідник і його околиці
	2019–2020 рр.	2020–2021 рр.	2021–2022 рр.	2020–2021 рр.
Alces alces	36,6/42,6	33,0/23,4	17,7/24,5	46,0/40,3
Cervus elaphus	20,1/23,3	63,7/45,3	28,3/39,2	
Sus scrofa	7,1/8,2	10,6/7,5	5,9/8,2	9,4/8,2
Capreolus capreolus	7,1/8,2	13,0/9,2	5,9/8,2	37,8/33,0
Equus przewalski	3,5/4,1	7,1/5,0	1,2/1,7	–
Bos taurus primigenius	–	–	2,4/3,3	–
Castor fiber	2,5/2,9	5,0/3,5	2,0/2,8	9,4/8,2
Lepus europaeus	3,0/3,5	2,5/1,8	2,0/2,8	4,7/4,1
Meles meles	–	1,5/1,1	0,5/0,7	–
Canis familiaris	–	–	0,5/0,7	4,7/4,1
Невизначені види	6,2/7,2	4,5/3,2	5,7/7,9	2,4/2,1
Всього	86,1/100,0	140,9/100,0	72,1/100,0	114,4/100,0
Ширина трофічної ніші	2,58	3,11	3,32	3,02

* Коефіцієнт перетравлювання: копитні — 1,18, борсук (*Meles meles*), пес свійський (*Canis familiaris*), заєць сірий (*Lepus europaeus*), бобер (*Castor fiber*) — 0,50 [Jędrzejewska & Jędrzejewski 1998].

Таблиця 3. Вибірковість хижацтва вовка у ЧБЗ у 2020–2021 рр.

Table 3. The selectivity of wolf predation in the ChBR in 2020–2021

Вид жертви	Чисельність видів, ос.	Біомаса видів у природі, тони	Частка видової біомаси у природі	Частка виду у спектрі живлення	Вибірковість хижацтва (від -1 до + 1)
Alces alces	940	188,0	0,296	0,245	- 0,14
Cervus elaphus	3450	345,0	0,543	0,473	- 0,14
Capreolus capreolus	960	19,2	0,030	0,096	+ 0,10
Sus scrofa	50	20,0	0,031	0,078	+ 0,45
Equus przewalski	150	30,0	0,047	0,052	+ 0,01
Castor fiber	1800	21,6	0,034	0,037	+ 0,04
Lepus europaeus	2370	11,9	0,019	0,019	0,00
Разом	–	635,7	1,000	1,000	–

Питома вага окремих видів у спектрі живлення вовка по окремих роках може залежати не тільки від відносної чисельності цього виду в природі, але й від доступності (вразливості) цього виду до хижацтва вовка та наявності альтернативної здобичі. Різна доступність видів здобичі може бути не єдиним фактором, що впливає на зміну дієти вовка. Наприклад, у Центральній та Східній Європі, де серед парнокопитних переважають великі олені (лось чи благородний олень, або обидва), вовки уникають полювання на диких кабанів [Jędrzejewska *et al*. 1994]. Але у подальших дослідженнях ця закономірність не наводиться [Nowak *et al.* 2024]. У південній Європі вовки харчуються переважно дикими свинями, а не більш чисельною сарною [Mattioli *et al.* 2004].

Вибірковість хижацтва вовка у ЧБЗ свідчить про те, що всі види добуваються майже у відповідності до їхньої біомаси у природі. Коли врахувати втрати популяцій з числи видів, що є вовчими жертвами, від падальників, то вибірковість хижацтва щодо лося і оленя буде мати позитивні показники, а до решти видів — від'ємні (табл. 3).

Коливання в системах «вовк–лось» і «вовк–олень» під час кліматичної аномалії 2019–2020 р. майже повністю стабілізувались упродовж двох наступних років. У перший рік мало місце різке зміщення у бік мінімізації втрат лося, а далі ситуація вирівнялася, і спектр живлення вовка лишається майже незмінним упродовж 2022–2024 рр. (див. рис. 1). Стосовно бобра проявляється вже традиційна закономірність вибірковості хижацтва вовка, коли в жаркі посушливі роки цей гризун інтенсивніше добувається, а в більш обводнені прохолодні — менше (зі змінами вибірковості хижацтва від +0,25 до -0,25). Олень — єдиний вид, котрий різко зменшує свою вразливість до хижацтва вовка в умовах аномально теплих і сухих років (вибірковість хижацтва менше -0,6) (див. рис. 1).

Спектр живлення вовка в Поліссі упродовж тривалого часу демонструє вкрай велику нестабільність і зміни, котрі у великій мірі залежать не тільки від видового складу видів-жертв у природі, але і від чисельного складу зграї. Коли репродуктивна пара залишається без виводку, то вона починає більше добувати більш дрібні види жертв [Zhyla 2009] (рис. 2).

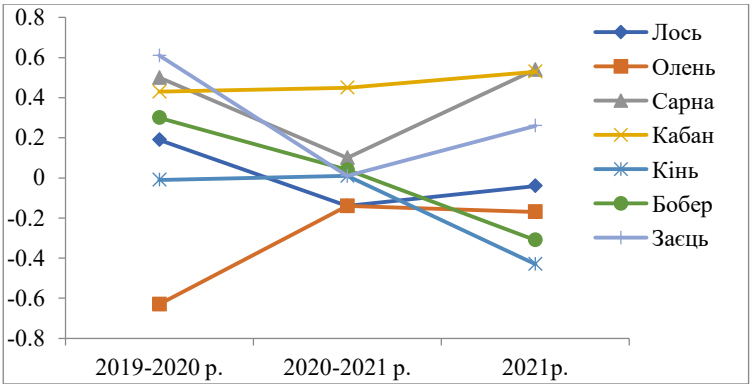


Рис. 1. Вибірковість хижацтва вовка у Чорнобильському радіаційно-екологічному біосферному заповіднику у 2019–2021 рр.

Fig. 1. Selectivity of wolf predation in the Chornobyl Radiation-Ecological Biosphere Reserve in 2019–2021.

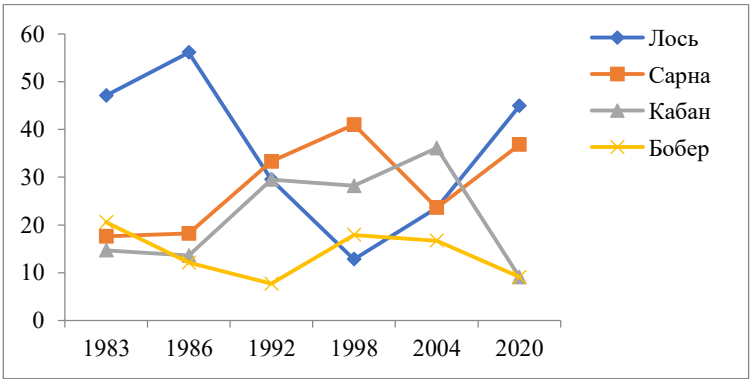


Рис. 2. Динаміка основних видів жертв у спектрі живлення вовків у Поліському природному заповіднику в часі і за умов зміни чисельності зграї.

Fig. 2. Dynamics of the main types of prey in the feeding spectrum of wolves in the Polissia Nature Reserve over time and under conditions of changes in pack size.

Дослідження показало важливість вдосконалення застосованої автором методики. Зокрема, при встановленні вибірковості хижацтва вовка важливо фіксувати ГІС-координати знайдених вовчих екскрементів, проводити весняні маршрутні обліки копитних та встановлювати схожі за видовим складом спільноти жертв вовка. У разі виявлення добутих вовками копитних встановлювати втрати біомаси жертв від падальників і вивчати швидкість, закономірності утилізації трупів. Так всі види жертв розміром до сарни і молодих диких свиней вовками з'їдаються повністю, а дорослі олені, лосі (зимові жертви) навпаки у великій мірі утилізуються падальниками і особливо інтенсивно у ЧБЗ.

Обговорення

Євразійський бобер став одним із важливих видів у дієті вовка [Sidorovich *et al*. 2017; Mysłajek *et al.* 2021]. Найважливіша здобич вовків у Польщі були кабан (25,2%), бобер (24,4%) та сарна (24,2%). Ширина трофічної ніші вовка була більш широкою у весняно-літній період (2,24), ніж в осінньо-зимовий (1,32), в основному за рахунок більшого споживання бобрів (37,3% у весняно-літній період та 10,7% в осінньо-зимовий). Вовки споживали більше бобрів (40,9%) і мали найширшу нішу (B = 1,99) у 2019 р., коли річна кількість опадів була найменшою та в сезони без льодоставу [Mysłajek *et al.* 2021].

Різка зміна складу дієти вовка в ЧБЗ відбулася у 2015 р. після спалаху африканської чуми свиней (АЧС). Збільшення частки диких свиней у раціоні вовків у Розточчі та Сольській Пущі збіглося зі спалахом там АЧС [Woźniakowski *et al.* 2021]. АЧС викликає високу смертність свиней, і вовки можуть не тільки легко вбивати ослаблених хворобою особин, але й поїдати трупи. Утилізацію трупів, інфікованих вірусом АЧС, інколи розглядають як цінну екосистемну послугу, яку надають вовки. Перебіг сучасної епізоотії АЧС інший, ніж у 1960–1990-х роках. За прогнозами експертів вважалося, що відбудеться спонтанне затухання АЧС через майже 100% смертність і високу вірулентність диких свиней. Однак ці прогнози не справдилися. Тому в найближчому майбутньому нема підстав сподіватися на відновлення чисельності свині дикої в ЧБЗ і, відповідно, її росту частки у спектрі живлення вовка.

Попри численні зусилля щодо впровадження карантинних заходів, АЧС поширювалася в ряді воєводств і повітів Польщі, насамперед у східній Польщі. Починаючи з 2019 р., поширення мало місце й на заході країни. Подальші рекомендації щодо викорінення АЧС у Польщі або мінімізації економічних збитків, спричинених АЧС у свинарстві, включають ефективні стратегії управління популяцією диких кабанів разом із впровадженням суворих заходів біозахисту. Спостереження за останні сім років епізоотії АЧС у Польщі чітко вказують на те, що хворобу не можна ефективно контролювати серед диких кабанів, але можна обмежити поширення серед домашніх свиней. В країнах ЄС для боротьби з АЧС використовують активний пошук та утилізацію туш диких кабанів, а також санітарне полювання та скорочення чисельності, але такі заходи малоефективні [Woźniakowski *et al.* 2021]. Потрібні спеціальні дослідження щодо довготривалого функціонування осередку АЧС у ЧБЗ в умовах великої території дикої природи і низької щільності популяції свині дикої.

Сезонні коливання складу дієти вовків у Польщі невеликі. У 2020–2021 рр. вовки вздовж польсько-російсько-литовського державного кордону при середньому розмірі зграї 7,5–8 вовків на зграю (0,4%) [Nowak *et al.* 2024] мали в спектрі живлення бобра і зайця сумарно 50,3%, а диких копитних: лося — 0,6%, оленя шляхетного — 4,8%, сарни — 21,8%, свині дикої — 20,6%. Попередні дані вказують на істотні зміни в сезонній дієті вовка в ЧБЗ і зростання питомої ваги лося в зимовий період, коли відбувається міграція цього виду з Білорусі.

В останній публікації польських колег [Nowak *et al*. 2024] незрозумілим є показник чисельності зграї 7,5–8,0 вовків і частки в дієті дрібної здобичі (зайця, бобра, пса) 59,4%. Висока частка здобичі псів і бобрів має привести до дуже малого розміру зграї, бо на дрібну здобич полюють переважно поодинокі вовки або нечисельні зграї [Zhyla 2009].

У Центральній Європі вовки в основному полюють на середніх і малих копитних (оленя, сарну та свиню), але уникають великих, таких, як лосі й зубри [Jędrzejewski *et al.* 2012].

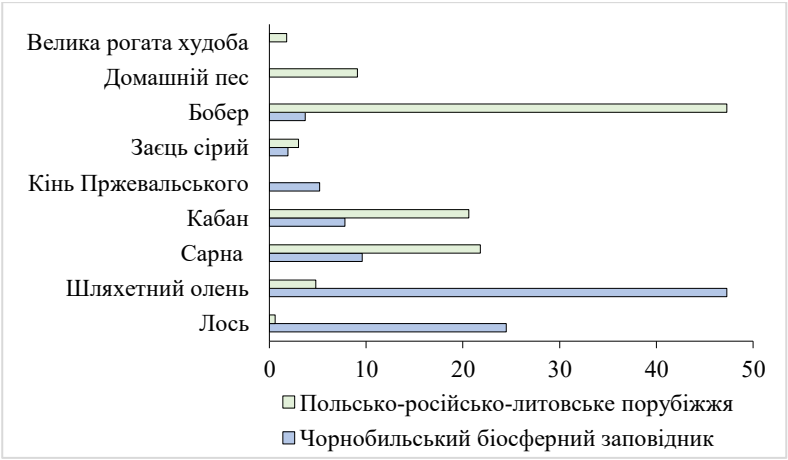


Рис. 3. Порівняльний спектр живлення вовка в Чорнобильському біосферному заповіднику і на польсько-російсько-литовському порубіжжі.

Fig. 3. Comparative spectrum of the wolf's diet in the Chornobyl Biosphere Reserve and at the Polish–Russian–Lithuanian border.

У ЧБЗ вовки переважно уникають полювати на здичавілу велику рогату худобу і коней, а основу дієти складає олень, що відрізняється від даних для польського порубіжжя з малою часткою в дієті оленя і великою — бобра (рис. 3). Лосі в окремі роки при наявності теплої і сухої зими, як взимку 2019–2020 рр., можуть бути вразливими до хижацтва вовка, і цей вид може бути найбільш масовим видом жертв в ЧБЗ (див. рис. 1).

Ширина трофічної ніші хижаків була ширшою у весняно-літній період (B = 2,24), ніж в осінньо-зимовий (B = 1,32), в основному за рахунок більшого споживання бобрів (37,3% у весняно-літній період та 10,7% в осінньо-зимовий). У середині 2022 р. уряд Польщі звів непроникну стіну заввишки 5,5 м уздовж 180 км польсько-білоруського кордону, навіть у пріоритетних природоохоронних територіях, таких як Біловезька пуща [Jaroszewicz *et al.* 2021]. Українська наукова література має обмежену базу даних, а російськомовна може містити сумнівні дані. У другій половині XIX ст. вовча дієта складалася переважно з домашніх тварин [Sabaneev 1877]. Харчування вовка у середині 1980-х рр. узагальнено у межах колишнього СРСР [Rukovsky 1985]. Так, для Білоруського Полісся спектр живлення вовка складався з таких жертв: дрібні ссавці — 15%, птахи — 14,8%, а сарна — всього 13,2% і бобер — 3,9%, дика свиня — 46,0% [Kozlo & Banad 1985]. Сучасних досліджень, які стосуються харчування вовка в українсько-білоруському Поліссі, мало [Voronetsky *et al.* 1999].

Висновки

Вовк є високо пластичним хижаком з дієтою, котра може змінюватися у залежності від часу і місцевості. При встановленні вибірковості хижацтва вовка доцільно фіксувати ГІС-координати знайдених вовчих екскрементів, створювати нові методики щодо врахування втрат біомаси жертв від видів-падальників для встановлення більш достовірних оцінок вибірковості хижацтва. Жертв розміром до сарни і молодих свиней вовки утилізують повністю, а дорослих оленів і лосів (зимові жертви), навпаки, у великій мірі утилізують падальники.

Питома вага лося в живленні вовка зростає в екстремально теплі зими. Попередні дані вказують на істотні зміни в сезонній дієті вовка в ЧБЗ і зростання питомої ваги лося в зимовий період, коли відбувається міграція цього виду з Білорусі. Зведення огорожі на українсько-білоруському кордоні може привести до зменшення чисельності лося через скорочення міграції і до відповідного зменшення частки цього виду в спектрі живлення вовка.

Перебіг сучасної епізоотії АЧС в популяції свині дикої зумовив довготривалу депресію популяції і відповідно малу питому вагу цього виду в спектрі живлення вовка. Сподіватися на швидке відновлення чисельності дикої свині і відповідно її високу представленість в дієті вовка у найближчому майбутньому немає підстав.

Коливання в системах «вовк–лось» і «вовк–олень» під час кліматичної аномалії 2019–2020 років майже повністю вирівнялися упродовж двох наступних років. У перший рік мало

місце різке зміщення у бік мінімізації втрат лося, а далі ситуація відновилася, і спектр живлення вовка лишався майже незмінним. Бобер на малих водотоках демонструє традиційні стрибки у вибірковості хижацтва вовка, коли в жаркі посушливі роки він інтенсивніше добувається, а в більш обводнені прохолодні — менше (зі змінами вибірковості хижацтва від +0,25 до -0,25). Бобер не має достатньої біомаси в природі, щоби впливати на динаміку спектру живлення вовка. Олень шляхетний — єдиний вид, котрий різко зменшує свою вразливість до хижацтва вовка в умовах теплих і сухих років з вибірковістю хижацтва менше -0,6.

Декларації

Фінансування. Дослідження проведено в рамках виконання програми Літопису природи Чорнобильського радіаційно-екологічного біосферного заповідника за рахунок бюджетних коштів.

Конфлікт інтересів. Автор не має жодних конфліктів інтересів, які могли вплинути на зміст статті.

Поводження з матеріалом. Дослідження проведено з дотриманням вимог чинного законодавства України щодо роботи на території заповідних об'єктів і щодо роботи з живим матеріалом.

References

Boitani, L. 2018. Canis lupus. *The IUCN Red List of Threatened Species 2018*: e.T3746A133234888. 2021. URL

De Marinis, A. M., A. Asprea. 2006. Hair identification key of wild and domestic ungulates from southern Europe. *Wildlife Biology*, **12**: 305–320. CrossRef

Gubar, Y. P. 1987. *Methodological Recommendations for Wolf Census Using Mapping Habitat Areas.* Moscow, 1–29. [Russian]

Jacobs, J. 1974. Quantitative measurement of food selection. A modification of the forage ratio and Ivlev's selectivity index. *Oecologia,* **14**: 413–417. CrossRef

Jaroszewicz, B., K. Nowak, M. Żmihorski. 2021. Poland's border wall threatens ancient forest. *Science*, **374**: 1063. CrossRef

Jedrzejewska B., H. Okarma, W. Jedrzejewski, L. Milkowski. 1994. Effects of exploitation and protection on forest structure, ungulate density and wolf predation in Bialowieza primeval forest, Poland. *Journal of Applied Ecology*, **31** (4): 664–676. CrossRef

Jędrzejewska, B., W. Jędrzejewski. 1998. *Predation in Vertebrate Communities. The Białowieża Primeval Forest as a case study.* Springer, Berlin, 1–452. CrossRef

Jędrzejewski, W., K. Schmidt, J. Theuerkauf, [*et al.*]. 2002. Kill rates and predation by wolves on ungulate populations in Białowieża Primeval Forest (Poland). *Ecology,* **83**: 1341–1356. CrossRef

Jędrzejewski, W., M. Niedziałkowska, M. W. Hayward, [*et al.*]. 2012: Prey choice and diet of wolves related to ungulate communities and wolf subpopulations in Poland. *Journal of Mammalogy*, **93**: 1480–1492. CrossRef

Kozlo, P. G., E. B. Banad. 1985. Belarus. *In:* Bibikov, D. I. (ed.). *Wolf. Origin, Systematics, Morphology, and Ecology*. Nauka, Moscow, 483–487. [Russian]

Lavrovsky, V. V. 1990. Wolf diet and its importance in the territory of the Oka Biosphere Reserve. *In: Long-Term Dynamics of Natural Objects of the Oka Biosphere Reserve*. Moscow, 53–109. [Russian]

Levins, R. 1968. *Evolution in Changing Environments*. Princeton University, Princeton, 1–122. CrossRef

Mysłajek, R. W., M. Romański, I. Kwiatkowska, [et al.]. 2021. Temporal changes in the wolf Canis lupus diet in Wigry National Park (northeast Poland). *Ethology Ecology & Evolution,* **33** (6): 628–635. CrossRef

Mysłajek, R. W., P. Stachyra, M. Figura, M. Nędzyńska-Stygar, R. Stefański, [*et al.*]. 2022. Diet of the grey wolf Canis lupus in Roztocze and Solska Forest, south-east Poland. *Journal of Vertebrate Biology,* **71** (22040): 1–12. CrossRef

Nowak, S., R. W. Mysłajek, B. Jędrzejewska. 2005. Patterns of wolf Canis lupus predation on wild and domestic ungulates in the western Carpathian Mountains (S Poland). *Acta Theriologica*, **50**: 263–276. CrossRef

Nowak, S., M. Szewczyk, K. M. Stępniak, I. Kwiatkowska, K. Kurek, R. W. Mysłajek. 2024. Wolves in the borderland — changes in population and wolf diet in Romincka Forest along the Polish-Russian-Lithuanian state borders. *Wildlife Biology*, **2024** (6): e01210. CrossRef

Pejsak, Z., K. Tarasiuk. 2022. Eight years of African swine fever in Poland. *Medycyna Weterynaryjna,* **78** (10): 481–488. CrossRef

Rukovsky, N. N. 1985. Diet. *In:* Bibikov, D. I. (ed.). *Wolf. Origin, Systematics, Morphology, and Ecology*. Nauka, Moscow, 325–336. [Russian]

Sabaneev, L. P. 1877. Wolf. *Priroda,* No. 2: 331. [Russian]

Sidorovich, V., A. Schnitzler, C. Schnitzler, [*et al.*]. 2017. Responses of wolf feeding habits after adverse climatic events in central-western Belarus. *Mammalian Biology*, **83**: 1–7. CrossRef

Valdmann, H., U. Saarma. 2020. Winter diet of wolf (Canis lupus) after the outbreak of African swine fever and under the severely reduced densities of wild boar (Sus scrofa). *Hystrix*, **31**: 154–156.

Voronetsky, N. N., V. F. Dunin, V. S. Piskunov, K. M. Kireenko. 1999. Daily activity and feeding of the wolf in the Polesie State Radiation and Ecological Reserve. *Biological rhythms. Proceedings of the scientific and practical conference.* Brest, 65–67. [Russian]

Woźniakowski, G., Z. Pejsak, A. Jabłoński. 2021. Emergence of African swine fever in Poland (2014–2021). Successes and Failures in Disease Eradication. *Agriculture*, **11**: 738. CrossRef

Zhyla, S. M. 2009. The wolf and his victims. *In:* Zhyla, S. S. *The wolf (Canis lupus L., 1758) in the Polissian Nature Reserve and Its Surroundings: Monitoring, Spatial Structure, Ecology, and Management*. Selezivka, 85–141. [Ukrainian]

Zhyla, S. 2023a. The elk (Alces alces) at the southern limit of its geographic range: population status in the Central Polissia, wolf predation, and vulnerability to climate warming. *Theriologia Ukrainica*, **25**: 173–186. [Ukrainian] CrossRef

Zyla, S. 2023b. The wolf (Canis lupus) and scavengers of the north of the Central Polissia. *In: Preservation of Biological and Landscape Diversity in Nature Reserves*. Kaniv Nature Reserve, Kaniv, 74–81. [Ukrainian]

Theriologia Ukrainica, **28**: 151–160 (2024)
p-ISSN 2616-7379 • e-ISSN 2617-1120
DOI: 10.53452/TU2813

A VAIN ATTEMPT: WHY A CHANGE IN THE REPRODUCTIVE STRATEGY OF A RODENT POPULATION FAILED TO RESTORE ECOLOGICAL BALANCE

Stanislav Myakushko

Key words

Myodes glareolus, reproduction, population dynamics, ecological balance

doi

http://doi.org/10.53452/TU2813

Article info

submitted 10.11.2024
revised 12.12.2024
accepted 30.12.2024

Language

English, Ukrainian summary

Affiliations

Taras Shevchenko National University of Kyiv (Kyiv, Ukraine)

Correspondence

Stanislav Myakushko; Taras Shevchenko National University of Kyiv, 64/13 Volodymyrska Street, Kyiv, 01601 Ukraine; e-mail: stanislavm@knu.ua; orcid: 0000-0003-1423-5049

Abstract

Based on long-term observations of a bank vole (*Myodes glareolus* Schreber, 1780) population, the preconditions, mechanisms, and consequences of changes in reproductive strategy to restore ecological balance are analysed. The studies were conducted in the Kaniv Nature Reserve during different periods of the ecosystem's existence affected by anthropogenic impact. The characteristics of two cycles of population density dynamics are compared. The first cycle covers the destabilisation stage of the dynamics, which precedes changes in reproductive strategy, whereas the second cycle demonstrates changes in breeding parameters. It was found that in order to compensate the high levels of mortality, reproductive processes intensify. This is achieved by the simultaneous launch of various mechanisms, from increasing individual fecundity to expanding the proportion of individuals involved in reproduction. The first scenario turned out to be unsuccessful and, without adequate ecological support in the form of sufficient feeding resources, caused even higher mortality rates. The size and number of litters dropped to minimum values, and reproduction parameters indicated only a slight success in realising the breeding potential. The most vulnerable was the group of large females, whose fecundity and, consequently, contribution to population growth are the highest. It was found that such processes changed not only the size and weight composition of the population (the proportion of large individuals decreased), but also the sex and age structure (the number of adult females decreased). The decline in the number of large breeding females only exacerbated the misbalance. Population collapse was avoided by expanding the number of females involved in reproduction (extensive reproduction). It is shown that restoration of ecological balance did not follow the change in reproductive strategy. This is supported by the following facts: preservation of signs of a destabilised population dynamics and absence of the previous interdependencies between demographic indices and parameters of feeding resources. As a result, after about a decade of intensive but ineffective reproduction, the population was 'forced' to switch to another strategy to restore ecological balance.

Cite as

Myakushko, S. 2024. A vain attempt: why a change in the reproductive strategy of a rodent population failed to restore ecological balance. *Theriologia Ukrainica*, **28**: 151–160. [In English, with Ukrainian summary]

© 2024 The Author(s); Published by the National Museum of Natural History, NAS of Ukraine on behalf of *Theriologia Ukrainica*. This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY-SA 4.0), which permits unrestricted reuse, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

Невдала спроба: чому зміна репродуктивної стратегії популяції гризунів не забезпечила відновлення екологічного балансу

Станіслав Мякушко

Резюме. На матеріалах багаторічних спостережень за популяцією рудої нориці (*Myodes glareolus* Schreber, 1780) досліджені передумови, механізми і наслідки зміни репродуктивної стратегії з метою відновлення екологічного балансу. Дослідження проводили у Канівському природному заповіднику, а їх час охопив різні періоди існування екосистеми, обумовлені антропогенним впливом. Здійснене порівняння характеристик двох циклів динаміки щільності популяції. Перший із них припадає на етап дестабілізації динаміки, що передує змінам стратегії, а другий — демонструє власне зміни параметрів розмноження. Виявлено, що з метою компенсації високої смертності в популяції збільшується напруженість репродуктивних процесів. Це досягається одночасним запуском різних механізмів: від збільшення індивідуальної плодючості до розширення частки особин, які беруть участь у репродукції. Принаймні перший сценарій виявився невдалим, оскільки без відповідного енергетичного підтримання у вигляді достатніх кормових ресурсів, сам став причиною ще більшої смертності. Показники розміру і кількості виводків набули мінімальних значень, а величини індексів репродукції свідчили про незначну успішність реалізації потенціалу розмноження. Найуразливішою виявилася група крупних самок, чия плодючість і, відповідно, внесок у приріст чисельності, є найбільшими. Виявлено, що такі процеси змінили не лише розмірно-масовий склад популяції (зменшилася частка крупних особин), але й статево-віковий розподіл (зменшилася кількість дорослих самок). Зниження представленості крупного маточного поголів'я не тільки не сприяло вирішенню проблем, але й посилило їх. Запобігти обвалу чисельності вдалося завдяки розширенню кількості самок, що беруть участь у відтворені (екстенсивний варіант відтворення). Показано, що зміна репродуктивної стратегії не супроводжувалася відновленням екологічного балансу. На користь цього свідчать наступні факти: збереження ознак дестабілізації динаміки, відсутність колишніх взаємозалежностей між демографічними параметрами та узгодженості з показниками кормових ресурсів. В результаті, після приблизно десятиріччя реалізації напруженого, але малоефективного розмноження, популяція була «вимушена» перейти до іншого варіанту відновлення балансу.

Ключові слова: *Myodes glareolus*, розмноження, динаміка популяції, екологічний баланс.

Introduction

Our understanding of biological systems at population level has been changing gradually at least for the past two decades [Egerton 2015; Matthiopoulos *et al.* 2019; Andreassen *et al.* 2021; Lobkov 2016]. In the centre of the paradigm that dominated in the not so distant past were such issues as population limits, fluctuating processes and their patterns, and reactions to the impact of external factors, including those of anthropogenic nature [Stenseth & Ugland 1985; Krebs 1996; Gockel & Ruf 2001]. In most cases, however, the population itself was considered a passive system that only 'mechanically' adjusts its parameters in response to environmental conditions and thus supporting ecological balance and its own survival. Undoubtedly, many of such ideas are true and, in their time, significantly enriched our ideas about the essence of natural processes. Although now they should be regarded as simplified versions of the real picture. The population is rather a more plastic system and notably so, and its capabilities to ensure its own existence are wider than we thought earlier.

Instead of giving a straightforward response to changes in the environment, the population faces an array of possible options of how to react, which, in turn, may include alternative mechanisms of implementation. In other words, there is always an option to choose the further trajectory of development under the new conditions. The constant evaluation of consequences allows for multiple changes in the strategy in case the results are unsatisfactory. In this, a natural logic can be traced. For example, scenarios that had already been tested by the population (species) in the course of its evolutionary history under similar environmental conditions are implemented first.

This works in most cases and the population's 'experience' helps to address the current problems—to restore balance when it is temporarily violated or even to prevent disbalance. However, it practically does not concern cases when the population faces powerful and non-specific anthropogenic impact. The engagement of available response reactions not always accompanied with success. This is exactly where the plasticity, susceptibility, and reactivity of biological systems at this level of organisation manifest: the population replaces its unsuccessful strategy, continues to seek and implement a different approach. Apparantly, this is exactly the situation we encountered in our reseach.

The aim of this study was to identify the mechanisms and consequences of changing the reproductive strategy of a bank vole population to restore ecological balance, as well as the possible reasons of its failure and subsequent replacement with an alternative response reaction.

Materials and Methods

Since the 1970s, complex monitoring of forest-dwelling rodents has been carried out in the Kaniv Nature Reserve (Cherkasy Oblast, Ukraine). The studies were initiated by a research group led by V. O. Mezhzherin, who laid down the basic principles and approaches of investigation of small-mammal populations. For the entire period of monitoring, field data were collected in the same timespan (first half of summer) using the same methods, which allows comparing the data between any selected periods. An addition to the results of 30 years of personal observations, data collected by a large group of researchers and students of the Taras Shevchenko National University of Kyiv are also analysed.

In a series of our previous works, the presence of different periods in the existence of the protected ecosystem due to changes in the environment's attributes was substantiated [Myakushko 2002; 2024]. These changes are related to both transformations of the biota due to ecological successions and specific forms of anthropogenic impact. Having a small area, being located in a densely populated region, and interacting with adjoining agricultural lands are factors that have always contributed to some level as anthopogenic pressure on the protected ecosystem. Changes in conservation regime and the cancellation of the reserve status in 1951–1968 followed by utilisation of biotic resources of the territory should be noted as priority influencing factors. After conservation regime in the Reserve was restored, these factors disappeared, although the consequences have changed the trajectory of ecosystem development to a climax state after a long period of logging and forest clearing, various forestry-related activities, and other forms of anthropogenic load. In the first years of restored protected status, the consequences of human disturbance could not have been tackled, which had an inertial effect of rodent populations. The start of monitoring studies in 1971 coincides with this very period. Later, the area suffered from increasing technogenic pressure exacerbated by radioactive contamination following the Chornobyl disaster. The situation was worsened by the synergistic impact of toxic chemicals related to the Reserve's location in the zone of highly toxic soils [Orlov 1998]. Monitoring and analysis of long-term fluctuations of other factors (weather and climate, number of predators, trophic resources, etc.) do not allow considering that changes in population parameters in the studied period are particularly related to their impact.

Such distinct periods in the existence of the protected ecosystem certainly affected the state of local populations, substantiating the identification of various stages in the response of rodent populations to environmental changes. It was revealed that the response reactions of different rodent species were quite similar [Myakushko 2022, 2024]. The present research focuses on the stage defined by a change in the reproductive strategy of the bank vole (*Myodes glareolus* Schreber, 1780) population. This species predominates in local rodent communities, having an abundance exceeding that of two other common species combined: the European pine vole (*Microtus subterraneus* de Selys-Longchamps, 1836) and the yellow-necked wood mouse (*Sylvaemus flavicollis* Melchior, 1834) (*Terricola subterraneus* and *Sylvaemus tauricus* according to Zagorodniuk & Emelyanov [2012] and Zagorodniuk & Kharchuk [2020]).

Bank voles were trapped according to the traditional method of survey plots, which were located in a hornbeam forest within the Reserve's territory, on slopes of various exposure and on flat plateaus, in areas of differently developed understorey, grass cover, and forest floor.

Depending on the current abundance of rodents, a different number of survey plots were used in order to obtain a required sample. In total, body weight, body dimensions, and reproductive parameters of 1523 bank vole specimens were analysed, of which 722 were females and subjected to a more detailed study of their participation in reproduction. Data of two cycles of population dynamics were used; each cycle consisted the same number of years and lasted from depression to depression (the first cycle in 1996–2000 and the second cycle in 2007–2011).

In addition to the traditional external parameters (body weight, W, and body length, L), the body mass index (W/L) was also calculated, which is sensitive to any kind of impact [Myakushko 2005]. For a more differentiated analysis, individual body parameters were compared in different size groups. All adult specimens were divided into four groups according to their body mass index, and the percentage size composition of the population during the first cycle was chosen as control for comparison. The age structure was analysed only at first approximation and two groups were identified—juvenile and adult (mature) individuals. It partly also corresponds to the functional role of individuals in the population. This approach is specific in that the main criterium in age determination is the functional state of the individual, which is related to patterns of growth, development, and reproductive status. The lack of more accurate data on the age of animals excludes a more differentiated analysis. Thus, in this study, we use a simplified approach by identifying three groups: juveniles (immature individuals); adults that reproduce/have reproduced; and adults that are mature but do not reproduce.

The analysis of traditional demographic parameters (number of pregnant females, number of females that gave birth, litter number per reproducing female, and litter size) was amended with several complex (calculated) parameters. In addition to individual fecundity (litter size), population fecundity was also considered as litter number multiplied by litter size. It is also appropriate to include the number of breeding females in this complex indicator, and thus obtain an idea about the intensity of reproduction processes at a given time. Fecundity used in this study is the product of these three parameters. The reproduction coefficient or index (IR) reflects the level at which reproductive potential is realised, and the specifics of its application have alredy been tested in our previous studies [Myakushko 2023]. Statistical analysis of the data was carried out according to generally accepted methods.

Results

When comparing population parameters between the two cycles of population dynamics, their changes can be seen as directly or indirectly related to breeding and reproductive strategy. The average population density during the second cycle was 21% higher than during the first cycle. Despite reaching a higher density level, almost all of the analysed demographic parameters demonstrate lower values. At first glance, the situation appears to be paradoxical, when it is impossible to explain the mechanism that enables population growth.

In the sex compositon of the population, according to the trapping results, males always have a slightly higher ratio (Fig. 1). However, their prevalence in years of the first cycle is insignificant (52.1%) and practically within the limits of statistical error. A completely different situation can be observed during the second cycle, when the proportion of females decreased to 41.6%. The changes in the age structure of females are also notable: the share of adult individuals decreases substantially, whereas the proportions of juveniles practically remains on the previous level. Differences are detectable also when analysing the age-sex structure of the population at different phases of the cycles. During the first cycle, the phases of depressions and peaks have similar parameters (25.2% and 24.9% of mature females, respectively), whereas these parameters during the second cycle are lower, especially in the depression phase (15.3% and 21.4%, respectively).

The success of the reproductive strategy depends directly on the state of breeding females, particularly their weight, body dimensions, and body mass index. To analyse this aspect, all adult females of the bank vole were separated into groups based on their body mass index, and the distribution of females during the first cycle was used as a special ‘control’. When compared, a more than two-fold decrease in the ratio of large females was revealed during the second cycle (Fig. 2).

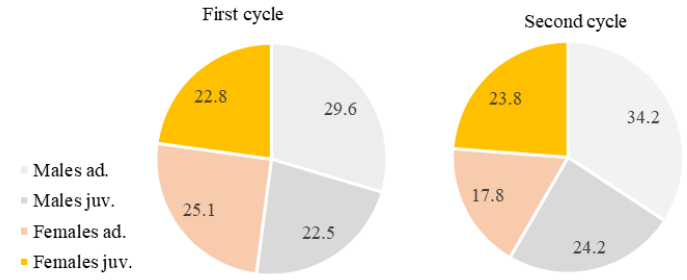


Fig. 1. The proportion of different sex and age groups in the bank vole population during the two cycles of population density dynamics (%).

Рис. 1. Представленість статевих і вікових груп в популяції рудої нориці упродовж двох циклів динаміки щільності (%).

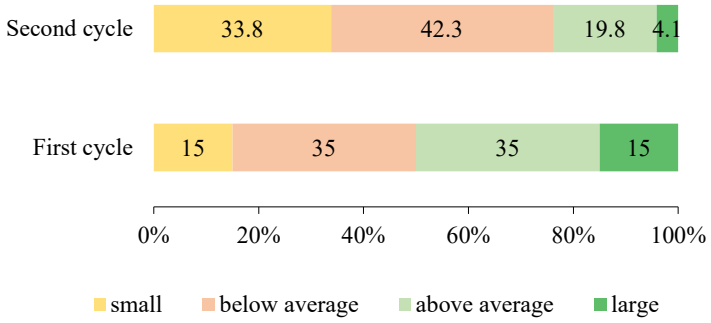


Fig. 2. Different groups of adult females (by body mass index) during the first and second cycles (first cycle as control).

Рис. 2. Різні групи серед дорослих самок (за вгодованістю) упродовж 1-го і 2-го циклів (1-й цикл — контроль).

Further analysis revealed that the groups of females conditionally named as 'small' and 'large' (below or above average body mass index, respectively) are characterised by different fecundity parameters, although each cycle has its own specifics (Table 1). In years of the first cycle, large females always had larger litter sizes and, in average, had a higher number of litters in the study period. At the same time, these parameters always reached maximum values in the depression phase and minimum values in the peak phase (intermediate values were recorded in other years).

Changes in population fecundity and reproduction index demonstrated similar patterns. During the second cycle, the situation changed entirely. All parameters of individual and population fecundity decreased substantially, the previously recorded specifics of particular phases disappeared, and significant differences between reproductive parameters of large and small females were not detected. The success of reproduction (IR) decreased by 23–30%, and this was the most obvious among large individuals.

Table 1. Reproductive parameters of small and large females of the bank vole during cycles and separate phases of population density dynamics

Таблиця 1. Показники розмноження дрібних і крупних самок рудої нориці упродовж циклів і окремих фаз динаміки щільності популяції

Cycle	Phase	Litter size		Litter number		Fecundity		IR	
		S	L	S	L	S	L	S	L
1	Peak	4.79	5.02	1.22	1.44	3.24	4.13	0.73	0.77
	Depression	5.63	5.87	1.41	1.68	4.55	5.69	0.85	0.89
	Total	5.41	5.70	1.33	1.49	4.27	4.97	0.85	0.82
2	Peak	4.66	4.53	1.10	1.00	3.33	3.64	0.62	0.60
	Depression	4.73	4.79	1.09	1.11	4.67	4.12	0.66	0.52
	Total	4.58	4.65	1.13	1.06	4.44	4.31	0.65	0.55

Note: S—small individuals, L—large individuals, IR—index (coefficient) of reproduction.

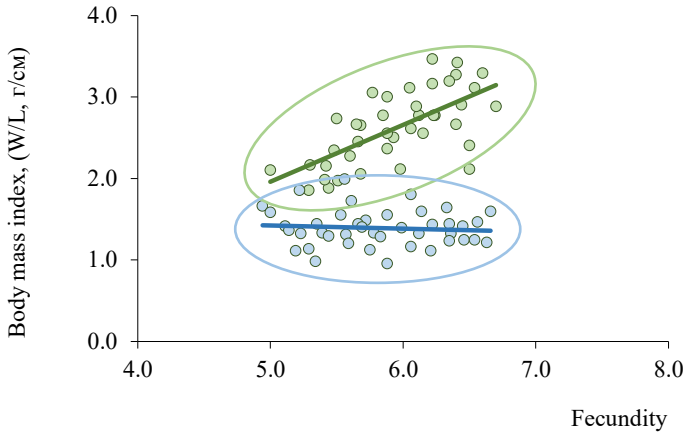


Fig. 3. Dependence between fecundity and body mass index of female bank voles during the first (top cloud) and second (bottom cloud) cycles of population density dynamics.

Рис. 3. Залежність плодючості самок рудої нориці від їх вгодованості упродовж 1-го (плеяда зверху) і 2-го (знизу) циклів динаміки щільності.

Table 2. Parameters of the involvement of females in reproduction during cycles and separate phases of population density dynamics

Таблиця 2. Показники залучення самок до розмноження упродовж циклів і окремих фаз динаміки щільності популяції

Cycle	Phase	Proportion of breeding females (%)	Proportion of pregnant individuals among breeding females (%)	Proportion of non-breeding mature females (%)
1	Peak	49.3	61.0	4.2
	Depression	58.9	62.4	1.1
	Total	54.1	61.1	2.5
2	Peak	64.8	73.4	7.2
	Depression	68.2	73.4	7.1
	Total	66.5	70.2	6.9

The relation between body mass index and fecundity of adult females is shown in Fig. 3. During the first cycle (top cloud), there was a direct correlation—increase in body mass index was accompanied with increase in individual fecundity. That is, larger females delivered a larger number of offspring. This pattern was absent during the second cycle: practically there was no difference between the fecundity of large and small females in this period, although it was notably lower than during the first cycle.

However, not all of the obtained data indicate that reproduction of the population slowed down during the second cycle. The proportion of breeding females, on the contrary, increased (Table 2). Similarly increased the ratio of pregnant individuals among them. These facts clearly indicate the intensity of reproductive processes in the population, which is now unrelated to the phase of the cycle (i.e. current population density). At first glance, it might seem odd that the number of individuals that are mature but do not participate in reproduction increases in the population. A potential explanation for this, however, is proposed further.

Discussion

The reasons for the bank vole population to change its reproductive strategy were the events that had taken place a decade earlier. In the course of long-term monitoring of the population, it was revealed that the period between 1987 and ca. 1995 was characterised by an unusual destabilisation of population dynamics (noteworthy that a similar situation was discovered in populations of two other species). In addition to the increase in density average for the cycles, disruption of the rhythm of alternation of population phases also occurred. It was accompanied with a wider range of density fluctuations, mainly due to achieving higher values during peak phases. The amplitude and range of density fluctuations increased 3.0–3.5 times compared to the previous period.

The obtained results indicate that the type of population density dynamics changed during this time—it became less stable, gained stochastic features, and almost all previous patters of this process disappeared [Myakushko 1998, 2024]. The fact itself that population density (abundance) increased does not allow for an either optimistic or pessimistic evaluation of the situation, although the destabilisation of the dynamics directly indicates the negative consequences for the population due to violation of ecological balance. The destabilisation itself can be considered as a side effect of the population's search for adequate ways to tackle the misbalance.

The years of the first cycle of population density dynamics coincide with the destablisiation stage. The analysis of demographic parameters of this period revealed increased breeding compared to the previous years. However, previous relationships were retained: the population's reproduction depended on current density that was changing during various phases following a pattern. This pattern was the enhancement of reporoductive processes during phases of density depression and decrease during peak years. To achieve this, the population could have employed alternative regulatory mechanisms of reproduction. For example, the increase in reproduction in the phase of depression can be achieved by increasing individual fecundity, litter number per breeding season, or the number of females taking part in reproduction [Krebs 2013]. Such phenomena were observed repeatedly in populations of many small-mammal species by other researchers [Smith *et al.* 2006; Lidicker 2020] and us as well in the first 15 years of monitoring studies [Myakushko 1998, 2002].

If the changes in the intensity of reproduction are clearly correlated with population density dynamics, it is unlikely that they are the reseason of destabilisation of density fluctuations. Therefore, we can assume that destabilisation was caused not by the changes in breeding intensity, but by subsequent events related to the survival of the animals. The analysis of the state of feeding resources allowed getting closer to a possible unravelling of this complex of issues, which was carried out simoultaneously with population monitoring. These issues were discussed in more detail in our previous works [Myakushko 2022], although it is appropriate to describe them briefly here for a better understanding of the entire sequence of events.

There was a loss of congruence during the stage of destabilisation between population density and the parameters that characterise feeding resources. Earlier, these factors (i.e. the density of individuals and the qualitative and quantitative properties of the food base) had been clearly correlated. The loss of this correlation was interpreted as a violation of ecological (energy) balance between resources and their consumers [Mezhzherin *et al.* 1991]. A situation emerged in which population fluctuations (including those in the intensity of reproduction) can either coincide with changes in the food base or be desynchronised. In the first case, fairly intense reproduction will take place on the background of ample resourses being provided and will be accompanied with reaching a high level of population abundance. In the other case, the process will be accompanied with low survival rates and a catastrophic collapse of abundance. More or less the latter situation occurred during the destabilisation stage, which coincides with the first cycle of density dynamics.

Intensive reproduction, the production of biomass with further loss of its substantial portion can hardly be considered an effective strategy. Since long-term existence of biological systems under conditions of violated ecological balance is impossible, the population aims to restore balance, which can be impleneted via various scenarios and mechanisms. According to currently widespread views, the easiest way a population can react is regulation of reproduction in order to achieve abundance levels that comply with changing carrying capacities [Caswell *et al.* 2018; Shuster *et al.* 2023; Bhairavi *et al.* 2024; Polischuk 2024]. A 'soft spot' in this scheme is the inertia of reproduction processes that need a certain amount of time to be realised. On the other hand, a radical though much quicker way of regulation is changing mortality ratios. This option, however, results in irreversible biomass losses, which is energetically impractical. Therefore, it can be expected that the latter scheme would be implemented only as a last resort.

What we witness during the second cycle of population dynamics is the population's attempt to restore balance by changing reproductive strategy. The increase in density in the second cycle indicates a more active breeding, although it is achieved at a high cost. There are reasons to suggest that this process ends with high mortality rates, mainly among large and fertile females.

It is the likely reason for no increase in many reproductive parameters. This hypothesis, however, is the logical explanation of many of the observed processes.

A certain predominance of males among the trapped animals is no surprise, since males are characterised by greater mobility and are more likely to fall into traps. A substantial shift in the sex ratio in favour of males in the second cycle can be explained by a decrease in the proportion of females, especially in the adult group. Such individuals, in addition to having a larger body mass, take an active part in reproduction, which determines their greater energy needs. In the absence of opportunities to satisfy them, their mortality increases. This is consistent with data on changes in the body mass index of mature females: the proportion of females having above average body mass index is almost halved, and large individuals are almost absent in the population.

The notably lower fecundity values during the second cycle, in our opinion, are related not so much to a less intensive reproduction, but rather to the fact that the most fertile individuals simply fall out of the population due to their death. Based on the available data, it is impossible to determine at what stage of the life cycle (pregnancy, lactation, or post-reproductive revocery) this mass mortality occurs. There is no doubt, however, that all this is connected with reproduction that notably increases the total energy expenses of the organism [Krebs 2013]. Large, adult females characterised by maximum resource demands randomly disappear from the population. Reproductive success decreases to 20–25%, reaching a minimum particularly among large individuals.

Arises the question of how exactly abundance increases when reproductive parameters decrease substantially. This is explained by the icreased number of females that are involved in reproduction, as well as by the increased number of pregnant individuals among them. Even the two- to three-fold increase in the number of non-breeding individuals can be explained following this line of argumentaion. Most likely, this group in the population expands not because of the direct increase in the number of barren females, but as a result of higher mortality among breeding females. Although it cannot be excluded that barren females also survive in greater numbers.

The above suggestions are also indirectly supported by the different relationship between the values of fecundity and body mass index. There was a positive correlation between these two characters (i.e. the largest individuals are the most fertile), whereas there is no correlation during the second cycle. In other words, fecundity does not depend on the body mass index of breeding females. However, as in the former cases, this phenomenon is secondary and related to the increased mortality among large females.

To sum up, the main directions and mechanism of changes in reproductive strategy should be characterised. The almost decade-long destabilisation of population density dynamics led to changes in basic reproduction parameters. The unstable and stochastic character of the population dynamics led to the loss of connection to the state of trophic resources, which resulted in either excessive density levels (overpopulation) or catastrophic decrease in abundance. The violation of the balanced interdependencies between population dynamics and environmental conditions was accompanied with a decrease in survival rates and an increase in mortality.

The latter has triggered reactions that can be considered typical for populations under such conditions, since they were observed in various small-mammal species [Sibly & Brown 2009]. In order to compensate the negative consequences of high mortality, the population increases the intensity of reproductive processes via various mechanisms, from higher individual fecundity to increasing the number of breeding individuals. The first scenario was ineffective, because without respective energetic support in the form of sufficient feeding resources the reaction itself led to an even higher mortality rates. The most vulnerable turned out to be the group of large females, whose fecundity and, respectively, contribution to population growth are the highest. The decreased proportion of large breeding females only exacerbated the problems instead of solving them. Population collapse was likely avoided by an increase in the number of breeding females. During the second cycle, at the time of the study, a record number of females were taking part in reproduction, the highest for the entire period of monitoring. This form of reaction can be considered extensive; the intensive variant of reproduction (increased fecundity) did not justify itself. The mechanism of this effect remains

unknown; it may be related to changes in the rate of maturation of individuals or more successful survival during winter. For example, low population density allows existing individuals to occupy optimal habitats and better survive adverse winter conditions. These effects are known for rodents and were described in many studies [Hodgson *et al.* 2011; Savazza *et al.* 2023].

The remaining question to answer is why the change in reproductive strategy was unsuccessful in restoring ecological balance. There are several reasons. First, population density dynamics did not stabilise and the regular relationships between the parameters did not recover. Second, interdependencies between population parameters and those of the food base were absent during the entire time. This, in turn, introduced the element of randomness into the dynamics, due to which the overlap between the peak phase and the year of sufficient food base was accompanied with normal survival rates and high abundances in contrast to the catastrophic decline when these parameters did not coincide. The third reason, in our opinion, is the most important. It is the fact that beginning from ca. 2005, the population 'refused' to restore ecological balance via changing its reproductive strategy and implemented a totally different approach, which is smaller body size of the individuals [Myakushko 2021*a*–*b*].

Conclusions

1. After a decade-long period of destabilisation in its dynamics, a change in the reproductive strategy of a bank vole population was observed. The reason for this change was the violation of balanced relationships between population parameters and those of the food base of these rodents, which led to increased mortality rates in cases when energy needs of the population could not be met.

2. In order to compensate the high mortality in the population, the intensity of reproductive processes increased. Via increasing the proportion of breeding females (extensive form of reaction), the population could somewhat raise its density, although population dynamics in general remained unstable.

3. The intensive form of the population's reaction, which was increasing individual fecundity, turned out to be ineffective. The size and number of litters at this time became notably smaller, while higher indices of reproduction indicate that there was little success in realisation of the population's reproductive potential.

4. Intensive reproduction was accompanied with higher mortality rates among breeding females. The most affected was the group of large females that had the highest fecundity. The latter changed not only the size and weight composition of the population (the proportion of large individuals decreased), but also the age-sex ratio (the number of adult females decreased).

5. A hypothesis is proposed and substantiated, according to which the change of reproductive strategy did not restore ecological balance. This is supported by the following facts: population dynamics retained signs of destabilisation and lack of formerly present interdependencies between demographic parameters and parameters of feeding resources. All this led to the fact that after 8–10 years of having implemented an intensive but ineffective reproductive strategy, the population was 'forced' to shift to another mechanism to restore ecological balance.

Acknowledgements

The study includes materials collected by a large group of researchers and students of the Taras Shevchenko National University of Kyiv, to whom the author expresses his greatest gratitude.

Declarations

Funding. The study was conducted as part of the research project 'Dynamics of biotic community diversity and the state of their elements under natural and anthropogenic environmental transformations' supported by the Taras Shevchenko National University of Kyiv (No. 23KF036-03).

Conflict of interest. The author has no conflicts of interest to declare that are relevant to this article.

Handling of materials. Field studies were conducted in compliance with environmental laws of Ukraine.

References

Andreassen, H. P., J. Sundell, F. Ecke, S. Halle, M. Haapakoski, [*et al.*]. 2021. Population cycles and outbreaks of small rodents: ten essential questions we still need to solve. *Oecologia*, **195**: 601–622. CrossRef

Bhairavi, K. S., R. Borah, B. Bhattacharyya, S. Borkataki. 2024. Feeding and reproductive ecology of rodents: a review. *Research Biotica*, **6**: 1–6. CrossRef

Caswell, H., C. de Vries, N. Hartemink, G. Rothand, S. F. van Daalen. 2018. Age × stage-classified demographic analysis: a comprehensive approach. *Ecological Monographs*, **88**: 560–584. CrossRef

Egerton, F. N. 2015. History of ecological sciences. Animal population ecology. *The Bulletin of the Ecological Society of America*, **96**: 560–626. CrossRef

Ferrari, M., A. K. Lindholm, A. Ozgul, M. K. Oli, B. König. 2022. Cooperation by necessity: condition- and density-dependent reproductive tactics of female house mice. *Communications Biology*, **5**: 348. CrossRef

Gockel, J., T. Ruf. 2001. Alternative seasonal reproductive strategies in wild rodent populations. *Journal of Mammalogy*, **82**: 1034–1046. CrossRef

Hodgson, J. A., A. Moilanen, B. A. Wintle, C. D. Thomas. 2011. Habitat area, quality and connectivity: striking the balance for efficient conservation. *Journal of Applied Ecology*, **48**: 148–152. CrossRef

Krebs, C. 1996. Population cycles revisited. *Journal of Mammalogy*, **77**: 8–24. CrossRef

Krebs, C. J. 2013. *Population fluctuations in rodents.* University of Chicago Press, 1–306. CrossRef

Lidicker, W. Z., Jr. 2020. Reproductive adaptations to high densities in social mammals. *Therya*, **11**: 440–446. CrossRef

Lobkov, V. A. 2016. *Intrapopulation Regulation in Mammals*. I. I. Mechnikov University of Odessa, 1–237. [Russian]

Matthiopoulos, J., C. Field, R. MacLeod. 2019. Predicting population change from models based on habitat availability and utilization. *Proceedings of the Royal Society. B: Biological Sciences*, **286**, 20182911. CrossRef

Mezhzherin, V. A., I. G. Emelyanov, O. A. Mihalevich. 1991. *Comprehensive Approaches in Studying of Populations of Small Mammals*. Naukova dumka, Kyiv, 1–204. [Russian]

Myakushko, S. A. 1998. Changes in the dynamics of populations and communities of rodents as a result of anthropogenic impact on the protected ecosystem. *Vestnik zoologii*, **32** (4): 76–85. [Russian]

Myakushko, S. A. 2002. Long-term dynamics of populations of rodents as a criterion of the environment. *Visnyk L'vivs'koho universytetu. Seriya biolohichna*, **30**: 30–34. [Ukrainian]

Myakushko, S. A. 2005. Changes in body weight and body size of rodents under various forms of anthropogenic load. *Zapovidna sprava v Ukrayini*, **11**: 34–40. [Ukrainian]

Myakushko, S. A. 2021a.The phenomenon of the shrinking size of bank vole (Myodes glareolus) in an anthropogenic environment (experience of 50 years of observations). *Biosystems Diversity*, 29 (3): 211–216. CrossRef

Myakushko, S. 2021b. Shrinkage of body size in rodents as a strategy of populations under anthropogenic conditions (results of 50 years of study of rodent populations). *Theriologia Ukrainica*, **22**: 133–143. [Ukrainian] CrossRef

Myakushko, S. 2022. Peculiarities of trophic relations of rodent populations in case of change of survival strategy. *Ecological Sciences*, **40**: 55–61. [Ukrainian] CrossRef

Myakushko, S. 2023. Adaptive responses of the pine vole (Microtus subterraneus) population to anthropogenic environmental changes. *Ecological Sciences*, **46**: 125–131. [Ukrainian] CrossRef

Myakushko, S. 2024. Stages in the response of rodent's populations to anthropogenic environmental changes. *Ecological Sciences*, **52**: 66–71. [Ukrainian] CrossRef

Orlov, O. O. 1998. Goals, objectives and methods of radioecological research in natural reserves of Ukraine, which are contaminated by the Chernobyl accident. *Zapovidna sprava v Ukrayini*, 4: 65–68. [Ukrainian]

Polischuk, I. 2024. Demographic structure and long-term population dynamics of Muroidea in the Askania-Nova Biosphere Reserve. *Theriologia Ukrainica*, **27**: 119–137. [Ukrainian] CrossRef

Radchuk, V., R. A. Ims, H. P. Andreassen. 2016. From individuals to population cycles: the role of extrinsic and intrinsic factors in rodent populations. *Ecology*, **97**: 720–732. CrossRef

Savazza, S., P. Bartolommei, S. Gasperini, A. Bonacchi, E. Manzo, R. Cozzolino. 2023. Should I stay or should I go? Seasonal fluctuations of wood mouse populations in fields surrounded by woodlands. *Animals*, **13**: 2017. CrossRef

Shuster, S. M., B. Pyzyna, C. Ray, L. P. Mayer. 2023. The demographic consequences of fertility reduction in rats and voles. *Journal of Pest Science*, **96**: 1313–1329. CrossRef

Sibly, R. M., J. H. Brown. 2009. Mammal reproductive strategies driven by offspring mortality-size relationships. American Naturalist, 173: 185–199. CrossRef

Smith, M. J, A. White, X. Lambin, J. A. Sherratt, M. Begon. 2006. Delayed density-dependent season length alone can lead to rodent population cycles. *American Naturalist*, **167**: 695–704. CrossRef

Stenseth, N. Chr., K. I. Ugland. 1985. On the evolution of demographic strategies in populations with equilibrium and cyclic densities. *Mathematical Biosciences*, **74**: 89–109. CrossRef

Zagorodniuk, I. V., I. G. Emelyanov. 2012. Taxonomy and nomenclature of mammals of Ukraine. *Proceedings of the National Museum of Natural History*, **10**: 5–30. [Ukrainian]

Zagorodniuk, I., S. Kharchuk. 2020. List of mammals of Ukraine 2020: additions and clarifications. *Theriologia Ukrainica*, **20**: 10–28. [Ukrainian] CrossRef

Theriologia Ukrainica, **28**: 161–170 (2024)
p-ISSN 2616-7379 • e-ISSN 2617-1120
DOI: 10.53452/TU2814

DOES WATER QUALITY MATTER? FORAGING ACTIVITY OF DAUBENTON'S BAT (*MYOTIS DAUBENTONII*) OVER THREE LAKES WITH DIFFERENT TROPHY

Małgorzata Strzałka[1], Katarzyna Kozakiewicz[2], Tomasz Postawa[2]

Key words

Myotis daubentonii, lake trophy, foraging activity, Wigry National Park, north-east Poland

doi

http://doi.org/10.53452/TU2814

Article info

submitted 04.12.2024
revised 24.12.2024
accepted 30.12.2024

Language

English, Ukrainian summary

Affiliations

[1] Department of Clinical Biochemistry, Jagiellonian University Medical College (Kraków, Poland), [2] Institute of Systematics and Evolution of Animals, Polish Academy of Sciences (Kraków, Poland);

Correspondence

DSc Tomasz Postawa; Institute of Systematics and Evolution of Animals, Polish Academy of Sciences, 17 Sławkowska Street, Kraków, 31-016 Poland; Email: postawa@isez.pan.krakow.pl; orcid: 0000-0002-9881-2212

Abstract

The trophic parameters of water bodies, especially the content of biogenic components, may have an impact on invertebrate communities, both those strictly aquatic and those using the water bodies periodically. Among this group, insects are highly relevant, the density of which can affect the attractiveness of the water body as foraging habitat of water-surface forager bats. The present paper presents the results of a study measuring the foraging activity of *Myotis daubentonii* (Kuhl, 1917) in linear transects over three water bodies: an oligotrophic, eutrophic, and dystrophic lake located within a 1.5 km radius. The research has a repeated measures design, with the consecutive surveys carried out in 1995, 1996, and 2001 in the lactation period (end of June–beginning of July) and in the post-lactation period (end of August–beginning of September). The activity of *M. daubentonii* over the oligotrophic lake varied between 0.0 and 15.9 ind/km, while over the eutrophic lake it was 3.9 and 16.7 ind/km, and over the dystrophic lake was 3.4 and 30.5 ind/km. The study found that the foraging activity above the dystrophic lake was almost twice as high (13.1 ± 6.11) as over the two others lakes: oligotrophic (6.0 ± 4.17) and eutrophic (8.0 ± 3.19). By contrast, in the case of *M. daubentonii,* there was no statistically significant difference in the foraging activity over either of the foraging areas (eutrophic and oligotrophic). The foraging activity in bats in the lactation period was higher than in the post-lactation period. Our results indicate that the differences in the foraging activity of the bats in the present study do not depend on the trophic status of the lake and are linked directly to opportunistic foraging strategy of the species. The higher foraging activity recorded over the small dystrophic lake may be explained by the isolation of this lake from adverse weather conditions (e.g. wind). Hence, the observed slow increase in the number of *M. daubentonii* over the past 20 years cannot be attributed to, as previously suggested, eutrophication, but, on the contrary, seems to be a result of a progressive improvement in the environment.

Cite as

Strzałka, M., K. Kozakiewicz, T. Postawa. 2024. Does water quality matter? Foraging activity of Daubenton's bat (*Myotis daubentonii*) over three lakes of different trophy. *Theriologia Ukrainica*, **28**: 161–170. [In English, Ukrainian summary]

© 2024 The Author(s); Published by the National Museum of Natural History, NAS of Ukraine on behalf of *Theriologia Ukrainica*. This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY-SA 4.0), which permits unrestricted reuse, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

Чи має значення якість води? Кормова активність нічниці водяної (*Myotis daubentonii*) над трьома різними за трофністю озерами

Малгожата Стржалка, Катажина Козакевич, Томаш Постава

Резюме. Трофічні характеристики водосховищ можуть впливати на їхню привабливість як кормових біотопів для кажанів, що полюють над поверхнею води. У цій статті представлено результати дослідження кормової активності кажанів *Myotis daubentonii* (Kuhl, 1917) на лінійних ділянках трьох водойм: оліготрофних, евтрофних і дистрофних озер, розташованих у радіусі 1,5 км. Дослідження виконано за схемою повторних досліджень, послідовно у 1995, 1996 та 2001 роках у період лактації (кінець червня — початок липня) та у постлактаційний період (кінець серпня — початок вересня). Активність *M. daubentonii* над оліготрофним озером варіювала між 2,7 і 9,1 ос./км, над евтрофним — 6,8 і 9,9 ос./км, а над дистрофним — 6,4 і 18,0 ос./км. Дослідження показало, що харчова активність над дистрофічним озером була майже вдвічі вищою, ніж над двома іншими озерами: оліготрофним та евтрофним. На противагу цьому, у випадку з *M. daubentonii* не було статистично значущої різниці в харчовій активності над жодною з кормових зон (евтрофною та оліготрофною). Активність кажанів у період лактації була вищою, ніж у постлактаційний період. Наші результати вказують на те, що відмінності у харчовій активності кажанів у цьому дослідженні не залежать від трофічного статусу озера, а безпосередньо пов'язані з опортуністичною стратегією харчування виду. Вищу харчову активність, зафіксовану над малим дистрофічним озером, можна пояснити ізольованістю цього озера від несприятливих погодних умов (наприклад, вітру). Таким чином, повільне зростання чисельності *M. daubentonii*, що спостерігається протягом останніх 20 років, не може бути пов'язане з евтрофікацією, як припускали раніше, а, навпаки, є результатом поступового покращення стану навколишнього середовища.

Ключові слова: *Myotis daubentonii*, кормність озер, трофічна активність, Національний парк «Вігри», північно-східна Польща.

Introduction

Lakes and rivers are favourable foraging habitats for many bat species, most of which belong to the genus *Myotis* (Chiroptera: Vespertilionidae) [Zahn & Maier 1997; Warren *et al.* 2000; Ma *et al.* 2006]. Generally, 'trawling' bat species, which hunt above or close to the water surface, prefer to forage over calm and open waters [Jones & Rayner 1988; Siemers *et al.* 2001], and avoid turbulent water [Frenckell & Barclay 1987; Rydell *et al.* 1999; Warren *et al.* 2000], or water covered by floating plants, particularly duckweed [Boonman et al., 1998].

All these bat species catch prey either by seizing it with their feet or scooping it by means of the interfemoral membrane [Jones & Rayner 1988; Kalko & Schnitzler 1989]. Water-surface forager bat species feed on insects flying close to the water surface, emerging chironomids (which often sit on the water surface), or floating large arthropods, e.g., moths [Siemers *et al.* 2001]. In some cases, however, aerial insects [Todd & Waters 2007] constitute a significant part of their diet. Foraging efficiency, in turn, is further influenced by prey abundance or/and insect biomass. Although the correlation between hunting activity of bats and insect abundance in the environment has been reported in several studies [Warren *et al.* 2000; Akasaka *et al.* 2009], in some cases, the choice of water bodies cannot be explained by prey abundance [Van de Sijpe *et al.* 2004]. Another factor that influences insect density, and therefore the attractiveness of feeding ground, is bankside vegetation, which protects the feeding ground from strong wind [Zahn & Maier 1997; Warren *et al.* 2000].

Water habitats, both flowing (riverine) and standing (lakes, ponds) are threatened by many factors such as degradation of riparian vegetation, drainage, or pollution. In turn, the quality of water affects insect communities (to different degrees; [Lambert & Sommer 2007]), and, as a result, the foraging activity of bats [Vaughan *et al.* 1996; Wickramasinghe *et al*. 2004]. Vaughan *et al.* [1996] found that the activity of *M. daubentonii* was affected positively by sewage effluents. On the other hand, Van de Sijpe *et al.* [2004] showed that water nutrient enrichment had a negative impact on the

hunting activity of *M. dasycneme*. However, this did not apply to *M. daubentonii*. The effect of water eutrophication on foraging bats is still unclear [Racey 1998], especially that most research concerned flowing waters (streams, rivers); studies on standing waters (ponds, lakes) are much less common.

Daubenton's bat *Myotis daubentonii* (Kuhl, 1817) is a one of most common European bat species associated strictly with aquatic environment [Bogdanowicz 1994]. *Myotis daubentonii* is widely distributed in most of the Palearctic. Its geographic range spans from Spain and the British Isles throughout Europe up to the latitude 60°N and the Ural Mountains [Encarnação & Becker 2023] in the east. During summer activity, this species mostly uses tree hollows as daytime shelters [Boonman 2000], less frequently artificial shelters such as fissures under road and railway bridges [Ignaczak & Manias 2004; Gottfried & Gottfried 2014], and only occasionally attics (our data) or caves [Zahn & Hager 2005]. Daubenton's bat feeds mainly on Chironomidae [Swift & Racey 1983; Beck 1995], although Trichoptera and Lepidoptera can also constitute a significant part of its diet [Arnold *et al.* 2001; Flavin *et al*. 2001; Vesterinen *et al.* 2013].

The species *Myotis daubentonii* leaves its daytime shelters between 30–60 minutes [Bogdanowicz 1994] and 90 minutes [Rydell *et al.* 1996] after sunset. The average distance between breeding colonies and feeding grounds is about 1.5 kilometres [Swift & Racey 1983], although it can be up to 8–10 km [Arnold *et al.* 2001]. The IUCN/SSC Chiroptera specialist group [Hutson *et al.* 2001] has placed the species in the lower-risk group on the index of animals threatened with extinction. Over the last 30 years, the species has been getting more abundant in winter shelters [Stubbe *et al.* 2013; Barlow *et al.* 2015; Verhees *et al.* 2022]. Eutrophisation of waters is, according to some researchers, the main cause of changes in the numbers of hibernating *M. daubentonii* [Kokurewicz 1995]. On the contrary, Daan [1980] considered water eutrophication as the main cause of decline of Daubenton's bat abundance in winter shelters.

The Wigierski National Park (north-eastern Poland) is particularly rich in water bodies of different trophic character, which provides an opportunity to assess their attractiveness as foraging areas for Daubenton's bat. The aim of the study is to determine the foraging activity of *M. daubentonii* on three neighbouring lakes of different water quality (oligotrophic, dystrophic, and eutrophic) and to answer the following research questions: whether water quality can determine bat activity, and whether activity can depend on the phenological period (lactation vs post-lactation periods). We expect that if the polluted water is more attractive to *M. daubentonii*, the highest bat activity will be recorded the on eutrophic lake, and the lowest on the oligotrophic; whereas if water quality proves to be secondary, then the largest activity should be observed on the dystrophic lake.

Materials and Methods

Study area

The Wigierski National Park is situated in the north-east of Poland (Mazursko-Podlaska Land, Kondracki, 2001), ranges from 53°56'N to 54°10'N and from 22°57'E to 23°15'E. The area is 15 086 ha, including forests (62.7%), waters (19.3%), and others (18%). The dominating forest communities are: *Tilio–Carpinetum alamagrostietosum* (46.2%), *Peucedano–Pinetum typicum* (28.4%), *Tilio–Carpinetum* (14.7%), *Ribo nigri–Alnetu* (3.2%), *Peucedano–Pinetum* (2.7%), and others (ca. 5%). The climate is known to be the most severe in lowland Poland. Mean temperatures in winter range from –6.7°C to –2.7°C and 16–18°C in the summer; ice is present for up to 130 days. Mean annual rainfall equals approximately 593 mm, with a range from 442 to 743 mm. The area has a postglacial character, with 42 lakes in the National Park of different trophic status: eutrophic, mesotrophic, dystrophic and oligotrophic.

Methods

The studies were conducted in three summer seasons: 1995, 1996, and 2001. In the first two years, the data were collected during the lactation and post-lactation periods: from 26 June to 12 July and from 17 August to 9 September in 1995, from 3 July to 17 July and from 14 August to

25 August in 1996. In the last season, in 2001, data collection took place only during lactation: from 2 July to 16 July. The activity of Daubenton's bat recorded during the lactation and post-lactation period applies only to the local population, excluding the migrating individuals [Ciechanowski *et al.* 2010].

Daubenton's bat (*Myotis daubentnii*), in contrast to the other water-surface forager bat species, *M. dasycneme*, avoids open water surfaces. Preliminary observations conducted in July 1994 showed that *M. daubentonii* feeding areas are restricted to a narrow littoral zone with a width of 15–20 m and of variable length. Three lakes with different nutrient states were chosen (water parameter after: [Czeczuga *et al.* 2001; Szczęsny & Majecki 2002]):

- Białe Lake (BL): an oligotrophic lake of 100.2 ha, depth: 34 m, low biogen concentrations and high content of Ca^{2+} (23.6 mg/dm^3), high transparency (4.05–9.05 m), well oxygenated bottom parts, conductivity of 178 µS/cm, and pH = 7.1–7.3;
- Wigry Lake, Słupiańska Bay (WL): a eutrophic lake of 211.83 ha and a depth of 73 m (one of the largest and deepest in Poland), with high biogen concentrations and medium concentrations of Ca^{2+} (40–43 mg/dm^3), medium transparency (0.5–5.3 m), conductivity of 300–317 µS/cm, and pH = 7.2–7.6;
- Suchar Wielki Lake (SWL): a shallow, dystrophic lake with a small surface area (8.9 ha) and limited visibility (0.5–1.1 m), characterised by a high concentration of humic acids and low level of Ca^{2+} (3.2–7.6 mg/dm^3), low conductivity (21.0–22.4 µS/cm), and low pH (5.0–5.8).

Linear transects were established along the banks of the selected lakes (Fig. 1), their lengths: 1040 m for Białe Lake, 780 m for Wigry Lake (Słupiańska Bay), and 590 m for Suchar Wielki Lake. The edges of the lakes along transects are covered with mixed coniferous forest, the littoral zone is free from water vegetation: duckweed (*Lemna* sp.) and reed (*Phragmites* sp.). Observations were made with Pettersson bat detectors D–100, D–200 and D–220 with a preset frequency of 45kHz.

Foraging bats were localised by preset bat detectors and counted using headlamp light. Monitoring was carried out with the dinghy, sailing on each transect with a similar speed. This methodology allows to determine preying *M. daubentonii* on transect, and also allows to distinguish it from other 'trawling' bat species, *M. dasycneme* (which is a visibly larger bat). Due to the disagreement in the literature regarding the beginning of the transect, it was determined on the basis of the observations collected under the present research. The presence of Daubenton's bats over the studied lakes was recorded about 30 min after sunset, gradually increased over about 60 minutes, and stabilised after that time. The bat's activity remained stable for the next two hours. A similar distribution of activity was obtained by Bartonička and Zukal [2003]. Therefore, counting was conducted an hour after sunset during the time of the highest activity: in June and July at 10 p.m. and in August and September at 9 p.m. The transects were checked twice—there and back through each one, which took about half an hour each way. The animals were counted separately and the mean was calculated and estimated per kilometre of transect. Observations were not conducted during strong wind or rain.

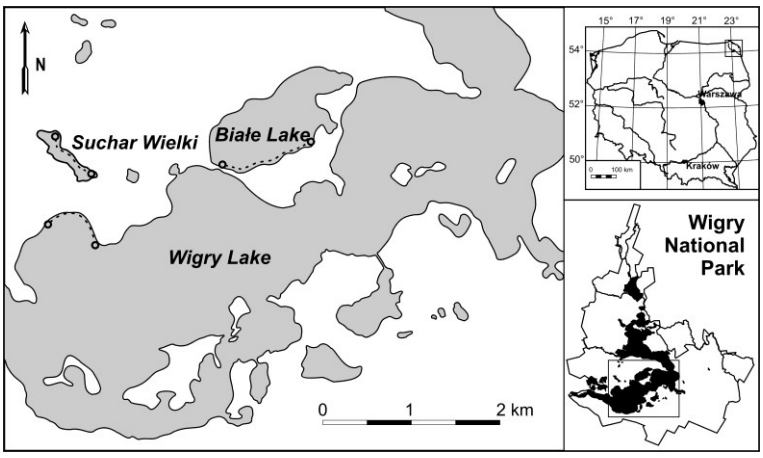


Fig. 1. Distribution of field transects surveyed in Wigry National Park (NE Poland) in the three years of research (1995, 1996, and 2001).

Рис. 1. Розподіл ділянок польового обстеження у Національному парку «Вігри» (північна Польща) у ході досліджень (1995, 1996, 2001).

Transects were scored by two separate teams on two different lakes at the same time: Wigry–Białe, Wigry–Suchar Wielki, and Suchar Wielki–Białe. When the first observation was conducted independently by two teams on one lake, no differences were found between the two teams. The use of feeding buzzes for activity assessment of *M. daubentonii* was omitted in this study because of the controversies concerning this method [Racey *et al.* 1998].

Transects were situated in a radius of 1.5 km, hence the activity of the bats should correspond to prey abundance. Some of the data collected during research in 1995 and 1996 has already been published [Kozakiewicz *et al.* 1995], yet the data analysis in these studies proved to have been based on incorrect lengths of the transects. This work presents the corrected analysis of the data collected in the previous seasons together with one more season (2001).

Data analysis

A two-way (or three-way) ANOVA with unequal sample size was conducted due to the value of the association between the activity of *M. daubentonii* and trophic state of lakes and the period (lactation/post-lactation). To test the relationships between *M. daubentonii* activity, the type of trophic lake, and the period (lactation/post-lactation), a two-way ANOVA with unequal sample sizes was used. Due to the incomplete season in 2001 (no data from post-lactation period) the ANOVAs were performed separately for:

a) the difference between lakes with different trophy land years of research, separately for the lactation and post-lactation periods;

b) the difference between the lactation and post-lactation periods and the year of study, separately for each lake.

Furthermore, a *post hoc* multiple comparison Tukey's test for the average activity of *M. daubentonii* for each pair of lakes was conducted (lactation period and year). All hypotheses were tested at a two-sided significance level of $p = 0.05$. Means ($x \pm SD$) are reported in tables and in the text, F-values and significance are given for ANOVAs. All analyses were carried out using RStudio, version 4.1.0 (R Core Team, 2020).

Results

The total research effort for the three years of research was 105 transect-nights (Table 1). Each of the factors, lake trophy and period, is represented in the sample to a similar extent. The highest variance in the activity of *M. daubentonii* was found on the dystrophic lake (SWL: 3.4–23.8 ind./km), while on the oligotrophic and eutrophic lakes the values were lower: 2.4–15.9 ind./km (BL) and 5.8–11.5 ind./km (WL), respectively.

Differences between the three trophy type lakes

During the lactation period, the average activity of the bats varied from 8.0 ind./km on the oligotrophic lake (BL), through a slightly higher (8.9 ind./km) on the eutrophic lake (WL), to 15.0 ind./km on the dystrophic lake (SWL).

Table 1. The number of transects surveyed on the oligotrophic (Białe Lake), dystrophic (Suchar Wielki Lake), and eutrophic (Wigry Lake) lake over in the three years of research

Таблиця 1. Кількість трансект, проведених на оліготрофних (оз. Біле), дистрофних (оз. Сухар Великі) та евтрофних (оз. Вігри) озерах за трирічний період досліджень

Year	Period	Oligotrophic	Dystrophic	Eutrophic	Total
1995	lactation	3	5	4	12
	post-lactation	7	4	7	18
1996	lactation	10	11	10	31
	post-lactation	10	10	10	30
2001	lactation	4	5	5	14
Total		34	35	36	105

Over this period, the recorded activity of bats was significantly different between the lakes, while no significant differences in the overall activity of the bats have been recorded between the consecutive years of research, and, similarly, there was no significant difference in bat activity between the lake and year of interaction (Table 2a). The greatest foraging activity of *M. daubentonii* was observed on the dystrophic lake and was significantly higher than over the oligotrophic (15.0 ± 6.02 vs 8.0 ± 3.42; p = 0.0003) and eutrophic lake (15.0 ± 6.02 vs 8.9 ± 3.50; p = 0.0006) (Tukey *post-hoc* test). In turn, the oligotrophic and eutrophic lakes were characterised by similar activity of bats (no significant difference between the activities of bats over the two lakes: (8.0 ± 3.42 vs 8.9 ± 3.50; p = 0.837).

During the post-lactation period, the average activity of bats varied from 4.1 ind./km on the oligotrophic lake (BL), through a higher value (7.0 ind./km) on the eutrophic lake (WL), to 10.4 ind./km on the dystrophic lake (SWL). Similarly, as in the case of the lactation period, there was a significant difference in bat activity depending on the type of the lake. Additionally, differences between the years of research were found, however, there was no significant difference in the lake and year of interaction (Table 2b). A significantly higher activity of *M. daubentonii* was recorded over the dystrophic lake: activity on this water body was larger than on the oligotrophic lake (10.4 ± 5.58 vs 4.1 ± 4.16; p = 0.0003). On the other hand, there were no significant differences in bat activity between the eutrophic (WL) and both the dystrophic (7.0 ± 2.68 vs 10.4 ± 5.58; p = 0.096) and oligotrophic lakes (7.0 ± 2.68 vs 4.1 ± 4.16; p = 0.062). The average bat activity recorded in 1995 was significantly higher than that recorded a year later, in 1996 (8.0 ± 5.40 vs 5.3 ± 3.27; p = 0.033) (Tukey *post-hoc* test).

Differences between the lactation and post-lactation periods

The activity of *M. daubentonii* was significantly different between lakes and between periods, but not between years. None of the interactions is significant (Table 2c). The highest bat activity was recorded on the dystrophic lake, and it differs from the activity on both the oligotrophic (12.9 ± 6.48 vs 5.9 ± 4.50; p = 0.0001) and the eutrophic lakes (12.9 ± 6.48 vs 7.8 ± 3.22; p = 0.0002). In turn, no differences were found between the oligotrophic and eutrophic lakes (5.9 ± 4.50 vs 7.8 ± 3.22; p = 0.236). During the lactation period, the bat activity was higher than during the post-lactation period (11.0 ± 5.83 vs 7.0 ± 4.85; p = 0.0002) (Tukey *post-hoc* test).

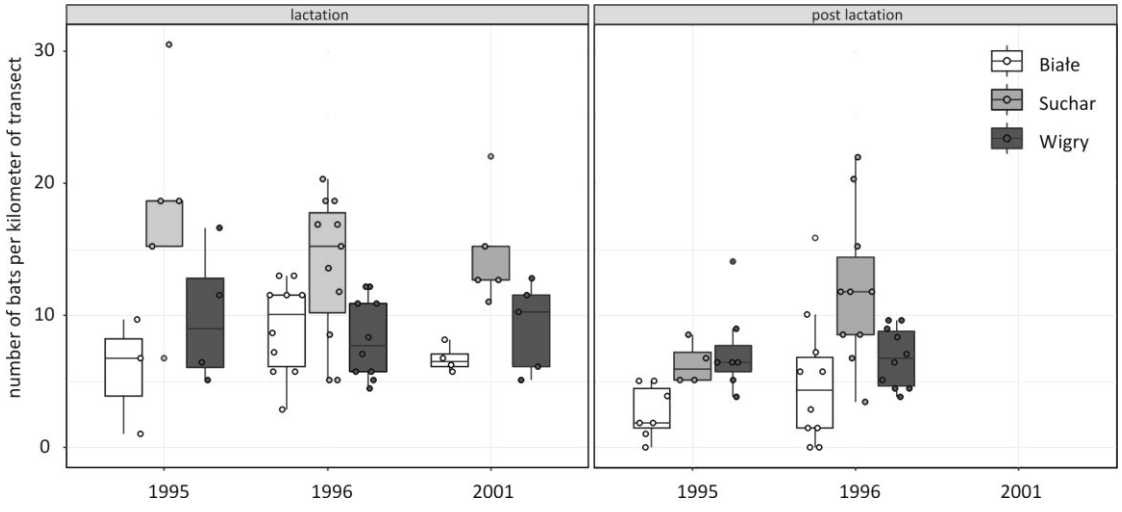


Fig. 2. The activity of *Myotis daubentonii* over three lakes of different trophy in the Wigierski National Park (NE Poland). White—oligotrophic lake (Białe Lake), light grey—dystrophic lake (Suchar Wielki Lake), dark grey—eutrophic lake (Wigry Lake).

Рис. 2. Активність *Myotis daubentonii* у трьох різних за трофністю озерах у Вігерському національному парку (північна Польща). Чорний колір — евтрофне озеро (озеро Вігри), сірий — дистрофне озеро (озеро Сухар-Велькі), білий — оліготрофне озеро (озеро Біле).

Table 2. The results of ANOVA provided for: a) lactation period for three years: 1995, 1996, 2001, b) post-lactation period for two years: 1995 and 1996, c) periods: lactation and post-lactation, for two years: 1995 and 1996 of research

Таблиця 2. Результати дисперсійного аналізу а) періодів лактації у 1995, 1996 і 2001 роках, б) постлактаційних періодів у 1995 та 1996 роках, в) періодів лактації та постлактації у 1995 та 1996 роках

a) lactation/1995, 1996, 2001	df	Sum Sq	Mean Sq	F	p-value	significance
Lake	2	575.2	287.6	13.4	0.00002	***
Year	2	17.6	8.82	0.411	0.665	
lake * year	4	86.2	21.6	1.01	0.414	
Residuals	48	1029	21.5			
b) post-lactation/1995, 1996	df	Sum Sq	Mean Sq	F	p-value	significance
Lake	2	307.9	154.0	9.50	0.0004	***
Year	1	50.9	50.9	3.14	0.084	
lake * year	2	65.2	32.6	2.01	0.147	
Residuals	42	680.8	16.2			
c) 1995, 1996	df	Sum Sq	Mean Sq	F	p-value	significance
Lake	2	779.8	389.9	19.4	<0.0001	***
year	1	16.8	16.8	0.835	0.364	
period	1	268.9	268.9	13.4	0.0005	***
lake * year	2	55.2	27.6	1.38	0.259	
lake * period	2	30.6	15.3	0.76	0.470	
year * period	1	54.7	54.7	2.73	0.103	
lake * year * period	2	102.5	51.2	2.55	0.084	
Residuals	79	1585.9	20.1			

Note. Significance: *** <0.001, ** < 0.01, * < 0.05

Discussion

During the lactation period, the foraging activity of Daubenton's bat was the highest on the distrophic lake (SWL) and was significantly higher than on both the eutrophic lake (WL) and the oligotrophic lake (BL). In turn, the bat activity on the eutrophic and oligotrophic water bodies was similar. However, in the post-lactation period significant differences in activity were noted only between SWL and BL (higher over SWL), while the remaining differences proved to be insignificant. A significant effect of the year of the study was also recorded. Furthermore, foraging activity of Daubenton's bat during lactation was significantly higher than in the post-lactation period. Despite the differences between the periods, the activity of bats follows a similar pattern in each of the periods studied: the dystrophic lake was more attractive than both the eutrophic and oligotrophic lakes, with no significant difference in bat activity over the last two.

The majority of the diet of *M. daubentonii* consists of insects that are active above the water surface (up to 75%), which live mainly on the water surface either permanently or periodically: midge larvae and pupae of Chironomidae, preadult Trichoptera. It also includes the insects that accidentally fall into the water. However, they constitute a smaller part of the bat's diet (up to 25%) [Flavin *et al.* 2001]. The number of flying terrestrial insects also influenced the foraging activity of Daubenton's bat; however, a stronger relationship was found with the number of adult aquatic insects (but not with their biomass) [Akasaka *et al.* 2009]. The diet of this species is dominated by insects of the Chironomidae (Diptera) family [Bogdanowicz 1994; Beck 1995], although in some periods (or different regions), other insects such as Trichoptera, Lepidoptera, and Aranea comprise a significant part of the bat's diet [Vaughan 1997; Flavin *et al.* 2001; Arnold *et al.* 2001; Nissen *et al.* 2013]. Seasonal changes in diet composition are significant and are related to the life cycle of insects [Sullivan *et al.* 1993; Flavin *et al.* 2001].

Water quality in aquatic ecosystems can influence the activity of Daubenton's bat to some extent, although study results published to date are often mutually exclusive.

According to stomach contents analyses of *M. daubentonii* and a high density of Chironomidae over eutrophicated waters, Kokurewicz [1995] hypothesised that eutrophic water bodies are more attractive to this bat than oligotrophic ones. This hypothesis, however, can be treated as anecdotal evidence, as it was based on a single sample from a eutrophic channel, with no comparison to an oligotrophic water body. Eutrophic waters contain aquatic pollutants (mainly nitrogen and phosphorous), which, in turn, affects aquatic life, i.e., the growth of floating and littoral vegetation [Lampert & Sommer 2007]. In turn, *M. daubentonii*, prefers rivers and lakes without aquatic vegetation [Boonman *et al.* 1998]. Moreover, Chironomidae occur within a wide range of pollution levels, from clean water, through a moderately to heavily polluted water, they are also used as indicators of the trophic level of aquatic ecosystems [Saether 1979; Armitage *et al.* 1999]. For example, the three most common Chironomidae species that occurred in the diet of *M. daubentonii—Microtendipes pedellus*, *Glyptotendipes cauliginellus*, and *Procladius ferrugineus* [Vesterinen *et al.* 2013]—are typical for unpolluted streams [de Bisthoven & Gerhardt 2003]. In addition, Trichoptera, which also constitute a significant component of the bat's diet, prefer waters of good biological quality to mild pollution [Wiederholm 1984].

Similar insect density over either eutrophic or oligotrophic rivers was found by Racey *et al*. [1998]: the differences referred to frequencies of insect taxa and their biomass, not to the activity of *M. daubentonii* between rivers. Racey *et al*. [1998] found the largest differences in Trichoptera density: it was twice as high over oligotrophic as over eutrophic water in the rivers. Similar results were obtained during the 4-year studies on trichopteran fauna over Białe, Suchar Wielki, and Wigry lakes: the densities of insects were almost twice as high over Białe lake compared to the two others, while the densities of Trichoptera communities on the eutrophic and oligotrophic lakes were similar, but different from the dystrophic one [Szczęsny & Majecki 2002]. Hence, the higher densities of Trichoptera over the oligotrophic lake compensate for the lower density of insects from other groups, which makes both of the two trophy type lakes similarly attractive as a foraging area. Taake [1992] noted that *M. daubentonii* prefers similar sizes of Chironomidae and other insects, which could explain the ecological flexibility of *M. daubentonii*. Therefore, the small differences in the hunting activity of Daubenton's bat between the eutrophic and oligotrophic lakes confirms the opportunistic foraging strategy of this species. The effects of water pollution and eutrophication on bats remains unclear: different effects are reported for different species and in different areas [Salvarina 2016].

Also, the particularly high activity of *M. daubentonii* over the dystrophic lake (almost two times higher than over the other types) cannot be explained by the trophy type of the water body. Due to the low concentrations of nitrate and phosphorus and similarity of phytoplankton, dystrophic water bodies are considered a class of oligotrophic lakes [Mikulski 1982]. The numbers of Trichoptera over the dystrophic lake falls between those recorded over the eutrophic and oligotrophic lakes [Szczęsny & Majecki 2002], and does not explain the remarkably high activity of bats. Small ponds, like Suchar, are thought to be drinking sites or optional feeding areas when located close to larger, richer lakes [Ciechanowski 2002]. The selected lakes differ in area and bankside vegetation: the area of Suchar Wielki is, in contrast to Wigry and Białe, almost completely protected from wind. Small ponds and parts of rivers that are sheltered from the wind by trees are more attractive as bat-feeding grounds due to the elevated densities of insects [Warren *et al.* 2000; Zahn & Maier 1997]. In turn, the density of insects is correlated not only with the water quality and habitat structure, but also with the relative humidity over the water surface [Payne 2011]. Thus, the high activity of *M. daubentonii* over Suchar may be an effect of isolation of this feeding area from the wind rather than the effect of the trophic status of the lake.

Higher hunting activity during pregnancy and lactation than in the post-lactation period can be attributed to higher energy demands in the reproductive period [Encarnação & Dietz 2006]. Insect phenology is also not insignificant: aquatic insects constituted a considerable proportion of aerial flying arthropods—the variation in insect emergence is mostly explained by water temperature [Salvarina *et al.* 2017]. In turn, the lower bat activity in the post-lactation period is typical for most temperate bat species [Ciechanowski *et al.* 2010]. This pattern is most probably the result of the bats' gradual migration from the feeding areas to swarming/wintering sites.

If this is the case, can the observed increase in the numbers of Daubenton's bat at wintering shelters be the result of changes in water quality in Europe? This species is rather sedentary and rarely migrates further than a few dozens of kilometres [Bogdanowicz 1994]. The slow increase in the numbers of *M. daubentonii* correlates with the increase in the number of other sedentary species of bats: large mouse-eared bat (*Myotis myotis*) and lesser horseshoe bat (*Rhinolophus hipposideros*). Over the past 30 years in Central Europe the use of fertilizers and plant protection measures has dropped considerably, and, consequently, the water quality has improved. In turn, on farms that did not use synthetic fertilizers, pesticides and growth regulators, insect abundance was significantly higher on pastures and in aquatic habitats than in the same habitats on conventional farms [Wickramasinghe *et al.* 2004]. Hence, an increase in the numbers of Daubenton's bat is more likely to be correlated with the improved quality of the environment than the suggested eutrophisation.

Acknowledgements

The authors are very grateful to: Wojciech Gałosz, Gabriela Gołębiowska, Maja Grabacka, Piotr Kołaczek, Kamil Kulpiński, Katarzyna Kuter, Mariola Stefanik, Michał Stuglik, Marta Wantuch, Radosław Wiertel, Małgorzata Wolnik, Joanna Zalewska (-Gałosz) (all members of KPSt UJ), Wojciech Gołek, Anna Vogt, Agnieszka Charaziak, Przemysław Szwed, Magdalena Otocka (-Szwed) and Krzysztof Skrok for help during fieldwork. The special thanks to Direction of Wigierski National Park: Maciej Kamiński, Lech Krzysztofiak and Lubosza Wesołowska for help with fieldwork and for technical help.

Declarations

Funding. Factual information used in this work was primarily collected as part of the monitoring of bat fauna project, conducted on the basis of cooperation between the Chiropterological Information Center of Institute of Systematics and Evolution of Animals PAN in Cracow, and the Direction of the Wigry National Park.

Conflict of interests. The authors have no conflicts of interest to declare that are relevant to the content of this article.

Handling of materials. All manipulations with living animals were carried out using non-lethal techniques and in compliance with the current legislation of Poland.

References

Akasaka, T., D. Nakano, F. Nakamura. 2009. Influence of prey variables, food supply, and river restoration on the foraging activity of Daubenton's bat (Myotis daubentonii) in the Shibetsu River, a large lowland river in Japan. *Biological Conservation*, **142**: 1302–1310. CrossRef

Armitage, P. D., P. S. Cranston, L. C. V. Pinder. 1995. *The Chironomidae: Biology and Ecology of Non-Biting Midges*. Chapman & Hall, London, 1–572. CrossRef

Arnold, A., M. Braun, N. Becker, V. Storch. 2001. Contribution to the trophic ecology of bats in the Upper Rhine Valley, Southwest Germany. *In:* Wołoszyn, B. W. (ed.). *Distribution, Ecology, Paleontology and Systematics of Bats. Proceedings of the VIII EBRS, vol. 2*. Krakow, 17–27.

Barlow, K. E., P. A. Briggs, K. A. Haysom, A. M. Hutson, N. L. Lechiara, [et al.]. 2015. Citizen science reveals trends in bat populations: The National bat monitoring programme in Great Britain. *Biological Conservation*, **182**: 14–26. CrossRef

Bartonicka, T., J. Zukal. 2003 Flight activity and habitat use of four bat species in a small town revealed by detectors. *Folia Zoologica*, **52** (2): 155–166.

Beck, A. 1995. Fecal analyses of European bat species. *Myotis*, **32-33**: 155–161.

Bogdanowicz, W. 1994. Myotis daubentonii (Kuhl, 1817). *Mammalian Species*, **475**: 1–9. CrossRef

Boonman, M. 2000. Roost selection by noctules (Nyctalus noctula) and Daubenton's bats (Myotis daubentonii). *Journal of Zoology (London)*, **251**: 385–389. CrossRef

Boonman, A. M., M. Boonman, F. Bretschneider, W A. Van De Grind. 1998. Prey detection in trawling insectivorous bats: ducweed affects hunting behaviour in Daubenton's bat, Myotis daubentonii. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **44**: 99–107. CrossRef

Ciechanowski, M. 2002. Community structure and activity of bats (Chiroptera) over different water bodies. *Mammalian Biology*, **67**: 276–285. CrossRef

Ciechanowski, M., T. Zając, A. Zielińska, R. Dunajski. 2010. Seasonal activity patterns of seven vespertilionid bat species in Polish lowlands. *Acta Theriologica*, **55** (4): 301–314. https://doi.org/10.1007/BF03193234

Czeczuga, B., M. Orłowska, M. Kozłowska. 2001. Hyphomycetes of lakes of varied trophic state in the Wigry National Park (North-Eastern Poland). *Polish Journal of Ecology*, **49** (3): 201–213.

Daan S. 1980. Long term changes in bat populations in the Netherlands: a summary. *Lutra*, **22**: 95–118.

de Bisthoven, J. L., A. Gerhardt, 2003. Chironomidae (Diptera, Nematocera) fauna in three small streams of Skania, Sweden. *Environmental Monitoring and Assessment*, **83** (1): 89–102. CrossRef

Encarnação, J., M. Dietz. 2006. Estimation of food intake and ingested energy in Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*) during pregnancy and spermatogenesis. *European Journal of Wildlife Research*, **51**: 221–227. CrossRef

Encarnação, J. A., N. I. Becker. 2023. Daubenton's Bat Myotis daubentonii (Kuhl, 1817). *In:* Russo, D. (eds). *Chiroptera. Handbook of the Mammals of Europe.* Springer, Cham, 225–255. CrossRef

Flavin, D. A., S. S. Biggane, C. B. Shiel, P. Smiddy, J. S. Fairley. 2001. Analysis of diet of Daubenton's bat Myotis

daubentonii in Ireland. *Acta Theriologica*, **46** (1): 43–52. CrossRef

Frenckell, B. V., R. M. R. Barclay. 1987. Bat activity over calm and turbulent water. *Canadian Journal of Zoology,* **65**: 219–222. CrossRef

Gottfried, T., I. Gottfried. 2014. [Use of the road bridges by bats on lowland part of the Kwisa river]. *Nietoperze*, **13** (1-2): 41–44. [In Polish]

Hutson, A. M., S. P. Mickleburgh, P. A. Racey. 2001. *Microchiropteran Bats: Global Status Survey and Conservation Action Plan.* IUCN/SSC Chiroptera Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, 1–260. ISBN 2-8317-0595-9. URL (pdf)

Ignaczak, M., J. Manias. 2004. Bats inhabitating bridges in central Poland. *Nietoperze*, **5** (1-2): 75–83. [In Polish]

Jones, G, J. M. V. Rayner. 1988. Flight performance, foraging tactics and echolocation in free-living Daubenton's bats Myotis daubentoni (Chiroptera: Vespertilionidae). *Journal of Zoology (London),* **215**: 113–132. CrossRef

Kalko, E. K. V., H.-U. Schnitzler. 1989. The echolocation and hunting behavior of Daubenton's bat, Myotis daubentoni. *Behavioral Ecology Sociobiology* **24**: 225–238. CrossRef

Kokurewicz, T. 1995. Increased population of Daubenton's bat Myotis daubentonii (Kuhl, 1819) (Chiroptera: Vespertilionidae) in Poland. *Myotis*, **32-33**: 155–161.

Kondracki, J. 2001: *Regional Geography of Poland*. PWN, Warszawa, 1–441. [In Polish]

Kozakiewicz, K., T. Postawa, M. Strzałka. 1995. Bat studies in Wigierski National Park. *Biuletyn Centrum Informacji Chiropterologicznej*, 1/2 (18/19): 37–38. [In Polish]

Lampert, W., U. Sommer. 2007. *Limnoecology: The Ecology of Lakes and Streams*. Oxford University Press, 1–336.

Mikulski, J. S. 1982. *Biology of Inland waters.* PWN Warszawa, 1–491. [In Polish]

Ma, J., J. Zhang, B. Liang, L. Zhang, S. Zhang, W. Metzner. 2006. Dietary characteristics of Myotis ricketti in Beijing, North China. *Journal of Mammalogy*, **87**: 339–344. CrossRef

Nissen, H., F. Krüger, A. Fichtner, R.S. Sommer. 2013. Local variability in the diet of Daubenton's bat (Myotis daubentonii) in a lake landscape of northern Germany. *Folia Zoologica*, **62** (1): 36–41. CrossRef

Payne, C. 2011. Bat foraging in riparian zones: responses to stream quality, insect abundance and season. *Proceedings of The National Conference On Undergraduate Research (NCUR) 2011*. Ithaca College, New York, March 31 to April 2, 2011, 897–905.

Racey, P. A., S. M. Swift, J. Rydell, L. Brodie. 1998. Bats and insects over two Scottish rivers with contrasting nitrate status. *Animal Conservation*, **1**: 195–202. CrossRef

Rydell, J., A. Entwistle, P. A. Racey. 1996. Timing of foraging flights of three species of bats in relation to insect activity and predation risk. *Oikos*, **76**: 243–252. CrossRef

Rydell, J., L. A. Miller, M. E. Jensen. 1999. Echolocation constraints of Daubenton's bat foraging over water. *Functional Ecology.* **13**, 247–255. CrossRef

Saether, O. A. 1979. Chironomid communities as water quality indicators. *Holarctic Ecology*, **2**: 65–74. CrossRef

Salvarina, I. 2016. Bats and aquatic habitats: a review of habitat use and anthropogenic impacts. *Mammal Review*, **46** (2): 131–143. CrossRef

Salvarina, I., D. Gravier, K-O Rothhaupt. 2017. Seasonal insect emergence from three different temperate lakes. *Limnologica*, **62**: 47–56. CrossRef

Siemers, B. M., P. Stilz, H. Schnitzler. 2001. The acoustic advantage of hunting at low heights above water: behavioural experiments on the European 'trawling' bats Myotis capaccinii, M. dasycneme and M. daubentonii. *The Journal of Experimental Biology*, **204**: 3843–3854. CrossRef

Sullivan, C. M., C. B. Shiel, C. M. McAney, J. S. Fairley. 1993. Analysis of the diets of Leisler's Nyctalus leisleri, Daubenton's Myotis daubentoni and pipistrelle Pipistrellus pipistrellus bats in Ireland. *Journal of Zoology (London)*, **231**: 656–663. CrossRef

Swift, S. M., P. A. Racey. 1983. Resource portioning in two species of verspertilionid bats (Chiroptera) occupying the same roost. *Journal of Zoology (London)*, **200**: 249–259. CrossRef

Stubbe, M., J. Ariunbold, V. Buuveibaatar, S. Dorjderem, T. Monkhzul, [et al.]. 2008. *Myotis daubentonii*. *In: IUCN 2013. IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2013.2

Szczęsny, B., J. Majecki. 2002. Variations in the composition of Trichoptera communities associated with lakes of different trophy in the Wigry National Park (NE-Poland). *Proceedings of the 10 International Symposium on Trichoptera. Nova Supplementa Entomologica, Keltern, Germany*, **15**: 581–593.

Taake, K. H. 1992. Strategien der Ressourcennutzung an Waldgewässern jagender Fledermäuse (Chiroptera: Vespertilionidae). *Myotis*, **30**: 7–74.

Todd, V. L. G., D. A. Waters . 2007. Strategy-switching in the gaffing bat. *Journal of Zoology*, **273**: 106–113. CrossRef

Van de Sijpe, M., B. Vandendriessche, P. Voet, J. Vandenberghe, J. Duyck, [et al.]. 2004. Summer distribution of the Pond bat Myotis dasycneme (Chiroptera, Vespertilionidae) in the west of Flanders (Belgium) with regard to water quality. *Mammalia* **68** (4): 377–386. CrossRef

Vaughan, N., G. Jones, S. Harris. 1996. Effects of sewage on the activity of bats (Chiroptera: Vespertilionidae) foraging along rivers. *Biological Conservation*, **78**: 337–343. CrossRef

Vaughan, N. 1997. The diets of British bats (Chiroptera). *Mammal Review*, **27**: 77–94. CrossRef

Verhees, J. J. F., J.C. Buys, P. H. van Hoof, H. W. G. Heijligers, W. F. de Boer. 2022. Long-term trends of bats hibernating in small artificial hibernacula in northern Limburg and population dynamics explained by climatic conditions. *Lutra*, **65** (1): 119–133.

Vesterinen, E.J., T. Lilley, V. N. Laine, N. Wahlberg. 2013. Next generation sequencing of fecal DNA reveals the dietary diversity of the widespread insectivorous predator Daubenton's bat (Myotis daubentonii) in Southwestern Finland. *PLoS ONE,* **8** (11): e82168. CrossRef

Warren, R. D., D. A. Waters , J. D. Altringham, D. J. Bullock. 2000. The distribution of Daubenton's bats (Myotis daubentonii) and pipistrelle bats (Pipistrellus pipistrellus) (Vespertilionidae) in relation to small-scale variation in riverine habitat. *Biological Conservation,* **92**: 85–91. CrossRef

Wickramasinghe, L. P., S. Harris, G. Jones, N. V. Jennings. 2004. Abundance and species richness of nocturnal insects on organic and conventional farms: effects of agricultural intensification on bat foraging. *Conservation Biology*, **18**: 1283–1292. CrossRef

Wiederholm, T. 1984. Response of aquatic insects to environmental pollution. *In:* Resh, V. H. & D. M. Rosenberg (eds). *The Ecology of Aquatic Insects*. Praeger, N. Y., 508–557.

Zahn, A., S. Maier. 1997. Jagdativitat von Fledermausen an Bachen und Teichen. *Zeitschrift für Säugetierkunde,* **62**: 1–11.

Zahn, A., I. Hager. 2005. A cave-dwelling colony of Myotis daubentonii in Bavaria, Germany. *Mamalian Biology*, **70** (4): 250–254. CrossRef

Theriologia Ukrainica, **28**: 171–181 (2024)
p-ISSN 2616-7379 • e-ISSN 2617-1120
DOI: 10.53452/TU2815

POPULATION DYNAMICS OF THE MOUFLON (*OVIS ARIES MUSIMON*) IN SOUTH-WEST POLAND IN 1981–2020

Grzegorz Kopij

Key words

wildlife ecology, population dynamics, introductions

doi

http://doi.org/10.53452/TU2815

Article info

submitted 29.08.2024
revised 15.12.2024
accepted 30.12.2024

Language

English, Ukrainian summary

Affiliations

Wrocław University of Environmental and Life Sciences (Wrocław, Poland)

Correspondence

Grzegorz Kopij; Department of Vertebrate Ecology, Wrocław University of Environmental and Life Sciences; ul. Kożuchowska 5b, 51-631 Wrocław, Poland; Email: grzegorz.kopij@upwr.edu.pl; orcid: 0000-0001-7614-1983

Abstract

Using hunting bags data, spatial and temporal changes in population densities of the mouflon in 1981–2020 in south-west Poland (29 358 km2, including 8411 km2 forests) have been analysed. In south-west Poland, the mouflon was introduced in 1902. The population increased from 5 to 134 individuals in 1925, reaching 1100 individuals in 1939. From the 1950s to 1972, the mouflon population in south-west Poland fluctuated around 200 individuals. Later, it began to decrease, reaching its minimum (36 individuals) around 1981. During the subsequent years of 1981–1990, the population increased to 219 individuals, and had reached 576 individuals by 2001. This exponential growth continued until 2011, when it reached its second (the first one with 1100 individuals was in 1939) maximum, fluctuating around 1400–1500 individuals until 2016. The maximum number of 1478 individuals was reached in 2016. In the following years it began to decline again, reaching the level of 1215 individuals in 2019. The crude population density ranged from 0.01 to 7.02 individuals per 1000 ha, whereas the ecological density ranged from 0.01 to 17.72 individuals per 1000 ha of forests in particular ecoregion in south-west Poland (based on the average from 2001–2020). The pattern of population growth in the whole of Poland was similar to that in Lower Silesia. Up to 1987 mouflons were restricted in Poland to Sudety Mts. and Świętokrzyskie Mts. In the subsequent years, more and more mouflons were successfully introduced in other parts of the country. However, at the beginning of the 21st century, 2/3 of mouflons still occurred in the Sudety Mts. The remaining mouflons live in isolated and small populations in the following provinces: Kujawsko-Pomorskie, Opolskie, Podkarpackie, Kieleckie, Pomorskie, Warmińsko-Mazurskie, and Wielkopolskie. The population in south-west Poland comprise therefore about half of that in the whole of Poland, but merely 8.6 % of the population in the Czech Republic, and 1.5% of the global population. A total of 3584 mouflons were shot in south-west Poland in 1981–2019. In 1981–1989, only 17 individuals were harvested, whereas 235 in 1990–1999, 1002 in 2000–2009, and 2277 in 2010–2019. Most harvested animals originated from Wałbrzych (n = 3525), much less from Legnica (n = 74) and Opole (n=40) hunting regions.

Cite as

Kopij, G. 2024. Population dynamics of the mouflon (*Ovis aries musimon*) in south-west Poland in 1981–2020. *Theriologia Ukrainica*, **28**: 171–181. [In English, with Ukrainian summary]

© 2024 The Author(s); Published by the National Museum of Natural History, NAS of Ukraine on behalf of *Theriologia Ukrainica*. This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY-SA 4.0), which permits unrestricted reuse, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

Динаміка чисельності муфлона (*Ovis aries musimon*) на південному заході Польщі протягом 1981–2020 років

Гжегож Копій

Резюме. Використовуючи дані мисливських трофеїв, проаналізовано просторово-часові зміни щільності популяції муфлона протягом 1981–2020 рр. на території південно-західної Польщі (29 358 км^2, з них 8411 км^2 лісів). На південному заході Польщі муфлон був інтродукований у 1902 р. У 1925 р. популяція зросла з 5 до 134 особин, а в 1939 році досягла 1100 особин. З 1950-х до 1972 р. популяція муфлона на південному заході Польщі коливалася на рівні 200 особин. З того часу вона почала зменшуватися, досягнувши свого мінімуму (36 особин) приблизно в 1981 році. Протягом наступних 1981–1990 років популяція зросла до 219 особин, а до 2001 року — до 576 особин. Це експоненціальне зростання тривало до 2011 р., коли вона досягла свого другого максимуму (перший раз 1100 особин був у 1939 р.), коливаючись на рівні 1400–1500 особин до 2016 р. Максимальної чисельності 1478 особин досягнуто у 2016 р. У наступні роки вона знову почала знижуватися, досягнувши рівня 1215 особин у 2019 р. Загальна щільність популяції коливалася від 0,01 до 7,02 особин на 1000 га, тоді як екологічна щільність коливалася від 0,01 до 17,72 особин на 1000 га лісів у конкретному екорегіоні на південному заході Польщі (на основі середнього показника за 2001–2020 роки). Характер зростання популяції у всій Польщі був подібним до того, що спостерігався у Нижній Сілезії. До 1987 р. муфлони в Польщі були зосереджені в Судетах і Свентокшиських горах. У наступні роки все більше і більше муфлонів успішно інтродукували в інших частинах країни. Однак на початку XXI ст. в Судетських горах все ще мешкало 2/3 муфлонів. Решта муфлонів живуть ізольованими і невеликими популяціями в наступних воєводствах: Куявсько-Поморському, Опольському, Підкарпатському, Келецькому, Поморському, Вармінсько-Мазурському та Великопольському. Таким чином, популяція муфлонів у південно-східній Польщі становить близько половини населення всієї Польщі, але лише 8,6% популяції Чеської Республіки і 1,5% світової популяції. Загалом 3584 муфлонів було відстріляно на південному заході Польщі протягом 1981–2019 років. У 1981–1989 роках було впольовано лише 17 особин, у 1990–1999 роках — 235, у 2000–2009 роках — 1002, а в 2010–2019 роках — 2277. Більшість добутих тварин походить з Валбжихського (n = 3525); значно менше з Легницького (n = 74) та Опольського (n = 40) мисливських регіонів. Польська популяція оцінюється приблизно в 3000 особин.

Ключові слова: екологія дикої природи, динаміка популяцій, інтродуковані види.

Introduction

The mouflon *Ovis aries musimon* is one of the three representatives of the family Bovidae in Poland. Its natural range is restricted to the Lesser Caucasus (eastern Turkey, Armenia, and Azerbaijan) and the Zagros Mts. in Iran. However, since the Neolithic, it has been domesticated and/or introduced to many places in Europe. The introduced mouflons were regarded as a subspecies of the wild mouflon (*Ovis gmelini*), but today they are considered as feral descendants of the domestic sheep *Ovis aries* [Gentry *et al.* 2004].

In 1902, the mouflon was introduced in the Sudety Mts. (Lower Silesia, Poland), from a stock that originated from Sardinia and Corsica [Pax 1925]. A rationale for this introduction was hunting. After several repeated introductions, the mouflon has established viable populations in some regions of Poland, so that at the beginning of the 21st century, there were c. 3000 individuals. Most of them (68%) occur in Lower Silesia, south-west Poland [Nasiadka *et al.* 2015, 2021].

Although the mouflon is an attractive and highly valued game animal, its population should be regularly monitored to prevent the species from degeneration [Bobek *et al.* 2014]. If it reaches a too high level of population density, it may cause some damage to the natural environment [Szczęśniak 2011], which can be especially acute in natural areas, such as national parks, landscape parks or nature reserves.

This paper presents data on the development of the mouflon population in south-west Poland from its first introduction in 1902 until 2020, with a year-to-year analysis of spatial and temporal

changes between1981 and 2020. A more detailed analysis is applied here compared to other studies, as numbers are given for each year and for each hunting district.

Study area

The study area comprised two provinces (actual voivodships) in south-west Poland, i.e. Opole Province (Województwo Opolskie) and Lower Silesia Province (Województwo Dolnośląskie). These include the following hunting regions (former voivodships as of 1975–1999): Opole, Wrocław, Legnica, Wałbrzych, and Jelenia Góra. Nowadays, the Opole hunting region is entirely located within the Opole Province, while the four other hunting regions are located within the Lower Silesia Province. Opole, Wrocław, and Legnica hunting regions are basically lowlands, while there are mountains in the southern parts of the Wałbrzych and Jelenia Góra hunting regions.

The total surface area of such defined study area is 29 358 km^2, which constitutes 9.4% of Poland's surface area. The land is located almost entirely within the Odra drainage system. Forests occupy 8411 km^2, i.e. 28.6% of the study area. There are 42 districts, 240 counties (gminas), 127 towns and 3406 villages. The number of people living in this area was 3.87 million in 2020.

Each hunting region is covered with a net of hunting districts (Fig. 1). Although all hunting districts include both forested and arable grounds, the proportion between them varies (Fig. 2). There are also meadows and pastures, human settlements (towns and villages), rivers and water bodies, waste and industry areas in each hunting district.

The average annual air temperature in the lowlands in south-west Poland is 10.6˚C, for the Sudeten Mts is 9.0˚C (the average for Poland is 9.9˚C). This average has increased form 7.6˚C in 1981–1990 to 9.3˚C in 2020 (0.29˚C per 10 years) [IMiGW PIB 2021]. The long-term (1901–2000) average precipitation for Wrocław is 583 mm per annum (in the Sudeten Mts. the average is doubled). The amount of rainfall may greatly vary from year to year (318–892 mm) [Dubicka *et al.* 2002]. In the first half of the 20th century, the rainfall was above the long-term average in most decades (except for 1901–1910); while in the second half of 20th century, the rainfall was below the long-term average (583 mm) in most decades (except for the years 1971–1980) [Dubicka *et al.* 2002]. In south-west Poland, snow cover lasts for 30–40 days per year in the lowlands, 40–50 days in the uplands, and 70–80 days in the mountains. In 1981–2020, the most snowy winters were in 2005–2006 and 2009–2010, whereas the least snowy winters were in two successive winters between 1988–1990 and 2006–2008 [Czarnecka 2012; Kopij & Panek 2016: Kopij 2022].

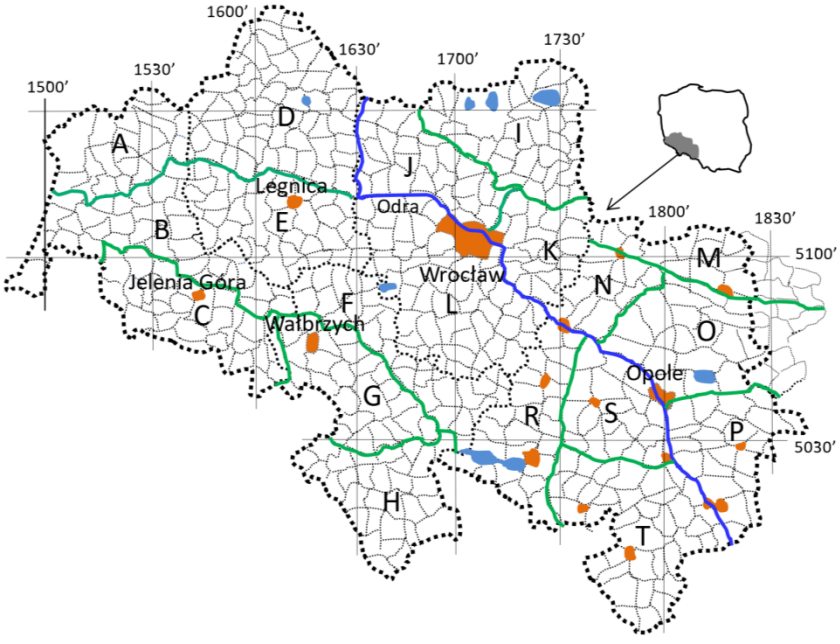


Fig. 1. The study area in south-west Poland divided into hunting districts, 5 hunting regions and 19 ecoregions.

Рис. 1. Територія дослідження, південний захід Польщі, поділена на мисливські округи: 5 мисливських районів і 19 екорегіонів.

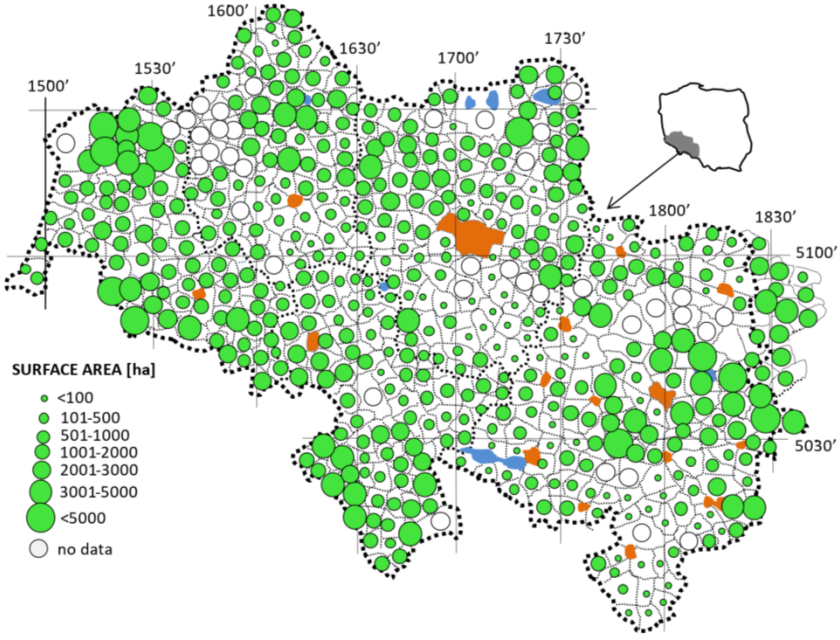


Fig. 2. Forest cover in particular hunting district in south-west Poland in 2020.

Рис. 2. Лісовідновлення в окремих мисливських районах на південному заході Польщі у 2020 році.

Material and Methods

This study is based on records from the years 1981–2020 kept by the Polish Hunting Association Research Station in Czempiń near Poznań. Records refer to the number of mouflons harvested (hunting bags) and the number of these estimated (quotas) for each hunting district (hunting ground, management area) located in south-west Poland, i.e. in five hunting regions (HR): Opole, Wrocław, Wałbrzych, Legnica, and Jelenia Góra.

In the entire period of 1980–2020, estimations were based on the same rules as applied to other game mammals in south-west Poland [Kopij 2022, 2023; Kopij & Panek 2016]. At the beginning of spring of each year, members of a hunting club of a given hunting district and staff of forest districts located within this hunting district attempted to estimate the numbers of mouflons in their respective hunting district. This estimation was based on direct field observations conducted throughout the year in a given hunting district, as well as on the subjective opinions of experts.

During drive counts, forest compartments were selected for a survey. Such compartments cover about 10% of the surface area of a given hunting region. Each selected compartment was surrounded by observers, who were spaced from one another at a distance of 50–100 m, so that visual contact was maintained. The observers on three sides were stationary, while those on the remaining side moved inside the compartment, 'combing' the whole area of this compartment. All observers recorded all mouflons passing through the line of observers on their right side only, and the observers recorded all mouflons entering or leaving the surveyed compartment [Zalewski *et al.* 2018]. Observations were analysed, summarised and assumed as estimations.

According to the Polish Hunting Code, male mouflons can be hunted from 1 October to the end of February, females and young mouflons from 1 October to 15 January (Dz. U. 2020.1683).

For each hunting district, the following parameters were calculated: the total surface area (including towns, villages, and roads), the percentage of arable land cover, and the percentage of forest cover. These calculations were made by the Polish Hunting Associations and were continually updated if any changes in the land use structure took place.

Harvested numbers are expressed as the total number of mouflons shot in a given hunting district in given hunting seasons. Each hunting season begins on 1 April and ends on 31 March of the next year.

Results and Discussion

In south-west Poland, the mouflon occurs in Lower Silesia and Opole Silesia provinces. In Lower Silesia, it occurs in the Sudety Mts. and at five isolated sites in the lowlands: 1) 31/36 hunting districts in Legnica Hunting Region (HR); 2) 8 hunting district in Legnica HR; 3) 69 hunting district south-east of Legnica; 4) 32/51 hunting districts near Bolesławiec in Jelenia Góra HR; 5) 4/5 hunting districts in Dolnośląskie Forests in Jelenia Góra HR (Figs. 3–4). To date, no mouflons were introduced to Wrocław HR in Lower Silesia.

No mouflons occurred in Opole Silesia (Opole Hunting Region) before 2010 [Kopij, 1996, 2017; Kopij *et al.* 2015]. In 2003, mouflons were introduced to the Opawskie Mts. in the southern part of this region (Prudnik Forests Inspectorate). In 2011–2020, some individuals came to the Opawskie Mts. from the Czech Republic and with the introduced animals they have established a small population near Trzebinia (109 hunting district in Opole HR).

In the same decade, seven animals have been introduced to Chełm Hill around St Anna Mt. in the eastern part of Opole HR (90/91 hunting districts). In 2017, several mouflons were kept in an enclosure in Głubczycki Forest near Głubczyce. These animals are intended to be released to this forest and to the eastern part of the Opawskie Mts. (Mokre and Opawice forest districts).

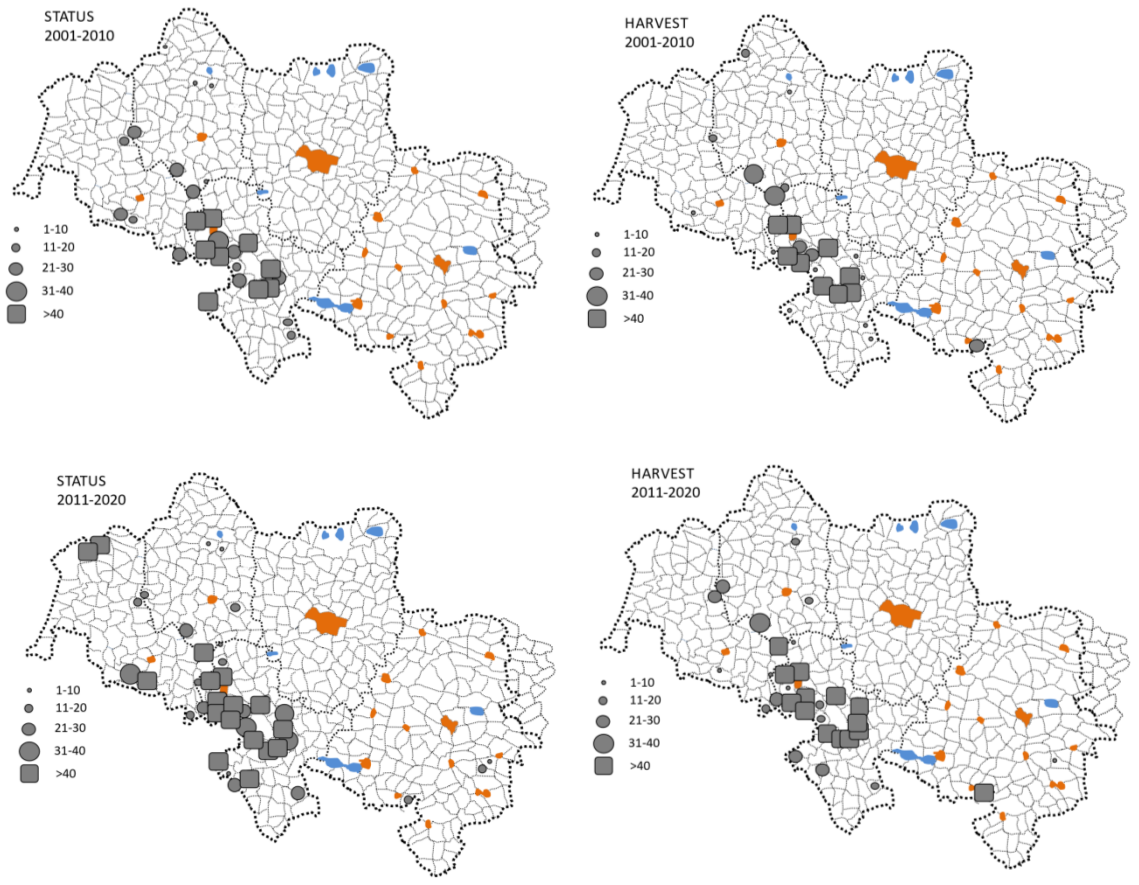


Fig. 3. Estimated mean number (maps in left column) and the number of harvested (maps in right column) mouflons in particular hunting districts in south-west Poland in 2001–2010 and 2011–2020.

Рис. 3. Розрахункова середня чисельність (карти в лівій колонці) та кількість добутих муфлонів (карти в правій колонці) в окремих мисливських районах на південному заході Польщі протягом 2001–2010 та 2011–2020 років.

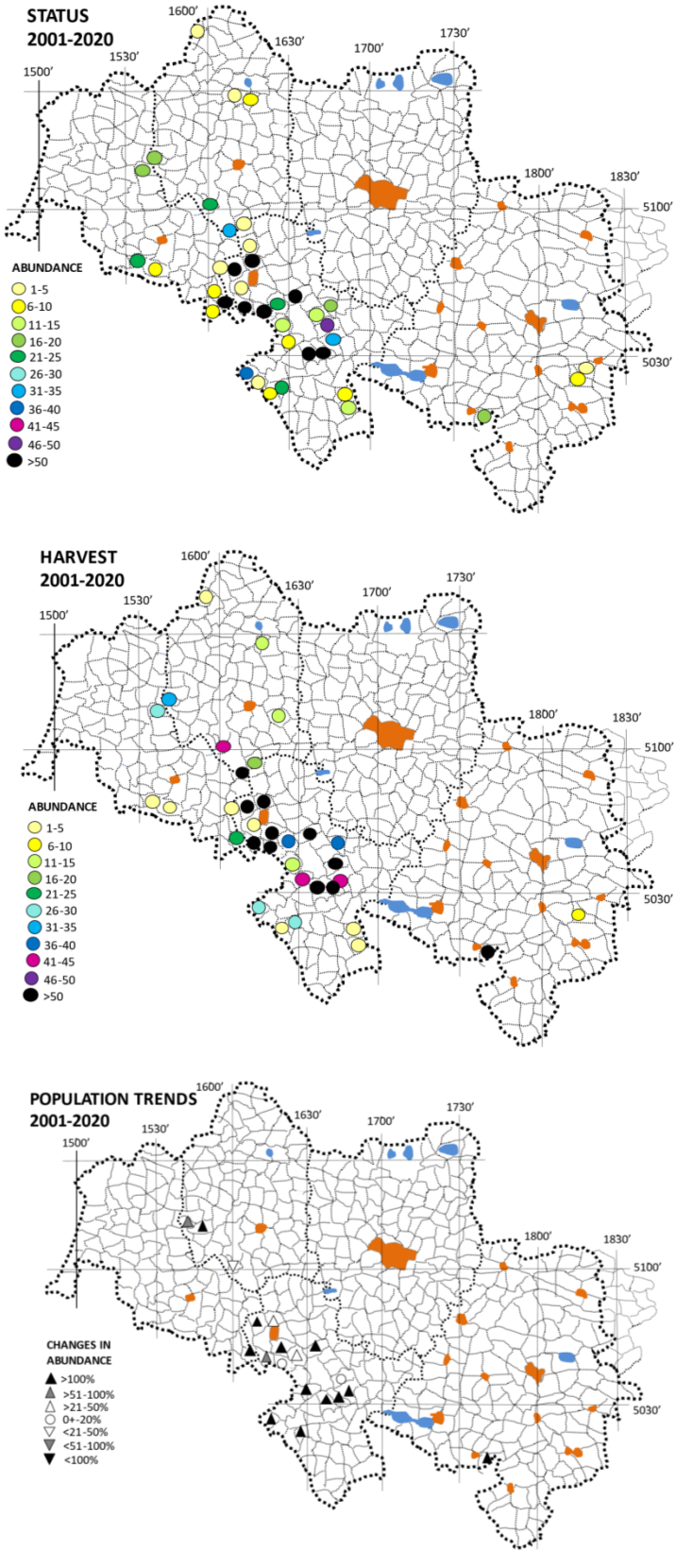


Fig. 4. Total abundance and population trends of mouflons in particular hunting districts in south-west Poland in 2001–2020.

Рис. 4. Загальна чисельність та динаміка чисельності муфлонів в окремих мисливських районах на південному заході Польщі протягом 2001–2020 рр.

Table 1. Population densities (individuals per 1000 ha) of the mouflon (average from 2001–2020). Symbols in the first column (C, E, F, …) refer to those in Fig. 1. Ecological density refers to the number of harvested mouflons/1000 ha of forest, whereas the crude density refers to the number of harvested mouflons/1000 ha of the total surface area

Таблиця 1. Щільність популяцій (особин на 1000 га) муфлона (середнє за 2001–2020 рр.). Символи в першій колонці (C, E, F, ...) відповідають даним на рис. 1. Екологічна щільність означає кількість добутих муфлонів на 1000 га лісу, тоді як загальна щільність — кількість добутих муфлонів на 1000 га загальної площі

#	Region	Hunting districts	Surface area [ha]		%	Popul. density	
			general	forests	forests	ecol.	crude
	Jelenia Góra Hunting Region						
C	West Sudeten Mts.	54, 55, 66, 71, 78, 80	28 332	20 249	71.5	0.01	0.01
	Legnica Hunting Region						
E	Southern (hills) part	62, 67, 69, 71, 72, 78	29 400	3754	12.8	0.16	0.02
	Wałbrzych Hunting Region						
F	Sudeten Upland	6, 7, 21, 31, 38, 39	26 700	3730	14.0	0.11	0.01
G	Middle Sudeten Mts.	10, 18, 23, 25, 28, 30	26 715	10 576	39.6	17.72	7.02
H	East Sudeten Mts.	54, 67, 69, 70, 72, 82	16 191	9491	58.6	0.09	0.05
	Opole Hunting Region						
P	Eastern part of the Opole Province	82, 83, 91, 123, 126, 129	41 259	20 721	50.2	0.02	0.01
T	Głubczyce Plateau	105, 109, 132, 133, 138, 146	34 320	2258	6.6	6.04	0.26

The crude population density ranged from 0.01 to 7.02 individuals per 1000 ha, whereas the ecological density ranged from 0.01 to 17.72 individuals per 1000 ha of forests in particular ecoregion in south-west Poland (Table 1).

In south-west Poland, the mouflon was introduced in 1902: five individuals were released in the Sowie Mts. [Pax 1925]. By 1915, this stock had increased to 4 rams and 16 ewes [Pax, 1925]. In 1920, 6 individuals were also introduced to the Karkonosze Mts. There were at least six additional introductions in the Sudety Mts. until 1945 [Kopij 2017]. As a result, the population increased to 134 individuals in 1925 [Pax 1925], reaching its maximum in 1939, i.e. 1100 individuals according to Nowak [1968], but only 200–300 individuals according to Nasiadka *et al.* [2021]. The number of 1100 individuals given for the year 1951 [Szczepkowski, 1951a–b] is evidently an error. Graczyk and Bereszyński [1992] estimated the number at 350–380 individuals in 1948, while Nowak [1968] estimated the number at 180–200 individuals in 1955. It looks as if Szczepkowski [1951a–b] assumed that the number from 1939 remained at the same level until 1951. However, due to illegal hunting, the population decreased during the Second World War, with only 350–380 animals recorded in 1948 [Graczyk & Bereszyński 1992].

From the 1950s until 1972, the mouflon population in south-west Poland fluctuated around 200 individuals [Nowak 1968; Kopij 2017), and later it began to decrease, reaching its minimum (36 individuals) around the year 1981 (Fig. 5). The population decreased, therefore, to the level of the early 1920s. However, in 1981–1990, the population recovered to 219 individuals, and to 576 individuals by the year 2001. This exponential growth continued until 2011, when it reached its second (the first one with 1100 individuals was in 1939) maximum, fluctuating around 1400–1500 individuals until 2016. The maximum number of 1478 individuals was reached in 2016. In the following years, it began to decline again, reaching the level of 1215 individuals in 2019 (Figs 5–6).

This general growth pattern in south-west Poland was especially evident in the Wałbrzych HR. There were only 20 mouflons in 1981. The population gradually increased until it reached c. 1300 animals in 2016, then it began to decrease, reaching a level of 1052 individuals in 2019 (Fig. 5). In Jelenia Góra HR, the population increased from 16 individuals in 1981 to 99 individuals in 1999, and then it began to decrease to 12 individuals in 2001. It again increased to 105 individuals in 2013, and again decreased to 52 individuals in 2019. In Legnica HR, only 8 animals were introduced in 1990, the population increased to 99 in 2005 and to 167 in 2015, and then it decreased to 99 in 2019. In Opole HR, 12 mouflons were introduced in 2002, the herd increased to 39 in 2009 and then began

to decrease, reaching the initial number 12 in 2019 (Fig. 5). The rapid increase of the mouflon populations in 2001–2020 was evidenced in most hunting districts (see Fig. 4).

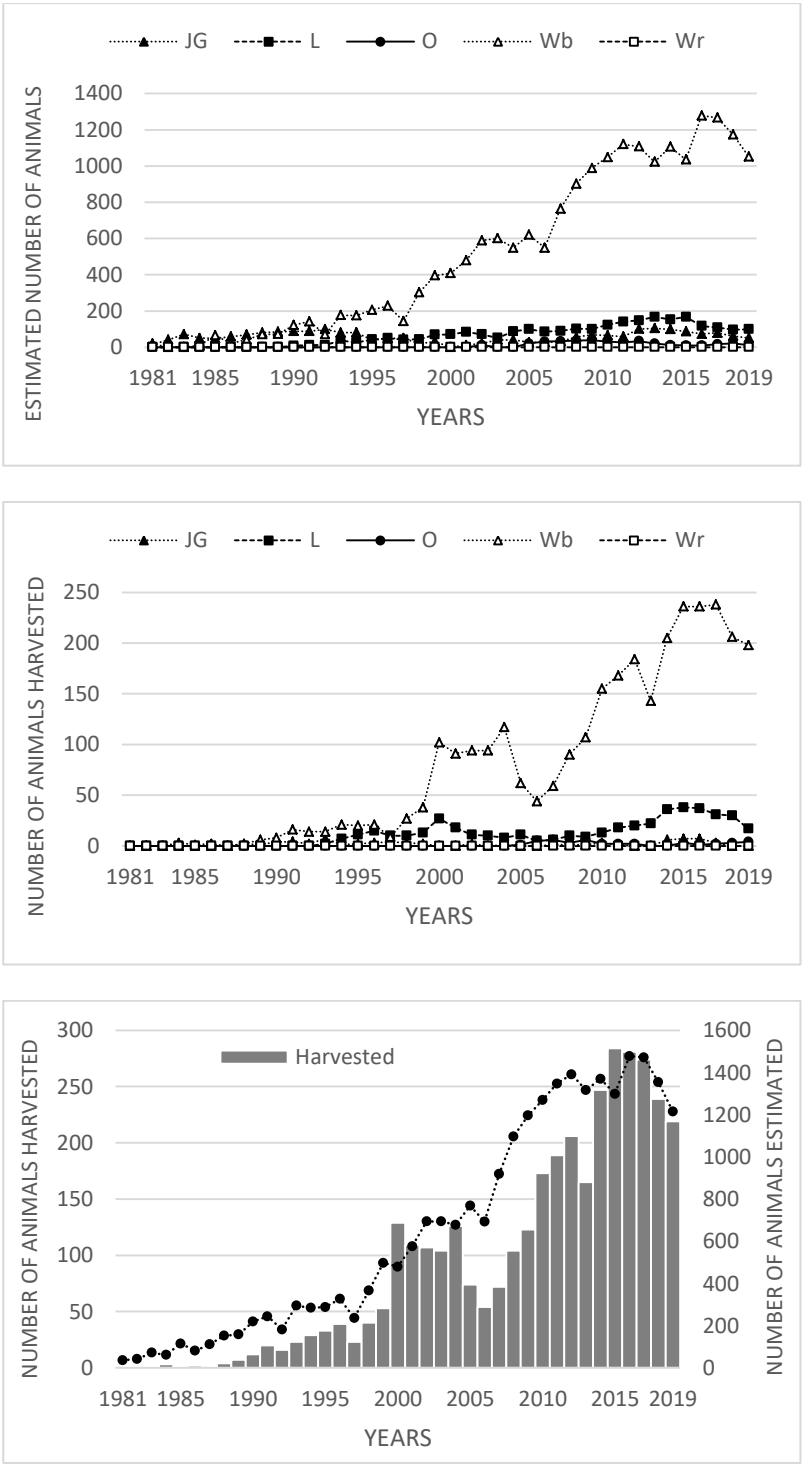


Fig. 5. Changes in the number of estimated and harvested mouflons in particular hunting regions (above) and in the whole of south-west Poland (below) in 1981–2020.

Рис. 5. Зміни кількості облікованих та добутих муфлонів в окремих мисливських регіонах (вгорі) та в цілому на південному заході Польщі (внизу) протягом 1981–2020 рр.

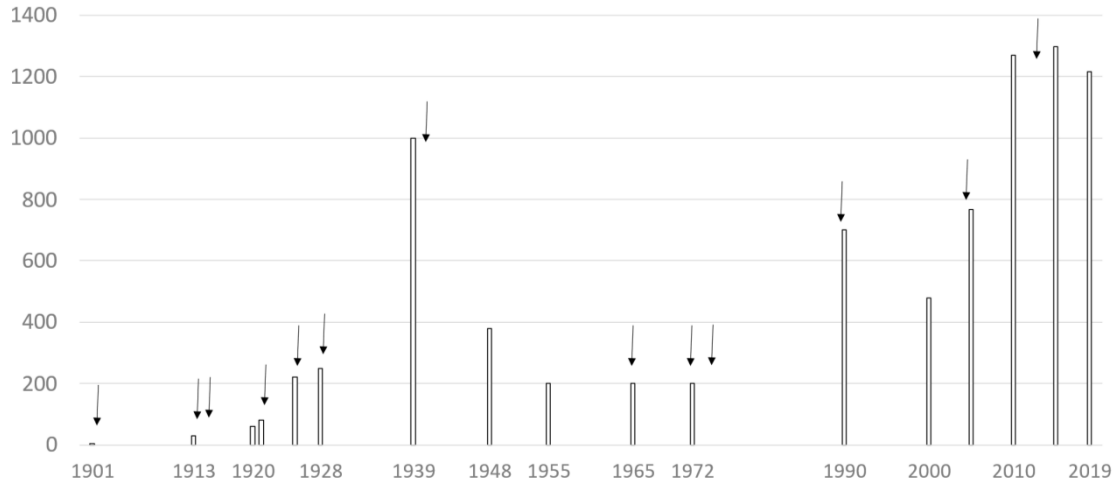


Fig. 6. Population dynamics of the mouflons (number of estimated individuals) in south-west Poland from its first introduction in 1902 to 2019. Arrows indicate introductions (after [Kopij 2017], with minor modifications).

Рис. 6. Динаміка чисельності муфлона (кількість облікованих особин) на південному заході Польщі з моменту його першої інтродукції в 1902–2019 рр. Стрілками вказано інтродукції (за [Kopij 2017], з невеликими змінами).

In total, 3584 mouflons were shot in south-west Poland in 1981–2019. In 1981–1989, only 17 individuals were harvested, whereas 235 in 1990–1999, 1002 in 2000–2009, and 2277 in 2010–2019. Most harvested animals originated from Wałbrzych (n = 3525), much less from the Legnica (n = 74) and Opole (n = 40) hunting regions (see: Fig. 5).

The global population size of clear mouflons is over 100 000, with 90% of the population in Europe, mainly in the Czech Republic (17 500), Germany (15 600) and Hungary (11 000) [Macdonald & Barrett 2001]. The Polish population is estimated at approximately 3 000 animals (Nasiadka *et al.* 2021]. The remaining mouflons live in isolated and small populations in the following provinces: Kujawsko-Pomorskie, Opolskie, Podkarpackie, Kieleckie, Pomorskie, Warmińsko-Mazurskie, and Wielkopolskie. The population in south-west Poland comprises therefore about half of that in the whole of Poland, but merely 8.6% of the population in the Czech Republic, and 1.5% of the global population.

In this study, the numbers of mouflons are based on hunting bags statistics and quotas. These numbers are slightly different from those given by Nowakowski *et al.* [2007]. They have counted 1447 (806 rams and 641 ewes) and 1324 mouflons in 2005 and 2007, respectively [Nowakowski *et al.* 2007]. In 2005, mouflons reached the highest population density in the following forests inspectorates: 10 ind./100 ha in Wałbrzych, 6 ind./100 ha in Jugów and Bardo, 4 ind./100 ha in Świdnica and Jawor, and 3 ind./100 ha in Lądek Zdrój. Much lower population density was recorded in Szklarska Poręba, Kamienna Góra and Duszniki Zdrój (1–2 ind./100 ha) and Złotoryja (<11 ind./100 ha) [Nowakowski *et al.* 2009].

Bobek *et al.* [2014] recorded similar numbers. They have estimated the Silesian population in 2014 at c. 2000 individuals, with 2/3 in the Sudety Mts. The main populations in the Sudety Mts. were recorded in the Sowie/Bardzkie Mts. (c.1000 ind.), Wałbrzyskie/Kamienne Mts. (c. 500 ind.), Kaczawskie Mts. (c. 350 ind.), Śnieżnik/Bialskie/Złote Mts. (c. 100 ind.), Stołowe Mts. (64 ind.), and Karkonosze Mts. (50–70 ind.).

The pattern of population growth in the whole of Poland was similar to that in Lower Silesia. Up to 1987 mouflons were restricted in Poland to the Sudety Mts. and Świętokrzyskie Mts. [Kupczyński 1975; Pucek & Raczyński 1983; Pucek 1984]. In the subsequent years, more and more mouflons were successfully introduced in other parts of the country.

However, at the beginning of the 21st century, 2/3 of muflons still occurred in the Sudety Mts. From 1954 to 1972, the population increased from c. 50 to c. 100 individuals. From 1972 to 1987, it increased to c. 500 ind., reaching c. 1500 ind. in 1993–2002 and further increasing to c. 2800 ind. by 2007, and 2901 ind. by 2014. In 1982–2014, populations increased in all mountains of the Sudety, except for the Karkonosze Mts., where the population decreased, and the Kaczawskie Mts. where it fluctuated [Nasiadka *et al.,* 2021].

There are several factors affecting the population size of mouflons in south-west Poland. Snowy winters and low winter temperature in mountains may cause high mortality especially among young animals. However, mouflons often migrate to lower parts of mountains in winter feeding on cultivated plants in arable lands. Lambs may be killed by foxes, racoon dogs, and stray dogs. Poaching may be a problem in some regions. Lack of protection and supplementary feeding in winter may contribute to low survival rates. Diseases and parasites can also play an important role. Mouflons may become a source of Lyme disease and salmonella infections in pets and farm animals [Gliński & Żmuda 2021]. They are also reservoirs of numerous parasites. The following endoparasites were recorded in mouflons living in Poland: *Cystocaulus nigrescens*, *Dicrocoelium dendriticum*, *Dictyocaulus filaria*, *Dictyocaulus viviparus*, *Muellerius capillaris*, *Neoascaris* sp., *Protostrongylus kochi*, *Strongyloides* sp., *Trichocephalus* sp., *Trichostrongylus* sp., and *Trichuris ovis* [Sołtysiak & Bartczak 1991; Bartczak & Okulewicz 2014; Balicka-Ramisz *et al.* 2017; Pacoń 1994; Pacoń *et al.* 2007].

For proper management, information on diet composition, niche breath and its overlap with other ungulates are necessary for assessing carrying capacity in the context of the guild of other ungulates, especially the red deer *Cervus elaphus*. In the same time, reliable population estimates of mouflons and other ungulate species is required, as well as proper assessment of the food base. The mouflon is a variable grazer, feeding on a wide range of plants. Marchend *et al.* [2013] listed 661 plant species consumed by the mouflon and calculated their overall diet composition as follow: grass—35%, forbs—24%, shrubs—16%, other—25%. If too much grass biomass is present in the mouflon's diet, it may indicate food shortage in the habitat [Bobek *et al.* 2014]. If excessive density is reached by mouflons or/and other ungulate species, the herd must be reduced or the habitat must be enriched (e.g. by clear cutting) and improved by supplementary feeding. If the density remains excessive for a prolonged time, the horns of rams often show abnormal growth. Sharp tips of abnormally coiled horns may cause neck wounds and subsequently death of 4–5 years old animals [Bobek *et al.* 2014; Wajdzik *et al.* 2014].

Mouflons may cause some damage to natural vegetation, decreasing local herb layer diversity and causing local extinction of specialised forest and rupicolous plant species [Szczęśniak 2011]. This may be, therefore, a problem in some protected areas such as national parks and reserves, where thermophilous forms of linden–maple forests and rupicolous habitats prevail. Mouflons should be restricted or dislocated from such areas, as management of mouflons in natural habitats must not collide with nature conservation.

Declarations

Funding. The author received no specific funding for this work. The study was supported logistically by the Wrocław University of Environmental and Life Sciences.

Conflict of interests. The author has no conflicts of interest to declare that are relevant to the content of this article.

Handling of materials. All manipulations with living animals were carried out using non-lethal techniques and in compliance with the current legislation of Poland.

References

Balicka-Ramisz, A., Ł. Laurans, P. Jurczyk, E. Kwita, A. Ramisz. 2017. Gastrointestinal Nematodes and the deworming of Mouflon (Ovis aries musimon) from Goleniowska Forest in West Pomerania Province, Poland. *Annales of Parasitology*, **63**: 27–32.

Bartczak, R., A. Okulewicz. 2014. Epizootic Situation of Mouflon Ovis aries musimon in Lower Silesia on the Basis of Coproscopic Examinations. *Annales of Parasitology*, **60**: 253–258.

Bobek, B., W. Frąckowiak, J. Furtek, D. Merta. 2014. Integration of introduced mouflons with the local population in the Sudety mountains. *Balkan Journal of Wildlife Research*, **1**:

82–86.
Czarnecka, M. 2012. Częstotliwość występowania i grubość pokrywy śnieżnej w Polsce. *Acta Agrophysica*, **19**: 501–514.
Dubicka, A., M. Dubicki, M. Szymanowski. 2002. Klimat Wrocławia. *In:* Smolnicki, K., M. Szykasiuk (eds). *Środowisko Wrocławia. Informator 2002,* 9–25. Dolnośląska Wrocław: Fundacja Ekorozwoju.
Gentry, A., J. Clutton-Brock, C. P. Groves 2004. The naming of wild animal species and their domestic derivatives. Journal of Archaeological Science. **31** (5): 645–651. CrossRef
Gliński, Z., A. Żmuda. 2021. Zwierzęta łowne rezerwuarem chorób zakaźnych dla zwierząt hodowlanych. *Życie Weterynaryjne*, **96** (8): 559–565.
Graczyk, R. A. Bereszyński. 1992. Introdukcja muflona Ovis ammon musimon (Pallas, 1881) w Wielkopolsce. *Roczniki AR w Poznaniu, Zootechnika*, **43**: 41–46.
IMiGW 2021. *Klimat Polski 2020*. Meteo, Warszawa, 1–44.
Kopij, G. 1996. Statystyka zwierzyny łownej w województwie opolskim w latach 1963–1989. *Przyroda Śląska Opolskiego*, **2**: 1–43.
Kopij, G. 2017. Expansion of alien carnivore and ungulates species in SW Poland. *Russian Journal of Biological Invasions*, 8: 290–299. CrossRef
Kopij, G. 2022. Population densities of the wild boar Sus scrofa in SW Poland in 1981–2020. *Theriologia Ukrainica*, **24**: 171–183. CrossRef
Kopij, G. 2023. Spatial and temporal variation in population densities of the roe deer Capreolus capreolus and the red deer Cervus elaphus in SW Poland. *Agriculture and Forestry*, **69** (1): 139–154. CrossRef
Kopij, G., A. Adamiec, M. Panek. 2015. Dynamika liczebności zwierzyny łownej w powiecie głubczyckim w latach 1982-2006. *Przyroda Śląska Opolskiego*, **21**: 22–41.
Kopij, G., M. Panek. 2016. Effect of winter temperature and maize food abundance on long-term population dynamics of the wild boar *Sus scrofa*. *Polish Journal of Ecology*, **64**: 436–441. CrossRef
Kupczyński, J. 1975. Muflon (Ovis musimon L.) w polskich Sudetach. *Sylwan*, **119** (3): 81–83.
Macdonald, D. W., P. Barrett. 2001. *Mammals of Europe*. Princeton University Press, Princeton, 1–312.
Marchand, P., C. Redjadj, M. Garel, J.-M. Cugnasse, D. Maillard, A. Loison. 2013. Are mouflon Ovis gmelini musimon really grazers? A review of variation in diet composition. *Mammal Review*, **43**: 275–291. CrossRef
Nasiadka, P., M. Wajdzik, J. Skubis. 2015. Current state of research on mouflon (Ovis musimon) as a basis for management, protection or elimination of this species from Poland. *Sylwan*, **159** (5): 381–391.
Nasiadka, P., M. Wajdzik, J. Skubis. 2021. A comprehensive over 100 years history of mouflon (Ovis musimon) in Poland: from the promising beginning in 1902 to questionable future in 2014 — a case study of wildlife management history. *Applied Ecology & Environmental Research*, **19**: 993–1017. CrossRef
Nowak, E. 1968. Muflon w Polsce. *Łowiec Polski*, **11**: 4–5. CrossRef
Nowakowski, P., K. Chudoba, M. Piasecki. 2009. European mouflon (Ovis orientalis musimon Schreber, 1782) in the ecosystem of Lower Silesia. *Annales Universitatis Mariae Curie-Skłodowska*, **27** (4): 7–13. CrossRef
Pacoń, J. 1994. Pasożyty muflonów, jeleni i sarn z terenu Dolnego Śląska. *Wiadomości Parazytologiczne*, **40**: 279–292.
Pacoń, J., K. Jasiński, Z. Sołtysiak. 2007. Pasożyty wewnętrzne muflonów (Ovis musimon) z wybranych terenów Dolnego Śląska. *Annales of Parasitology*, **53**: 55–121.
Pax, F. 1925. *Wirbeiterfauna von Schlesien*. Verlag von Gebruder Borntraeger, Berlin, 1–557.
Pucek, Z. (red.). 1984. *Klucz do oznaczania ssaków Polski.* PWN, Warszawa, 1–356.
Pucek, Z., Raczyński, J. 1983. *Atlas rozmieszczenia ssaków w Polsce.* PWN, Warszawa, 1–188.
Sołtysiak, Z., R. Bartczak. 1991. Inwazja nicieni płucnych z rodziny Protostrongylidae u muflonów zamieszkujących Góry Sowie. *Medycyna Weterynaryjna*, **47** (4): 160–161.
Szczepkowski, J. J. 1951a. Warunki i możliwości hodowli muflonów w Polsce. *Łowiec Polski*, **8**: 2–4.
Szczepkowski, J. J., 1951b. *Muflon*. Warszawa: PWRiL, 1–48.
Szczęśniak, E. 2011. Obecność muflonów Ovis aries musimon w Polsce — czy to naprawdę konieczne? *Chronmy Przyrodę Ojczystą*, **67** (2): 99–117.
Wajdzik, M., K. Witek, P. Nasiadka, J. Skubis. 2014. Jakość trofealna muflonów tryków pozyskanych w Górach. *Sylwan*, **158** (12): 911–919.
Zalewski, D., H. Okarma, M. Panek. 2018. *Monitoring liczebności i jakości populacji dzikich zwierząt*. UW-M, Olsztyn, 1–122.

Theriologia Ukrainica, **28**: 182–200 (2024)
p-ISSN 2616-7379 • e-ISSN 2617-1120
DOI: 10.53452/TU2816

ACTUAL AND OPTIMAL ABUNDANCE OF THE MAIN UNGULATE SPECIES IN THE CONTEXT OF NATURAL FORESTRY REGIONS OF UKRAINE

Ihor Sheihas[1], **Ihor Gulyk**[2]

Key words

game management, ungulates, population survey, forestry districts

doi

http://doi.org/10.53452/TU2816

Article info

submitted 10.10.2024
revised 23.12.2024
accepted 30.12.2024

Language

Ukrainian, English summary

Affiliations

[1] Steppe Branch of G. M. Vysotsky Ukrainian Research Institute of Forestry and Forest Melioration (Oleshky, Ukraine); [2] Polissian Branch of G. M. Vysotsky Ukrainian Research Institute of Forestry and Forest Melioration (Dovzhyk, Ukraine)

Correspondence

Ihor M. Sheihas; Steppe Branch of G. M. Vysotsky Ukrainian Research Institute of Forestry and Forest Melioration; 62/26 Sofiivska Street, Oleshky, 75100 Ukraine; Email: shaygas2@ukr.net, orcid: 0000-0003-4018-0133

Abstract

The article presents the results of a 5-year study (2020–2024) of the state, limits of availability and productivity of the forage base for populations of key species of ungulates, as well as the determination of their optimal abundance (OA) in all five forestry districts of Ukraine. The options for minimum and maximum values of the food base of wild herbivores were fully surveyed and analysed. The following wild game species were subject to a more comprehensive survey: European elk, red deer, European roe deer, and wild boar. Alien species such as sika deer, mouflon, and fallow deer were surveyed to a more limited extent. The limits (OA-min and OA-max) of the acceptable total ungulate abundance depending on the productivity of hunting grounds were determined. Calculations of the allowable population density and the optimal abundance of ungulates depending on the quality score of the grounds were made: from the least suitable to the best. The calculation of the OA for the main species of ungulates in the hunting grounds of the five natural zones gave the following results: 1) in the Polissia zone, OA-min 65.7k thousand ind., average 564.9 thousand ind., actual OA-fact 112.1 thousand ind, OA-fact 42.4 thousand ind.; 2) in the Forest-Steppe zone, OA-min 81.3 thousand ind., OA-max 162.2 thousand ind., OA-fact 42.4 thousand ind.; 3) in the Steppe zone, OA-min (quality score 4.0) 122.9 thousand ind., OA-max (quality score 1.5) 193.5 thousand ind.; OA-fact 34.9 thousand ind.; 4) in the Carpathian zone OA-min (quality score 4.0) 55.5 thousand ind, OA-max (quality score 1.5) 142.3 thousand ind., OA-fact 50.5 thousand ind.; 5) in the Crimean zone, OA-min (quality score 4.0) 45.6 thousand ind. and OA-opt (quality score 1.5) 138.8 thousand ind., OA-fact 7.3 thousand ind. The actual OA increases in the order of Crimea (7.3) → Steppe (34.9) → Forest-Steppe (42.4) → Carpathians (50.5) → Polissia (112.1 thousand individuals), i.e. it changes, albeit gradually, by more than 15 times when moving from southern to northern zones. Within each zone, transitions from a quality score of 4.0 to 1.5 give an increase in OA by 3.5–4.0 times. The possibilities of a significant increase in the optimal number of ungulates in the lands of each of the considered natural zones (forestry and hunting districts) are shown, but only if fundamental changes in the principles of hunting management are provided.

Cite as

Sheihas, I., I. Gulyk. 2024. Actual and optimal abundance of the main ungulate species in the context of natural forestry regions of Ukraine. *Theriologia Ukrainica*, **26**: 182–200. [In Ukrainian, with English summary]

© 2024 The Author(s); Published by the National Museum of Natural History, NAS of Ukraine on behalf of *Theriologia Ukrainica*. This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY-SA 4.0), which permits unrestricted reuse, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

Фактична та оптимальна чисельність основних видів ратичних в розрізі природних лісомисливських областей України

Ігор Шейгас, Ігор Гулик

Резюме. Наведено підсумки 5-річного дослідження (2020–2024) стану, меж доступності та продуктивності кормової бази для популяцій ключових видів ратичних, а також визначення оптимальної їх чисельності (OA = optimal abundance) в розрізі усіх регіонів та п'яти лісомисливських областей України. Повністю обстежені та проаналізовані варіанти мінімальних та максимальних значень кормової бази диких рослиноїдних. Більш повному обстеженню підлягали такі види диких мисливських тварин: лось європейський, олень шляхетний, сарна європейська, свиня дика. Більш обмежено досліджено чужорідні види — олень японський, муфлон та лань. Визначено межі (OA-min та OA-max) допустимої сумарної величини чисельності ратичних у залежності від продуктивності мисливських угідь. Виконано розрахунки допустимої щільності населення та оптимальної чисельності ратичних залежно від бонітету угідь: від мінімально придатних до найкращих. Розрахунок OA для основних видів ратичних на території мисливських угідь п'яти природних зон дав такі результати: 1) у Поліській зоні OA-min — 65,7 тис. ос., середня — 564,9 тис. ос., фактична OA-fact — 112,1 тис. ос.; 2) у Лісостеповій природній зоні OA-min — 81,3 тис. ос., OA-max — 162,2 тис. ос., OA-fact — 42,4 тис. ос.; 3) у Степовій зоні OA-min (для бонітету 4,0) — 122,9 тис ос., OA-max (для бонітету 1,5) — 193,5 тис ос.; OA-fact — 34,9 тис ос.; 4) у зоні Карпат OA-min (для бонітету 4,0) — 55,5 тис. ос., OA-max (для бонітету 1,5) — 142,3 тис. ос., OA-fact — 50,5 тис ос. 5) у Кримській зони OA-min (для бонітету 4,0) — 45,6 тис. ос., OA-opt (для бонітету 1,5) — 138,8 тис. ос., OA-fact — 7,3 тис. ос. Фактична OA наростає в ряду Крим (7,3) → Степ (34,9) → Лісостеп (42,4) → Карпати (50,5) → Полісся (112,1 тис. ос.), тобто змінюється, хоч і поступово, у понад 15 разів при переході від південних до північних варіантів лісорослинних зон. В межах кожної зони переходи від бонітету 4,0 до 1,5 дають ріст OA у 3,5–4,0 рази. Показано можливості значного підвищення оптимальної чисельності ратичних в угіддях кожної із розглянутих природних зон (лісомисливських областей), проте це можливо лише за умови кардинальних змін в засадах ведення мисливського господарства.

Ключові слова: мисливське господарство, ратичні, обліки чисельності; лісомисливські області.

Вступ

Тема моніторингу мисливської фауни і оцінки ємності угідь є однією з ключових в системі ведення мисливського господарства. Мисливське господарство України — сфера суспільного виробництва, багатофункціональна біологічна, природоохоронна та господарська система, яка у даний конкретний період часу характеризується певною невідповідністю фактичної величини наявного фауністичного ресурсу, тобто фактичної чисельності мисливських тварин середньому бонітету (показнику якості) мисливських угідь, незалежно від регіону і лісомисливської області країни [Instruction... 2002; Sheihas 2013].

Основа мисливської фауни — ссавці ряду оленеподібних (Crviformes), відомі в українській мисливській літературі як ратичні [Delehan *et al.* 2005], тобто представники а саме лось європейський, олень шляхетний, олень японський (плямистий), лань звичайна, сарна європейська (козуля), а також свиня дика і баран муфлон. Вся ця сукупність видів представляє все наявне у складі фауни України видове багатство ратичних [Zagorodniuk & Dykyy 2012].

Фактична чисельність мисливських тварин, незалежно від природної зональності України, є результатом дії низки, окрім якості угідь, позитивних, а також негативних, чинників [Bondarenko & Rizun 2016; Rizun & Bondarenko 2016]. Специфіка такої дії, що впливає на стійкість і чисельність популяцій основних видів мисливської фауни, визначається трьома групами чинників — абіотичними, біотичними та антропогенними. Негативна і позитивна дії чинників відбувається безперервно — безпосередньо або опосередковано, окремо чи сукупно. Змінюються фізичний і фізіологічний стан тварин, статево-вікова структура популяцій. Ці зміни впливають на плодючість і смертність, захворюваність, інтенсивність сезонних міграцій, що в кінцевому результаті визначає загальний стан і темпи зростання або спадання чисельності окремого мисливського виду тварини та сукупності видів.

Серед відомих факторів чинник кормності та захисних властивостей угідь, від якого залежить склад та стан фауністичних ресурсів регіону, може бути визначальним у разі відсутності негативних лімітуючих чинників. Об'єм зимової кормової бази, її кормова цінність та якість доступних кормів, а також захисні властивості угідь у межах регіону визначають структуру та видовий склад місцевих популяцій диких мисливських звірів.

Серед антропогенних факторів значний вплив на окремі мікропопуляції диких тварин (особливо крупних ссавців) можуть мати техногенна трансформація місць перебування дичини та непродуктивні втрати в результаті нераціонального ведення господарства. У результаті багаторічних спостережень та даних аналізу впливу, негативними лімітуючими факторами визнані: серед біотичних — хижацтво вовків, серед антропогенних — незаконні полювання (браконьєрство). Фактором позитивної дії визнана раціональна система біотехнічних заходів (прямого та опосередкованого впливу), яка представлена у розширеному регіональному варіанті як протидія негативу перших двох факторів.

Окремим, не вивченим у достатній мірі фактором надзвичайно негативної дії на стан, поступальний розвиток та ведення лісового господарства загалом (і його мисливського ресурсу) є ведення активних військових дій, зокрема й у регіоні наших досліджень. Вплив війни на стан популяцій більшості видів, а надто великорозмірних тварин, до яких належать і мисливські звірі, є очевидно негативним [Zagorodniuk 2024].

Мета цієї роботи — розробка рекомендацій щодо оптимальної чисельності основних ратичних мисливських тварин (лось, олені шляхетний і японський, сарна, свиня, муфлон, лань) згідно основних напрямів «Концепції розвитку мисливського господарства в Україні на період 2021–2025 роки»[1] в розрізі регіонів і лісомисливських зон [Instruction... 2002].

Загальний стан та аналіз ситуації

Обсяги мисливських угідь і мисливський фонд

Згідно зі звітом Держлісагентства України (ДАЛРУ), спеціально уповноваженого центрального органу виконавчої влади з питань лісового і мисливського господарства та полювання, за 2019 рік, площа мисливських угідь в Україні, наданих в користування підприємствам, установам та організаціям, становить 38,3 млн га (39,4 — у 2016 р.). Це складає 63,4 % загальної території країни (для порівняння, державний лісовий фонд — 10,4 млн га) [Novikov 2020; Khoyetskyi *et al*. 2022]. Це величезна територія. Із них надано: організаціям УТМР — 23,6 млн га або 61,6 % від загальної площі угідь; підприємствам ДАЛРУ — 4,0 млн га (10,4 %); користувачам інших форми власності (клуби, громадські організації) — 10,7 млн га (9,9 — у 2016 році) або 27,9 % від загальної площі мисливських угідь.

Основна частина державного мисливського фонду України — аборигенні мисливські види тварин, що перебувають у стані природної волі та складають мисливський ресурс — один із природних ресурсів загальнодержавного значення. Його охороною, регулюванням чисельності, відтворенням та використанням займається мисливське господарство — сфера суспільного виробництва країни. Таким чином, основою підвищення ефективності мисливської галузі має стати збільшення величини та підвищення якості фауністичного ресурсу шляхом нарощування не лише чисельності мисливських видів тварин, але й розмірів їх добування, за умови вдосконалення популяційної структури мисливського фонду.

За умови ведення цивілізованого мисливського господарства, кількісний стан та статевовікова структура аборигенних популяцій диких звірів та птахів повинні визначатися станом кормових умов та якістю захисних особливостей місць проживання диких тварин за принципом: за кращих умов проживання — більше дикого тваринного населення [Bondarenko 1998]. Фактично ж прямої залежності між якістю вітчизняних мисливських угідь та чисельністю фауністичної складової мисливського біоценозу не виявлено [Muzyka & Gonta 2020].

[1] Проєкт розпорядження Кабінету Міністрів України «Про схвалення Концепції розвитку мисливського господарства в Україні на період 2021–2025 роки».

Якість і категорії цінності угідь

Поряд із багатьма факторами, які певним чином впливають на мисливський фонд як на природний ресурс загальнодержавного значення, визначальну роль у формуванні його величини та у забезпеченні перспектив його зростання повинні відігравати основні біотичні лімітуючі чинники впливу — стан кормових та захисних умов місць проживання диких тварин. Саме ці фактори повинні визначати, по-перше, категорію цінності конкретного виду угідь, по-друге, як результат, структуру та кількісний загальний стан аборигенних популяцій звірів та птахів, що проживають чи можуть проживати тут [Muzyka & Gonta 2020].

Принцип визначення категорії цінності певного виду угідь відповідно до класу бонітету, який покладено у основу класифікації угідь при проведенні мисливського упорядкування, враховує особливості можливої дії факторів впливу. Розроблений авторським колективом понад 20 років тому перший випуск «Настанови з упорядкування мисливських угідь, 2002» [Instruction... 2002], поділив мисливські угіддя, згідно їх цінності, на п'ять бонітетів. До першого бонітету ввійшли мисливські угіддя з дуже добрими кормовими та захисними властивостями; до другого — з добрими; до третього — із середніми; до четвертого — з поганими; до п'ятого — угіддя, не придатні для проживання певного виду тварини.

В умовах функціонування мисливської галузі відбувається зміна формату лімітуючого впливу чинників на стан популяцій основних видів мисливських тварин. На фоні недовикористання екологічного потенціалу угідь, лімітуючу роль виконують: з біотичних факторів — хижацтво вовків; з антропогенних — незаконні полювання та низький рівень ведення мисливського господарства [Sheihas 2013; Volokh 2016].

Ідея визначення ступеню дії лімітуючих факторів впливу на стан популяцій диких тварин виникла не випадково. У багатьох (подібних за умовами проживання) мисливських угіддях дикі тварини можуть віддавати їм перевагу (виводити потомство, харчуватися, переховуватися) або ігнорувати їх. Більш того, кращі за кормовими умовами угіддя часто не приваблюють дичину за різних причин, частіше — через низьку їх захисність. Особливо чуттєвими до кормових та захисних властивостей певного типу лісових мисливських угідь бувають крупні тварини-дендрофаги, у раціоні яких переважають деревні та чагарникові корми — лось (*Alces*), всі види оленів (*Cervus*), у меншій мірі — свиня дика (*Sus scrofa*).

Принцип визначення категорії цінності, відповідно й класу бонітету певного виду угідь, який покладено у основу класифікації мисливських угідь за категоріями цінності (класами бонітетів), під час проведення мисливського упорядкування, враховує дві характерні екологічні особливості можливої дії фактору впливу. Перша особливість — дія кожного лімітуючого фактору, в першу чергу природної кормності та захисності, строго індивідуальна відносно певного виду тварини. Друга — ступінь дії фактору визначається певними межами. Бонітет визначає можливу продуктивність угідь. Згідно з бонітетом, розраховується також оптимальна щільність населення (чисельність на 1000 га мисливських угідь) та загальна оптимальна чисельність мисливських тварин (на всю площу угідь).

Згадані мисливські угіддя мають найвищу природну категорію цінності та є найбільш перспективними для ведення мисливського господарства в розрахунку, в першу чергу, на рослиноїдних мисливських звірів — видів родини оленевих (лося, оленя, сарну). З іншого боку, перевищення оптимальної щільності населення викликає певну лісівничу загрозу — необхідність забезпечення біотехнічного захисту молоднякам першої групи віку, для яких існує найбільший реальний ризик можливих трофічних пошкоджень ратичними.

Рентабельність мисливського господарства вища там, де вищий рівень ефективності мисливськогосподарських заходів, як охоронних, так і біотехнічних. Власні спостереження, що підтверджуються аналізом державної статистичної звітності, зокрема: по «модельних» областях, також вказують на можливості біотехнічного покращання категорії цінності угідь. В мисливських господарствах, де регулярно виконуються біотехнічні заходи (у т.ч. для забезпечення додаткої кормової бази для диких тварин у критичний період), контролюється чисельність хижаків, ведеться спостереження за санітарним станом угідь, проводиться боротьба з неза-

конними полюваннями, тримаються на контролі інші антропогенні чинники, зокрема, рекреаційне навантаження, порядок застосування хімікатів та екологічність ведення сільськогосподарського та лісового господарств, показники ведення мисливства (досягнення оптимальних чисельностей та обсягів використання мисливського ресурсу) знаходяться на вищому рівні, ніж у інших подібних за природним потенціалом господарствах.

Лімітуючі чинники

Автори не перший рік звертають увагу на тісний взаємний вплив лімітуючих чинників середовища (всіх їх функціональних груп) на стан ресурсу мисливської фауни, а, отже, на загальний стан мисливства. Неодноразово нами робилися спроби математичного обґрунтування рівнів залежностей для таких груп факторів: впливу хижаків (в першу чергу вовків), незаконних полювань (браконьєрства), стану кормової бази, характеру ведення мисливського господарства та деяких інших факторів на розмір мисливського ресурсу, а по суті — на ефективність ведення лісомисливського господарства. Був виконаний аналіз кореляційних зв'язків між показниками чисельності та розміром добування різних видів мисливських тварин, з одного боку, та негативних чинників впливу, з іншого боку.

Статистичні характеристики дисперсійного та регресійного аналізу показують, що з множини біотичних факторів лімітуючим негативом володіють хижаки, зокрема вовки, а з антропогенних — незаконні полювання (браконьєрство). Інтенсивність фактору хижацтва математично визначалася через чисельність вовків, а також розмір їх відстрілу, а браконьєрство — через кількість складених протоколів та конфіскованої зброї. У 2019 р. єгерською службою підприємств лісового господарства (10,4 % угідь країни) складено 2218 (77,6 % з усіх складених) (у 2016 рік — 2141) протоколів на порушників правил полювання, що свідчить про професійну пасивність більшості користувачів мисливських угідь.

Вовк, чисельність якого у 2019 році в Україні сягла 2150 особини (добуто 814), вважається найактивнішим (і найнебезпечнішим) хижаком мисливського господарства. У критичний для його жертв зимовий період абіотичні фактори діють на цього хижака не так відчутно. Снігове вкриття вносить відповідні корективи у успішність хижацтва в системі «хижак–жертва» (зокрема, вовк–ратичні). Якщо вагове навантаження у вовка становить 89–114 г/см^2, то у лося — 440–570, свині — 900, сарни — 600–720, а оленя — 440–720 г/см^2 [Sablina 1955]. Тіснота парних зв'язків чисельності вовків з чисельністю ратичних по Україні коливалася в межах (–0,902 ... –0,921), що зафіксувало факт значної залежності [Sheihas 2021]. Це підтвердив як аналіз вцілому по Україні, так і згідно вибраних нами семи модельних областей, в кожній з яких організовано сім досвідних та одне науково-дослідне мисливське господарство на базі мисливських угідь державних підприємств лісового господарства.

Коефіцієнти кореляції між кількістю конфіскованої зброї, що може бути оцінкою числа розкритих браконьєрських порушень, та чисельністю мисливських звірів складав: для оленя шляхетного –0,891, сарни –0,892, свині дикої –0,960 [Sheihas 2021]. Значна тіснота зв’язку дала підстави за результатами іншого аналізу на основі 49-ти масивів спостережень (за період семи років у межах семи модельних областей) побудувати моделі динаміки чисельності та розміру добування тварин. Звичайно, ці моделі не могли враховувати динамічної специфіки фінансування біотехнічних заходів та функціональних змін, притаманних мисливському господарству, що знаходиться у стані розвитку, тому вони були розраховані на процес накопичення матеріалу та на подальше вдосконалення методів моделювання.

Методичні зауваження

Розглянуто послідовно дані для таких біогеографічних і лісогосподарських територіальних одиниць, як територіально складових лісомисливських областей України:

1) Поліська природна зона (у зв’язку з необхідністю кардинального скорочення об’ємів однотипного зонального інформаційного матеріалу та уникнення повторів, дані найбільш повно представлені тут саме для цієї зони); наступні чотири представлено у скороченому

форматі, такими є: 2) Лісостепова (Правобережна та Лівобережна), 3) Степова (Північна і Південна), 4) Карпатська, 5) Кримська природні зони.

Для кожної з цих природних зон докладно описано два інформаційні блоки: 1) відповідність величини мисливського ресурсу екологічному потенціалу угідь [Muzyka & Gonta 2020][2], 2) оптимальної чисельності основних видів ратичних у природній зоні.

Планове завдання — узагальнення інформації щодо оптимальної чисельності основних видів ратичних в умовах природних лісомисливських областей, розрахунок їх оптимальної чисельності, оцінювання якості мисливських угідь природних лісомисливських областей (типологія, бонітування, аналіз кормових, захисних якостей угідь, водозабезпечення) в усіх природних лісомисливських областях України.

Основним документом є «Настанова з упорядкування мисливських угідь» [Instruction... 2002]. Її електронні копії є на сайтах мисливствознавчих лабораторій (напр. в Запорізькому університеті: moodle.znu.edu.ua), а основою (з повним викладом таблиць з бонітетами) є наказ Державного комітету лісового господарства України № 56 від 21.06.2001 «Про затвердження Порядку проведення упорядкування мисливських угідь» (з поправками від 26.06.2006 та 21.03.2023), що розміщений на сайті ВРУ (zakon.rada.gov.ua).

Оптимальні щільності населення тварин (ос./1000 га) визначалися авторами роботи у межах категорій цінності (бонітетів) мисливських угідь для основних мисливських видів зазвичай за п'ятибальною системою у кожній лісомисливській області України. В якості підсумкової оцінки цінності мисливських угідь використано суми бонітетів, обраховані для певного виду мисливських звірів (ратичних) в усіх типах, підтипах і видах мисливських угідь у даній мисливській природній зоні (природній лісомисливській області).

1. Поліська природна зона

1.1. Величина мисливського ресурсу та потенціал угідь

Щоб виконати якісний порівняльний зональний аналіз категорій цінності мисливських угідь з різних регіонів, в першу чергу — найбільш цінних лісових насаджень різного віку за наявності підросту, підліску і чагарничків, ми виокремили з п'яти регіональних таблиць «Настанови» [Instruction... 2002] одну — Поліську, де і провели найбільш інформативне викладення «лісомисливської ситуації» [Bondarenko 1998]. Визначалися: загальні сумарні бонітети всіх визначених «Настановою» 36 (28 — Полісся) видів мисливських угідь, а також бонітети, що стосуються лише лісових видів угідь (табл. 1–2). Разом із тим, натурні облікові роботи та порівняльний аналіз державної статистичної звітності останніх років у семи модельних областях (розміщених в усіх природних зонах) вказують на невідповідність чисельностей ратичних фактичному регіональному потенціалу угідь. Для порівняння: по Херсонській обл. в умовах напівпустельного клімату досягнуто щільностей населення ратичних на острові Джарилгач величин, що не мають собі рівних в Україні [Volokh 2016; Sheihas 2023].

1.2. Оптимальна чисельність ратичних у Поліській зоні[3]

Розрахунок оптимальної чисельності основних видів ратичних та оцінювання якості мисливських угідь (типологія, бонітування, аналіз кормових, захисних якостей угідь, водозабезпечення) проводився в цій природній зоні 2020 р. Ця зона покриває території восьми адміністративних областей України (Волинська, Житомирська, Київська, Львівська, Рівненська, Сумська, Хмельницька, Чернігівська області).

Для оцінки оптимальної чисельності ратичних авторами зроблено такі оцінки:

---

[2] Автори розглядали раніше цю тему в доповіді «Про невідповідність величини мисливського ресурсу екологічному потенціалу угідь», яку було представлено на конференції «Виклики XXI століття та їхнє вирішення у лісовому комплексі й довкіллі» (7–9 жовтня 2015 р., м. Київ).

[3] Надалі у продовження цієї теми, на думку авторів цієї праці, важливо провести уточнення меж лісомисливських областей (мисливських природних зон).

1) визначено площу мисливських угідь цієї зони, на якій проживають вказані у «Технічному завданні» дикі тварини. Площа мисливських угідь Поліської зони складає 14,494 тис. га, з них лісових угідь — 4,360 млн га (табл. 3). Лісистість зони складає 30,1%. Загальна чисельність диких ратичних тварин у зоні спостереження складає 112,1 тис. особин.

2) визначено перелік видів ратичних, для яких оцінено оптимальну чисельність. У Поліській природній зоні основну лісомисливську роль відіграють лось, олень шляхетний та сарна, а також — свиня. З інтродуцентів найважливішу роль у перспективі мисливського господарства (вольєрне розведення) відіграють олень японський, лань та муфлон.

Таблиця 1. Категорії цінності окремих підтипів мисливських угідь (згідно з класом бонітету) у межах Поліської природної зони

Table 1. Categories of value of certain subtypes of hunting grounds (according to the class of quality score) within the Polissia natural zone

Тип мисливських угідь	Підтип, вид мисливських угідь	*Alces alces*	*Cervus elaphus*	*Capreolus capreolus*	*Sus scrofa*
Хвойний ліс (сосна, ялиця, модрина)	Молодняки 1-ї групи віку	1	2	2	1
	Молодняки 2-ї групи віку та середньовікові насадження:				
	За наявності підросту, підліску та чагарничків	1	2	2	2
	Без підросту, підліску та чагарничків	3	3	3	3
	Пристигаючі, стиглі та перестійні насадження:				
	За наявності підросту, підліску та чагарничків	2	3	3	4
	Без підросту, підліску та чагарничків	5	4	4	4
	Рідколісся	4	4	4	4
	Сосна по болоту	2	5	4	4
Хвойний ліс (ялина)	Молодняки 1-ї групи віку	2	2	3	1
	Молодняки 2-ї групи віку та середньовікові насадження	3	3	3	1
Листяний ліс	Молодняки 1-ї групи віку	1	2	2	1
	Молодняки 2-ї групи віку та середньовікові насадження:				
	За наявності підросту, підліску та чагарничків	1	2	2	2
	Без підросту, підліску та чагарничків	3	3	3	3
	Пристигаючі, стиглі та перестійні насадження:				
	За наявності підросту, підліску та чагарничків	2	2	2	4
	Без підросту, підліску та чагарничків	5	5	5	4
	Рідколісся	4	4	4	4
Змішаний ліс	Молодняки 1-ї групи віку	1	1	1	2
	Молодняки 2-ї групи віку та середньовікові насадження:				
	За наявності підросту, підліску та чагарничків	1	2	2	2
	Без підросту, підліску та чагарничків	2	3	3	3
	Пристигаючі, стиглі та перестійні насадження:				
	За наявності підросту, підліску та чагарничків	2	3	3	4
	Без підросту, підліску та чагарничків	4	5	5	4
	Рідколісся	5	5	5	4
	Березові та дубові гаї у пониззях	–	2	2	2
	Листяні насадження на заплавних островах	–	1	1	1
Чагарники		2	2	2	2
Природоохоронні комплекси*		–	2	1	2; 2

* У «Настанові» (2002) ця категорія для Полісся відсутня. — Прим. ред.

3) визначено мінімальну та максимальну величини оптимальної чисельності диких ратичних для всієї площі мисливських угідь Поліської зони. Для розрахунків оптимальної чисельності основних ратичних у Поліській зоні (зокрема й сарни) використано багаторічні авторські спостереження (1990–2020 рр.) [Gulyk & Orlov 2000] у мисливських господарствах цієї зони та дослідження інших зоологів [Khoyetsky 2013].

Допустимі межі мінімальної та середньої величин оптимальних чисельності та щільності ратичних в угіддях цієї зони визначаються через оцінки бонітету: при бонітеті 4,0 — низька якість кормових умов проживання та високий тиск негативних факторів впливу, при бонітеті 1,5 — висока якість кормових умов проживання та незначний тиск негативних факторів впливу). Відповідні значення щільності населення диких ратичних в угіддях можуть знаходиться у межах, що наведені в таблиці (табл. 4).

Сумарна оптимальна чисельність основних видів ратичних у Поліській природній зоні складає: ОА-min — 65,7 тис. ос., середня — 564,9 тис. ос. (фактично це ОА-max, оскільки бонітет 1,5; дані з урахуванням перспектив використання муфлона, лані й оленя плямистого). Фактична чисельність диких ратичних тварин — 112,1 тис. ос.

Таблиця 2. Сумарні дані цінності мисливських угідь у межах Поліської природної зони

Table 2. Total data on the value of hunting grounds within the Polissia natural zone

Тип мисливських угідь	*Alces alces*	*Cervus elaphus*	*Capreolus capreolus*	*Sus scrofa*
Поліська зона, загальний бонітет (сума бонітетів)	79	91	88	84
Поліська зона, бонітет лісових угідь (сума)	54	65	65	61

Таблиця 3. Лісомисливська характеристика Поліської природної зони України

Table 3. Forestry and hunting characteristics of the Polissia natural zone of Ukraine

Адміністративна область	Площа мисливських угідь (тис. га)		Чисельність диких ратичних (тис. голів)
	Всіх	Лісових	
Волинська	1506,0	652,5	12,3
Житомирська	2138,5	863,8	23,1
Київська	1695,9	230,0	13,1
Львівська	1556,9	579,9	19,6
Рівненська	1361,5	686,0	17,3
Сумська	2026,4	422,0	7,7
Хмельницька	1441,5	271,2	5,4
Чернігівська	2768,2	655,0	13,6
Всього	14494,9	4360,4	112,1

Таблиця 4. Межі щільності населення (особин на 1000 га угідь) та чисельності (тисяч особин) основних видів диких ратичних Поліської природної зони

Table 4. Limits of population density (individuals per 1000 ha of land) and number (thousands of individuals) of the main species of wild ungulates in the Polissia natural zone

Показники	*Alces alces*	*Cervus elaphus**	*Capreolus capreolus***	*Sus scrofa*
Щільність, min	1,0–5,0	2,0–3,0	4,0–6,0	2,0
Щільність, max	8,9–10,0	12,7–17,0	41,4–48,0	7,0
Чисельність, min (тис.)	4,4	8,7	17,4	8,7
Чисельність, max (тис.)	43,6	74,1	209,3	30,5

* Мінімальна чисельність оленя японського за 2ТП-мисливство (2017 р.) становить 324 особини.

** На Поліссі на відкритих територіях (поза суцільними лісовими масивами) формуються продуктивні популяції «польового екотипу» сарни європейської, описані раніше [Gulay 1992].

2. Лісостепова (правобережна та лівобережна) природна зона

2.1. Величина мисливського ресурсу та потенціал угідь

В Лісостеповій природній зоні, як і в Поліській зоні, тривають зміни формату лімітуючих факторів на стан популяцій мисливських звірів, з яких найпотужнішими є хижацтво вовків, браконьєрство та низький фаховий рівень ведення мисливського господарства. Таблиці «Настанови», що характеризують цінність окремих видів мисливських угідь, зокрема й у Лісостеповій природній зоні, свідчать, що мисливські звірі проживають не лише у найкращих (найцінніших для відповідних видів) угіддях (табл. 5).

Таблиця 5. Категорії цінності окремих підтипів мисливських угідь (згідно з класом бонітету) у межах Лісостепової зони*

Table 5. Categories of value of certain subtypes of hunting grounds (according to the class of quality score) within the Forest-Steppe zone

Тип угідь	Підтип, вид мисливських угідь	*Alces alces*	*Cervus elaphus*	*Capreolus capreolus*	*Sus scrofa*
Хвойний ліс (сосна, ялиця, модрина)	Молодняки 1-ї групи віку	1; 1; 1	2; 2; 2; 2; 2	2; 2; 2; 2; 2	1; 2; 2; 2; 2
	Молодняки 2-ї групи віку та середньовікові насадження:				
	За наявності підросту, підліску та чагарничків	1; 1; 1	2; 2; 2; 2; 2	2; 2; 2; 2; 2	2; 2; 2; 2; 2
	Пристигаючі, стиглі та перестійні насадження:				
	За наявності підросту, підліску, чагарничків	2; 2; 2	3; 3; 3; 2; 3	3; 3; 3; 3; 3	4; 4; 4; 4; 3
	Без підросту, підліску, чагарничків	5; 5; 5	4; 4; 4; 4; 4	4; 4; 4; 4; 4	4; 4; 4; 4; 4
	Рідколісся	4; 4; 4	4; 4; 4; 4; 4	4; 4; 4; 4; 4	4; 4; 4; 4; 4
	Сосна по болоту	2	5	4	4
Хвойний ліс (ялина)	Молодняки 1-ї групи віку	2	2	3	1
	Молодняки 2-ї групи віку і середньовікові насадження	3	3	3	1
Листяний ліс	Молодняки 1-ї групи віку	1; 1; 1	2; 2; 2; 2; 2	2; 2; 1; 2; 2	1; 1; 1; 2; 2
	Молодняки 2-ї групи віку і середньовікові насадження:				
	За наявності підросту, підліску, чагарничків	1; 1; 1	2; 2; 2; 2; 2	2; 2; 2; 2; 2	2; 2; 2; 2; 2
	Без підросту, підліску, чагарничків	3; 3; 3	3; 3; 3; 3; 3	3; 3; 3; 3; 3	3; 3; 3; 3; 3
	Пристигаючі, стиглі та перестійні насадження:				
	За наявності підросту, підліску, чагарничків	2; 2; 2	2; 2; 2; 2; 2	2; 2; 3; 2; 2	4; 4; 4; 3; 3
	Без підросту, підліску, чагарничків	5; 4; 5	5; 4; 4; 4; 4	5; 4; 4; 4; 4	4; 4; 4; 4; 4
	Рідколісся	4; 4; 4	4; 4; 4; 4; 4	4; 4; 4; 4; 4	4; 4; 4; 4; 4
Мішаний ліс	Молодняки 1-ї групи віку	1; 1; 1	1; 2; 2; 2; 2	1; 1; 1; 2; 2	2; 1; 1; 2; 2
	Молодняки 2-ї групи віку і середньовікові насадження:				
	За наявності підросту, підліску, чагарничків	1; 1; 1	2; 1; 1; 1; 1	2; 2; 2; 1; 1	2; 2; 2; 2; 2
	Без підросту, підліску, чагарничків	2; 3; 3	3; 3; 3; 4; 4	3; 3; 3; 4; 4	3; 3; 3; 4; 4
	Пристигаючі, стиглі та перестійні насадження:				
	За наявності підросту, підліску, чагарничків	2; 2; 2	3; 2; 2; 2; 2	3; 2; 2; 2; 2	4; 4; 4; 3; 3
	Без підросту, підліску, чагарничків	4; 4; 4	4; 4; 4; 4; 4	4; 4; 4; 4; 4	4; 4; 4; 4; 4
	Рідколісся	5; 5; 5	4; 4; 4; 4; 4	4; 4; 4; 4; 4	4; 4; 4; 4; 4
	Березові та дубові гаї у пониззях	–	2; 2	2; 2	2; 2
	Листяні насадження на заплавних островах	–	1; 1	1; 1	1; 1
Чагарники		2; 2; 2	2; 2; 2; 2; 1	2; 2; 2; 1; 1	2; 2; 2; 1; 1
Природоохоронні комплекси		–	2; 2	1; 1	2; 2

* Кількість цифр в кожній комірці відповідає кількості оцінок за адміністративними областями.

Таблиця 6. Сумарні дані цінності мисливських угідь у межах Лісостепової природної зони
Table 6. Total data on the value of hunting grounds within the Forest-Steppe natural zone

Тип, підтип та вид мисливських угідь	*Alces alces*	*Cervus elaphus*	*Capreolus capreolus*	*Sus scrofa*
Лісостепова (правобережна) зона, загальний бонітет (сума)	92	89	91	83
Лісостепова (правобережна) зона, бонітет лісових угідь (сума)	48	51	51	50
Лісостепова (лівобережна) зона, загальний бонітет (сума)	93	89	89	84
Лісостепова (лівобережна) зона, бонітет лісових угідь (сума)	48	51	51	51

Оцінені авторами у якості міри цінності угідь «сумарні бонітети» показують, що дикі рослиноїдні тварини (лось, олені, сарна, свиня, заєць) мають свої улюблені місця проживання, зокрема й у Лісостеповій зоні. Сумарні бонітети лісових угідь, скажімо, для оленів шляхетних, мають високу величину (51) при загальному показнику 89, тобто лісові типи угідь майже у два рази (1,75) привабливіший для оленів (табл. 6).

Подібна картина складається і для інших видів ратичних. Тому при розрахунку оптимальної чисельності необхідно враховувати певним чином також інші типи угідь, в яких можуть мешкати мисливські види. Наприклад, такими можуть бути чагарники, природоохоронні комплекси, балки, що заросли деревною чи чагарниковою рослинністю.

2.2. Оптимальна чисельність ратичних у Лісостеповій зоні

Площа зони складає 8 754,4 тис. га, у т.ч. лісових угідь — 1 132,5 тис. га; лісистість цієї зони складає 12,94% (для порівняння: загальна частка лісів по мисливських угіддях країни в цілому — 20,76%). Загальна чисельність диких ратичних тварин (тис. особин, разом по всіх видах) в Лісостеповій природній зоні (Вінницька, Кіровоградська, Тернопільська, Черкаська, Полтавська обл.) за даними на 2020 р., наявними у Державній статистичній звітності за формою «2тп-мисливство», складала 42,5 тис. особин (табл. 7).

Для розрахунків оптимальної чисельності основних видів ратичних у Лісостеповій природній зоні використано багаторічні авторські спостереження (1990–2021 рр.) у мисливських господарствах Лісостепової (правобережної та лівобережної) природної зони.

Оптимально допустимі розміри мінімальної (низька якість кормових умов проживання, високий тиск негативних факторів впливу, бонітет 4,0) та середньої (висока якість кормових умов проживання, незначний тиск негативних факторів впливу, бонітет 1,5) щільності населення [Instruction... 2002] диких тварин у вітчизняних угіддях можуть знаходиться у наступних межах (min — max), особин / 1000га на 1 132,5 тис. га лісових мисливських угідь Лісостепової (правобережної та лівобережної) природної зони (табл. 8).

Таблиця 7. Чисельність диких ратичних (тисяч особин, за видами) у Лісостеповій природній зоні за адміністративними областями
Table 7. Abundance of wild ungulates (thousands of individuals, by species) in the Forest-Steppe natural zone within the Steppe natural zone by administrative oblasts

Адміністративна область	Площа угідь (тис. га)		Чисельність диких ратичних (тисяч особин, за видами)								
	Всього	Лісових	*B. bonasus*	*Alces alces*	*Cervus elaphus*	*Cervus nippon*	*Dama dama*	*C. capreolus*	*Ovis gmelini*	*Sus scrofa*	Разом
Вінницька	2135,4	342,9	101	10	217	705	137	7874	56	1610	10710
Кіровоградська	1960,1	103,4	–	–	241	119	36	6496	–	539	7431
Тернопільська	972,2	174,6	–	4	24	57	10	3525	16	791	4427
Черкаська	1611,7	277,9	–	86	60	707	25	7877	–	1184	9939
Полтавська	2075,0	233,7	–	252	371	456	148	7228	96	1395	9946
Всього	8754,4	1132,5	101	352	913	2044	356	33000	168	5519	42453

Таблиця 8. Щільність населення (особин на 1000 га угідь) та чисельність (тисяч особин) основних видів диких ратичних тварин Лісостепової природної зони

Table 8. Population density (individuals per 1000 ha of land) and number (thousands of individuals) of the main species of wild ungulates of the Forest-Steppe natural zone

Показники рясноти звірів	*Alces alces*	*Cervus elaphus*	*Capreolus capreolus*	*Sus scrofa*
Щільність на площу лісових угідь, min–max	0,8–9,2	1,2–12,7	4,0–48,0	3,0–10,5
Чисельність на загальну площу угідь, min–max	7,0–16,5	10,5–23,5	35,0–84,8	26,3–34,8

Оптимальна чисельність основних видів ратичних мисливських тварин у Лісостеповій природній зоні складає: мінімальна величина — 81,3 тис. ос., максимальна — 162,2 тис. ос., фактична чисельність диких ратичних тварин — 42,4 тис. ос.

3. Степова (Північна та Південна) природна зона

3.1. Величина мисливського ресурсу та потенціал угідь

Для порівняльного аналізу категорій цінності мисливських угідь для Степової зони (на основі таблиць з «Настанови» [Instruction... 2002]) визначено: сумарні бонітети всіх видів мисливських угідь, а також бонітети, що стосуються лише лісових видів угідь (табл. 9).

У цій області ключовими факторами існування ратичних є ті самі, що і у попередніх (вище розглянутих) зонах, — хижацтво (передусім вовків), браконьєрство та (низький) рівень ведення господарства, зміни чого можуть сприяти збільшенню наявного мисливського ресурсу. Таблиці, що характеризують цінність окремих підтипів мисливських угідь, свідчать, що мисливські звірі проживають тут не лише у найкращих угіддях.

Сумарні бонітети (табл. 10) показують, що всі оцінені ратичні (*Cervus elaphus*, *Cervus dama*, *Capreolus capreolus*, *Sus scrofa*) мають улюблені місця проживання, зокрема. Так, сумарні бонітети лісових угідь, оцінені для оленів, становлять 51 при загальному рівні 106, тобто лісові типи угідь привабливіші для оленів у 2,08 рази. Подібна картина складається також і для інших диких ратичних. Тому під час розрахунку оптимальної чисельності необхідно враховувати інші типи угідь, наприклад: чагарники, природоохоронні комплекси, балки, що заросли деревною чи чагарниковою рослинністю

3.2. Оптимальна чисельність ратичних у Степовій зоні

Площа мисливських угідь Степової природної зони складає 13,499 млн га, лісових угідь — 0,988 млн га; лісистість зони складає 7,3%. Загальна чисельність диких ратичних тварин у Степовій зоні (Дніпропетровська, Донецька, Запорізька, Луганська, Миколаївська, Одеська, Харківська, Херсонська області) на 2021 р. складала 34,9 тис. ос. (табл. 11).

Оптимальну чисельність оцінено для всіх аборигенних ратичних — лося європейського, оленя шляхетного, сарни європейської, свині дикої. З інтродуцентів важливу роль в господарстві зони (вольєрне розведення) відіграють олень японський, лань, муфлон.

Визначено мінімальну та середню величини оптимальної чисельності диких ратичних для мисливських угідь цієї природної зони. Для розрахунків оптимальної чисельності використано багаторічні авторські спостереження (1990–2022 рр.) у мисливських господарствах Степової (північної та південної) природної зони.

Допустимі межі мінімальних та максимальних значень оптимальної чисельності дозраховані нами, відповідно, для умов бонітету 4,0 (низька якість кормових умов проживання, високий тиск негативних факторів впливу) та бонітету 1,5 (висока якість кормових умов проживання, незначний тиск негативних факторів впливу). Відповідні оцінки щільності та чисельності ключових видів диких ратичних в угіддях можуть знаходиться у межах (min–max, особин / 1000 га на 988,2 тис га лісових мисливських угідь), що розраховані на основі таблиці бонітетів для Степової природної зони в цілому (табл. 12).

Таблиця 9. Категорії цінності окремих підтипів мисливських угідь (згідно з класом бонітету) у межах Степової природної зони

Table 9. Categories of value of certain subtypes of hunting grounds (according to the class of quality score) within the Steppe natural zone

Тип угідь	Підтип, вид мисливських угідь	*Cervus elaphus*	*Dama dama*	*Capreolus capreolus*	*Sus scrofa*
Хвойний ліс (сосна, ялиця, модрина)	Молодняки 1-ї групи віку	2; 2; 2; 2; 2	2; 2; 2; 2	2; 2; 2; 2; 2	1; 2; 2; 2; 2
	Молодняки 2-ї групи віку та середньовікові насадження:				
	За наявності підросту, підліску та чагарничків	2; 2; 2; 2; 2	2; 2; 2; 2	2; 2; 2; 2; 2	2; 2; 2; 2; 2
	Пристигаючі, стиглі та перестійні насадження				
	За наявності підросту, підліску, чагарничків	3; 3; 3; 2; 3	3; 3; 3; 3	3; 3; 3; 3; 3	4; 4; 4; 4; 3
	Без підросту, підліску та чагарничків	4; 4; 4; 4; 4	4; 4; 4; 4	4; 4; 4; 4; 4	4; 4; 4; 4; 4
	Рідколісся	4; 4; 4; 4; 4	4; 4; 4; 4	4; 4; 4; 4; 4	4; 4; 4; 4; 4
	Сосна по болоту	5	–	4	4
Хвойний ліс (ялина)	Молодняки 1-ї групи віку	2	–	3	1
	Молодняки 2-ї групи віку та середньовікові насадження	3	–	3	1
Листяний ліс	Молодняки 1-ї групи віку	2; 2; 2; 2; 2	2; 2; 2; 2	2; 2; 1; 2; 2	1; 1; 1; 2; 2
	Молодняки 2-ї групи віку та середньовікові насадження:				
	За наявності підросту, підліску, чагарничків	2; 2; 2; 2; 2	2; 2; 2; 2	2; 2; 2; 2; 2	2; 2; 2; 2; 2
	Без підросту, підліску та чагарничків	3; 3; 3; 3; 3	3; 3; 3; 3	3; 3; 3; 3; 3	3; 3; 3; 3; 3
	Пристигаючі, стиглі та перестійні насадження				
	За наявності підросту, підліску, чагарничків	2; 2; 2; 2; 2	2; 2; 2; 2	2; 2; 3; 2; 2	4; 4; 4; 3; 3
	Без підросту, підліску та чагарничків	5; 4; 4; 4; 4	4; 4; 4; 4	5; 4; 4; 4; 4	4; 4; 4; 4; 4
	Рідколісся	4; 4; 4; 4; 4	4; 4; 4; 4	4; 4; 4; 4; 4	4; 4; 4; 4; 4
Змішаний ліс	Молодняки 1-ї групи віку	1; 2; 2; 2; 2	2; 2; 2; 2	1; 1; 1; 2; 2	2; 1; 1; 2; 2
	Молодняки 2-ї групи віку та середньовікові насадження:				
	За наявності підросту, підліску, чагарничків	2; 1; 1; 1; 1	1; 1; 1; 1	2; 2; 2; 1; 1	2; 2; 2; 2; 2
	Без підросту, підліску та чагарничків	3; 3; 3; 4; 4	3; 3; 3; 3	3; 3; 3; 4; 4	3; 3; 3; 4; 4
	Пристигаючі, стиглі та перестійні насадження				
	За наявності підросту, підліску, чагарничків	3; 2; 2; 2; 2	2; 2; 2; 2	3; 2; 2; 2; 2	4; 4; 4; 3; 3
	Без підросту, підліску та чагарничків	4; 4; 4; 4; 4	4; 4; 4; 4	4; 4; 4; 4; 4	4; 4; 4; 4; 4
	Рідколісся	4; 4; 4; 4; 4	4; 4; 4; 4	4; 4; 4; 4; 4	4; 4; 4; 4; 4
	Березові та дубові гаї у пониззях	2; 2	1; 1	2; 2	2; 2
	Листяні насадження на заплавних островах	1; 1	2; 2	1; 1	1; 1
Чагарники		2; 2; 2; 2; 1	2; 2; 2; 2	2; 2; 2; 1; 1	2; 2; 2; 1; 1
Природоохоронні комплекси		2; 2	–	1; 1	2; 2

Таблиця 10. Сумарні дані продуктивності мисливських угідь у межах Степової природної зони

Table 10. Total data on the productivity of hunting grounds within the Steppe natural zone

Тип, підтип та вид мисливських угідь	*Cervus elaphus*	*Dama dama*	*Capreolus capreolus*	*Sus scrofa*
Степова (північна) зона, загальний бонітет (сума)	106	113	101	107
Степова (північна) зона, бонітет лісових угідь (сума)	51	53	54	53
Степова (південна) зона, загальний бонітет (сума)	106	113	101	107
Степова (південна) зона, бонітет лісових угідь (сума)	53	53	54	57

Таблиця 11. Чисельність диких ратичних (тисяч особин, за видами) у межах Степової природної зони за адміністративними областями (таких вісім)

Table 11. Number of wild ungulates (thousands of individuals, by species) within the Steppe natural zone by administrative oblasts (there are eight)

Адміністративна обл.	Площа мисливських угідь (тис. га)		Чисельність диких ратичних (особин, за видами)							
	Всього	Лісових	*Alces alces*	*Cervus elaphus*	*Cervus nippon*	*Dama dama*	*C. capreolus*	*Ovis gmelini*	*Sus scrofa*	Разом, особин
Дніпропетровська	2445,7	78,3	1	–	–	–	5476	–	1153	6630
Донецька	1065,6	83,2	24	26	84	–	2612	–	860	3606
Запорізька	1799,3	87,7	–	–	–	–	988	–	722	1710
Луганська	837,3	170,3	26	58	95	–	2996	–	372	3547
Миколаївська	1262,0	61,8	–	65	–	–	1779	–	880	2724
Одеська	2466,8	118,4	–	–	86	–	4216	–	928	5230
Харківська	1659,0	281,4	24	462	395	30	7440	–	851	9202
Херсонська	1963,7	107,1	–	248	20	368	877	368	323	2204
Разом	13499,4	988,2	74	859	680	398	26384	368	6089	34913

Таблиця 12. Щільність населення (особин на 1000 га угідь) та чисельності (тисяч особин) основних видів диких ратичних Степової природної зони

Table 12. Population densities (individuals per 1000 ha of land) and numbers (thousands of individuals) of the main species of wild ungulates in the Steppe natural zone

Показники рясноти звірів	*Alces alces*	*Cervus elaphus*	*Capreolus capreolus*	*Sus scrofa*
Щільність на площу лісових угідь, min–max	0,8–9,2	1,2–12,7	4,0–48,0	3,0–10,5
Чисельність на загальну площу угідь, min–max	10,8–19,1	16,2–27,6	54,0–97,5	40,5–47,9

Оптимальна чисельність ратичних у Степовій зоні складає: мінімальна (бонітет 4,0) — 122,9 тис. ос., максимальна (бонітет 1,5) — 193,5 тис ос., фактична — 34,9 тис. ос.[4]

4. Карпатська природна зона

4.1. Величина мисливського ресурсу та потенціал угідь

Для порівняльного аналізу категорій цінності мисливських угідь з різних природних зон для Карпатської природної зони розглянуто в першу чергу найбільш цінних оселища — лісові насадження різного віку, зокрема ті, що характеризуються наявністю підросту (памолоді), підліску та чагарничків. Для цього ми використали з регіональних таблиць «Настанови» [Instruction... 2002] такі масиви даних:

1) із загальної таблиці 2 «Класифікація мисливських угідь згідно з класом бонітету в межах природних зон (продовження)», дві регіональні таблиці: «Карпатська зона — лісові насадження для копитних тварин») та «Карпатська зона — не вкриті лісом землі для копитних тварин і зайця-русака». Пріоритетні види копитних (ратичних) тварин, згідно з таблицею — зубр, олень, сарна, свиня. До розрахунків взяті наступні види — олень, сарна, свиня;

2) із загальної таблиці 6 «Оптимальна щільність населення основних видів мисливських тварин у залежності від середнього класу бонітету» — регіональну таблицю «Карпатська зона». Пріоритетні види ратичних, згідно з табл. 6 — олень шляхетний, сарна європейська, свиня дика, тому й для розрахунків взято дані для цих трьох видів.

[4] Дані по муфлону та лані отримано з «Настанови»; такі результати по муфлону, лані, оленю плямистому мають лише орієнтовний характер у розрахунку на можливість вольєрного розведення.

Для зазначених видів визначалися: категорія цінності (клас бонітету) лісових насаджень та не вкритих лісом земель [Instruction... 2002]. У порівнянні з рівнинними лісами інших лісорослинних зон України, більш значніший та характерніший вплив на розміщення мисливських видів ратичних у Карпатах, відіграє вертикальна зональність лісових угідь. Крім того, як і в інших природних зонах, на розміщення і чисельність різних видів ратичних у різних варіантах угідь впливають рівні хижацтва, браконьєрства та біотехнії.

Таблиці «Настанови» [Instruction... 2002], що характеризують цінність окремих підтипів мисливських угідь у Карпатах, показують, що мисливські звірі проживають не лише у найкращих (найцінніших для них) угіддях. Сумарні бонітети свідчать, що всі дикі ратичні мають свої улюблені місця проживання і у природній зоні Карпат (табл. 13).

Таблиця 13. Категорії цінності окремих підтипів мисливських угідь (згідно з класом бонітету) у межах Карпатської природної (без зубра, який у Червоній книзі України)

Table 13. Categories of value of certain subtypes of hunting grounds (according to the class of quality score) within the Carpathian natural zone (without the bison, which is listed in the Red Data Book of Ukraine)

Тип мисливських угідь*	Підтип, вид мисливських угідь	*Cervus elaphus*	*Capreolus capreolus*	*Sus scrofa*
Хвойні ліси високо-гірського (вище 1000 м); Хвойні ліси гірського лісового району на території букового лісу; Хвойні ліси передгір'я	Молодняки до 20 років	2, 1, 1,	2, 1, 1,	5, 4, 2,
	Насаження від 21 до 60 років	4, 4, 4,	4, 4, 4,	4, 5, 4,
	Насадження 61–100 років П > 0,7	4, 4, 5,	4, 4, 5,	5, 5, 5,
	Насадження 61–100 років П < 0,7	3, 3, 4,	4, 3, 4,	5, 4, 4,
	Рідколісся	2, 2, 3,	3, 2, 3,	4, 4, 3,
Букові ліси на території букового гірського лісового району; Букові ліси в передгір'ї; Буково-ялицеві, ялиново-буково-ялицеві, ялиново-ялицеві і ялицеві ліси гірського лісового району на території букового лісу і в передгір'ї	Молодняки до 20 років	1, 1, 1	1, 1, 1	2, 2, 2
	Насаження від 21 до 60 років	4, 3, 4	4, 3, 4	4, 3, 5
	Насадження 61–100 років П > 0,7	4, 4, 3	4, 4, 3	3, 3, 3
	Насадження 61–100 років П < 0,7	4, 3, 2	4, 3, 2	3, 2, 2
	Рідколісся	2, 2, 1	2, 2, 1	4, 3, 1
Дубові ліси; Інші листяні та змішані ліси передгір'я	Молодняки до 20 років	1, 1	1, 1	1, 2
	Насаження від 21 до 60 років	4, 3	4, 4	4, 5
	Насадження 61–100 років П > 0,7	2, 3	2, 2	3, 5
	Насадження 61–100 років П < 0,7	1, 1	1, 1	2, 2
	Рідколісся	1, 1	1, 1	1, 1
Орні землі (посіви, сади, виноградники)		2	2	2
Луки (сіножаті, полонини, пасовища, прогалини)		3	4	3
Болота (до 800 м, зарослі чагарниками)		3	3	4
Чисті болота		4	4	4
Угіддя, вище 800 м		4	4	4

* Для компактності оформлення таблиці дані для різних типів угідь об'єднано (перший стовпчик) і подано через кому (видові комірки). П > 0,7 та П < 0,7 — з повнотою більше або менше 0,7. — *Прим. ред.*

Таблиця 14. Сумарні дані продуктивності мисливських угідь у межах природної зони Карпат (Закарпатська, Івано-Франківська, Львівська та Чернівецька області)

Table 14. Total data on the productivity of hunting grounds within the Carpathian natural zone (Zakarpattia, Ivano-Frankivsk, Lviv, and Chernivtsi oblasts)

Тип, підтип та вид мисливських угідь	*Cervus elaphus*	*Capreolus capreolus*	*Sus scrofa*
Зона Карпат, загальний бонітет (сума)	125	126	153
Зона Карпат, бонітет лісових угідь (сума)	109	109	136

Сумарні бонітети лісових угідь, скажімо, для оленів, мають вищий бонітет (109) при загальному значенні 125–126, тобто, лісові типи угідь привабливіші для них (табл. 14). Подібна картина складається і для інших диких ратичних. Тому під час розрахунку оптимальної чисельності необхідно враховувати інші типи мисливських угідь, зокрема й орні землі.

4.2. Оптимальна чисельність ратичних у Карпатській зоні

Площа мисливських угідь зони складає 3,458 млн га, у т.ч. 1,827 млн га лісових угідь. Лісистість зони складає 52,8% (по мисливських угіддях країни — 20,8%). Загальна чисельність диких ратичних (разом по всіх видах) у цій природній зоні (Закарпатська, Івано-Франківська, Львівська, Чернівецька обл.) за розрахунковими даними (станом на 2021 р.) складала 50,5 тис. ос. Головну лісомисливську роль у регіоні відіграють олень шляхетний, сарна та свиня дика (табл. 15). З інтродуцентів найважливіше значення в мисливському господарстві має лань (вольєрне розведення). Особливу природну та історичу лісомисливську роль у регіоні відіграє зубр, загальна чисельність якого складає 123 особини.

Для розрахунків оптимальної чисельності ратичних використано авторські спостереження (1990–2022 рр.) у мисливських господарствах Карпат. Оптимально допустимі розміри мінімальної (бонітет 4,0) та максимальної (бонітет 1,5) щільності населення диких тварин в угіддях можуть знаходиться у межах: мінімальна — 55,5 тис. ос., максимальна — 142,3 тис. ос. Фактична чисельність диких ратичних тварин — 50,5 тис. ос.

Таблиця 15. Чисельність диких ратичних (тисяч особин, за видами) у Карпатській природній зоні (Закарпатській, Івано-Франківській, Львівській та Чернівецькій області)

Table 15. Abundance of wild ungulates (thousands of individuals, by species) in the Carpathian natural zone (Zakarpattia, Ivano-Frankivsk, Lviv and Chernivtsi Oblasts)

Адміністративна область	Площа мисливських угідь (тис. га)		Чисельність диких ратичних тварин (особин, по видах)							
	Всього	Лісових	*B. bonasus*	*Alces alces*	*Cervus elaphus*	*Cervus nippon*	*Dama dama*	*C. capreolus*	*Sus scrofa*	Разом
Закарпатська	749,7	514,5	–	–	1885	–	135	9456	2073	13549
Ів.-Франківська	767,9	497,5	–	–	1471	41	65	6311	1627	9514
Львівська	1484,8	584,8	79	105	1330	45	–	15530	2984	20073
Чернівецька	455,6	230,2	44	–	591	–	–	5733	1000	7368
Всього	3458,0	1827,0	123	105	5277	86	200	37030	7683	50504

Таблиця 16. Щільності населення (особин на 1000 га угідь) та чисельності (тисяч особин) основних видів диких ратичних Карпатської природної зони

Table 16. Population densities (individuals per 1000 ha of land) and numbers (thousands of individuals) of the main species of wild ungulates in the Carpathian natural zone

Показники рясноти звірів	*Cervus elaphus*	*Capreolus capreolus*	*Sus scrofa*
Щільність на площу лісових угідь, min–max	4,0–15,5	10,0–40,0	2,0–8,0
Чисельність на загальну площу угідь, min–max	13,8–34,8	34,6–89,4	6,9–17,9

5. Кримська природна зона

5.1. Величина мисливського ресурсу та потенціал угідь

Для аналізу категорій цінності мисливських угідь лісових насаджень Кримської природної зони, використано таблиці «Настанови» [Instruction... 2002] (табл. 17): з таблиці 2 «Класифікація мисливських угідь...» — дві таблиці: «Степова (південна) зона» (= північна частина Кримської зони) та «Гірський Крим». З таблиці 6 «Оптимальна щільність населення основних видів мисливських тварин...» задіяно регіональну таблицю «Кримська зона».

Пріоритетні види ратичних, згідно з табл. 2 та табл. 6 «Настанови» — олень шляхетний, сарна європейська, свиня дика, баран муфлон. З обох таблиць «Настанови» для розрахунків взято дані для перших трьох видів (олень, сарна, свиня), для яких визначалися категорії цінності (клас бонітету) лісових насаджень та невкритих лісом земель.

У Криму, згідно зі Статистичним бюлетенем Державної служби статистики України «Ведення мисливського господарства у 2013 році» (2тп-мисливство), визнається поділ мисливських угідь на дві частини — рівнинну (південно-степову) та гірську.

Таблиця 17. Категорії продуктивності (цінності) мисливських угідь у межах зони Криму*

Table 17. Categories of productivity (value) of hunting grounds within the Crimean zone

Тип мисливських угідь	Підтип, вид мисливських угідь	*Cervus elaphus*	*Capreolus capreolus*	*Sus scrofa*
Хвойний ліс до 500 м (пд./пн. схил)	Молодняки 1-ї групи віку	1 / 1	1 / 1	3 / 3
	Молодняки 2-ї групи віку та середньовікові насадження:			
	За наявності підросту, підліску та чагарничків	1 / 2	1 / 2	3 / 4
	Без підросту, підліску та чагарничків	2 / 4	1 / 4	4 / 4
	Пристиглі, стиглі та перестійні насадження:			
	За наявності підросту, підліску та чагарничків	2 / 3	2 / 3	4 / 5
	Без підросту, підліску та чагарничків	3 / 4	3 / 4	5 / 5
	Рідколісся	2 / 3	2 / 3	4 / 5
Хвойний ліс вище 500 м (пд./пн. схил)	Молодняки 1-ї групи віку	2 / 3	2 / 3	4 / 4
	Молодняки 2-ї групи віку та середньовікові насадження:			
	За наявності підросту, підліску та чагарничків	2 / 3	2 / 3	4 / 4
	Без підросту, підліску та чагарничків	3 / 4	3 / 4	4 / 5
	Пристиглі, стиглі та перестійні насадження:			
	За наявності підросту, підліску та чагарничків	2 / 3	2 / 3	4 / 4
	Без підросту, підліску та чагарничків	4 / 4	4 / 4	5 / 5
	Рідколісся	3 / 3	3 / 3	4 / 5
Листяні і змішані ліси до 500 м (пд./пн. схил)	Молодняки 1-ї групи віку	1 / 1	1 / 1	2 / 3
	Молодняки 2-ї групи віку та середньовікові насадження:			
	За наявності підросту, підліску та чагарничків	1 / 2	1 / 2	2 / 3
	Без підросту, підліску та чагарничків	2 / 2	2 / 2	2 / 3
	Пристиглі, стиглі та перестійні насадження:			
	За наявності підросту, підліску та чагарничків	1 / 3	1 / 3	2 / 4
	Без підросту, підліску та чагарничків	2 / 4	2 / 4	2 / 4
	Рідколісся	1 / 2	1 / 2	2 / 4
Листяні і змішані ліси вище 500 м (пд./пн. схил)	Молодняки 1-ї групи віку	1 / 2	1 / 2	3 / 3
	Молодняки 2-ї групи віку та середньовікові насадження:			
	За наявності підросту, підліску та чагарничків	3 / 2	3 / 2	4 / 3
	Без підросту, підліску та чагарничків	3 / 3	3 / 3	4 / 3
	Пристиглі, стиглі та перестійні насадження:			
	За наявності підросту, підліску та чагарничків	3 / 3	3 / 3	4 / 3
	Без підросту, підліску та чагарничків	4 / 4	4 / 4	4 / 4
	Рідколісся	3 / 3	3 / 3	4 / 4
Чагарники		2	2	3
Орні землі		4	3	3
Болота		4	4	4
Яйли		4	5	5

* Парні типи угідь з різних макросхилів (південного і північного), об'єднано попарно.

Таблиця 18. Сумарні дані продуктивності мисливських угідь у межах Степової природної зони та Криму
Table 18. Total data on the productivity of hunting grounds within the Steppe natural zone and Crimea

Тип, підтип та вид мисливських угідь	*Cervus elaphus*	*Dama dama*	*Capreolus capreolus*	*Sus scrofa*
Степова (північна) зона, загальний бонітет (сума)	106	113	101	107
Степова (північна) зона, бонітет лісових угідь (сума)	51	53	54	53
Степова (південна) зона, загальний бонітет (сума)	106	113	101	107
Степова (південна) зона, бонітет лісових угідь (сума)	53	53	54	57
Зона Криму загальний бонітет (сума)	244	–	246	293
Зона Криму бонітет лісових угідь (сума)	138	–	133	192

Таблиця 19. Щільності населення (особин на 1000 га угідь) та чисельності (тисяч особин) основних видів диких ратичних тварин природної зони Криму
Table 19. Population densities (individuals per 1000 ha of land) and numbers (thousands of individuals) of the main species of wild ungulates in the Crimean natural zone

Показники рясноти звірів	*Cervus elaphus*	*Capreolus capreolus*	*Sus scrofa*
Щільність на площу лісових угідь, min–max	5,0–17,5	14,0–44,0	3,0–5,5
Чисельність на загальну площу угідь, min–max	10,4–36,3	29,0–91,2	6,2–11,4

Табличні дані (табл. 17–19), що характеризують цінність окремих підтрипів мисливських угідь, свідчать, що мисливські звірі проживають не лише у найкращих угіддях. Сумарні бонітети (категорії цінності) у зоні Криму показують, що дикі ратичні (олень, сарна, свиня) мають свої улюблені місця проживання (найвищий бонітет умов), а також можуть заселяти підтипи та види мисливських угідь з нижчою привабливістю для диких тварин.

Сумарні бонітети лісових угідь, скажімо, для оленів, мають вищі значення (138 — табл. 18) проти загального 244, тобто, лісові типи угідь більш придатні для проживання ратичних [Instruction... 2002]. Подібна картина складається і для інших видів. Тому при розрахунку оптимальної чисельності необхідно враховувати й нелісові типи угідь, зокрема чагарники, орні землі (посіви, сади, виноградники), болота, яйли. Ці типи мисливських угідь, безперечно, також відвідуються й використовуються дикими ратичними, хоч і меншою мірою.

Площа мисливських угідь цієї зони складає 2,072 млн га (табл. 2–6 Державної служби статистики), з них лісових — 0,180 млн га, польових та інших (окрім лісу) — 1,892 млн га; лісистість — 8,7%. Загальна чисельність диких ратичних за розрахунковими даними — 7,25 тис. ос. Головну лісомисливську роль в угіддях Криму відіграють олень шляхетний, сарна, свиня дика. З інтродуцентів важливу роль відіграє муфлон (вольєрне розведення).

Для розрахунків оптимальної чисельності основних видів ратичних у Криму використані авторські спостереження (1990–2021 рр) у мисливських господарствах цієї природної зони України. Оптимально допустимі розміри мінімальної (бонітет 4,0) та максимальної (бонітет 1,5) щільності населення[5] диких ратичних в угіддях можуть знаходиться у наступних межах (табл. 19): мінімальна — 45,6 тис. ос., максимальна — 138,8 тис. ос.

Для досягнення останньої оцінки потребні кардинальних змін у засадах ведення мисливського господарства в регіоні. І саме тому фактична чисельність диких ратичних в мисливських угіддях кримської природної зони становить лише 7,3 тис. особин. Попри це, наразі через ситуацію, що склалася зі статусом Криму, починаючи з 2014 року, пропонувати робити там якісь зміни у практиці ведення мисливського господарства неможливо.

[5] Проєкт розпорядження Кабінету Міністрів України «Про схвалення Концепції розвитку мисливського господарства в Україні на період 2021–2025 роки». (Наразі існує декілька конкуруючих документів у стані обговорення, зокрема й «Стратегія мисливського господарства на період до 2035 року», яку активно обговорюють мисливствознавці у соціальних мережах. — *Прим. ред.*).

Підсумки

Проведене дослідження з урахуванням стану мисливської галузі і можливостей підвищення продуктивності мисливських угіль дозволяє сформулювати такі висновки.

1. Аналіз фактичної та розрахунок оптимальної чисельності основних видів диких ратичних в розрізі природних зон України та порівняння цих значень показали значний резерв для підвищення фактичної їх чисельності (у першу чергу лося європейського, оленя шляхетного, сарни європейської, свині дикої) за рахунок природної кормової бази та, особливо за рахунок інтенсифікації ведення мисливського господарства.

2. Мисливська галузь країни переживає не найкращі часи: занедбаний стан фауністичного ресурсу, відсутність дієвої допомоги держави у становленні галузі, зниження рівня позитивного іміджу мисливців і мисливства загалом — все це «гальма», які перетворюють потенційно супер-перспективне фахове господарство у кволий придаток ресурсного відомства. В результаті пошуку і моделювання перспектив стабілізації вітчизняного мисливства шляхом вивчення загальних (організаційних, геополітичних, географічних, відомчих) факторів впливу на розвиток галузі, пізнання її наріжних каменів на сучасному етапі становлення, визначено основні лімітуючі фактори впливу на розвиток сучасного мисливства країни.

3. Антиподом негативних явищ у мисливській галузі виступає належним чином сформована професійна єгерська служба (з мисливствознавцями), першочерговим завданням якої є ведення контролю за браконьєрством та чисельністю хижих тварин, в першу чергу вовків. Для підвищення ефективності боротьби з браконьєрством доцільним є створення служби охорони державного мисливського фонду з необхідним матеріально-технічним забезпеченням та наданням їй повноважень органів внутрішніх справ.

4. У зв'язку зі зростанням поголів'я вовка та інших хижих, збільшенням частоти випадків сказу серед тварин, питання контролю за станом їх популяцій повинно стояти на державному рівні. Для його вирішення доцільно поновити інститут діяльності професійних єгерів-вовчатників (ця система вже існувала і довела свою доцільність). Крім володіння інформацією про стан популяцій, а також розміщення хижих у регіоні, професіонали зможуть кваліфіковано організувати контроль за чисельністю вовків, додатково інших хижаків, зокрема шакала, собак та котів-волоцюг в угіддях.

5. Розведення диких ратичних мисливських ссавців в умовах напіввільного утримання наразі постає як сучасна галузь народного господарства, що утворилася на стику інтересів тваринництва, мисливства та туризму. Воно виступає однією з пріоритетних галузей розвитку мисливства України, у тому числі інфраструктури мисливського туризму.

6. Успіхи європейського мисливства, де активно працюють десятки професійних науково-дослідних установ, свідчать про актуальність питання утворення в нашій країні науково-практичного координаційного Центру з мисливствознавства. Ця наукова установа має виконувати дієвий аналіз ведення мисливського господарства України з метою надання практичних рекомендацій виробництва з: способів підвищення його ефективності, підняття престижу галузі, раціонального використання фауністичного ресурсу. Реформування мисливської галузі як специфічного соціально-виробничого природоохоронного утворення повинно стати основним завданням такого Центру. Слід також покласти на Центр завдання з відтворення традицій вітчизняного мисливського господарства, яке, крім галузевого призначення, має бути джерелом охорони та відтворення не лише мисливської фауни, а й усієї природи.

7. Для загальної організації та координації дій під час реформування мисливської галузі необхідно завершити розробку на державному рівні Концепції розвитку мисливського господарства України та забезпечити обов'язковість виконання її основ для мисливських господарств всіх форм власності. Метою Концепції, яка повинна стати стратегічною основою нового мисливського Закону, є перетворення мисливського господарства України у сучасну та рентабельну галузь природокористування.

Декларації

Фінансування. Дослідження проведено авторами в рамках науково-дослідної роботи «Дослідження фактичної та визначення оптимальної чисельності основних видів ратичних мисливських тварин в розрізі природних лісомисливських областей України 2020–2024 рр.» і також включає звіт з бюджетної теми «Дослідити особливості організації та ведення мисливського господарства в Україні в сучасних умовах (2010–2014 рр.)» із № Держреєстрації 0110U001921.

Конфлікт інтересів. Автори не мають жодних конфліктів інтересів, які могли вплинути на зміст статті.

Поводження з матеріалом. Дослідження не передбачало роботу з живим або колекційним матеріалом.

References

Bondarenko, V. D. 1998. *Biotechnology. Part 1*. Lviv, 1–169. [Ukrainian]

Bondarenko, V., E. Rizun. 2016. Challenges of the hunting farms management in Ukraine and possible solutions. *Proceedings of the Forestry Academy of Sciences of Ukraine*, **14**: 180–184. [Ukrainian] CrossRef

Delegan, I. V., I. I. Delegan, I. I. Delegan. 2005. *Biology of forest birds and animals.* Polly, Lviv, 1–600. ISBN 5-7763-1487-9 [Ukrainian]

Gulay, V. I. 1992. Ecological types of the European roe deer in Ukraine. *Vestnik zoologii,* No. 1: 45–50. [In Russian]

Gulyk, I. T., O. O. Orlov. 2000. Specificity of consumption of different forages by European roe deer in the forests of Central Polissia depending on ecological conditions and season of the year. *In: Problems of Forest Ecology and Forest Management in Polissia of Ukraine*. Volyn, Zhytomyr, 109–118. (Series: Scientific works of Polissia ALNMS; Issue 7). [Ukrainian]

Instruction... 2002. *Instruction of the Arrangement of Hunting Grounds*, 2002. The State Forestry Committee of Ukraine. Kyiv, 1–113. [Ukrainian]

Khoyetsky, P. B. 2013. *European Roe Deer (Capreolus capreolus L.) in Hunting Grounds of Lviv Region*. Spolom, Lviv, 1–224. [Ukrainian]

Khoyetskyi, P. B., S. L. Kopiy, O. O. Meleshchuk, I. V. Phizyk, V. O. Agiy, V. M. Sukhovych. 2022*b*. *Forestry and Hunting Grounds: a textbook.* Spolom, Lviv, 1–256. ISBN 978-966-919-903-4 [Ukrainian]

Muzyka, V., O. Gonta. 2020. Assessment of the current state of development of hunting economy in Ukraine. *Galician Economic Herald*, No. 6 (67): 18–32. [Ukrainian] CrossRef

Myronenko, M. 2015. *Draft Model of Reformation and Development of Hunting Sector in Ukraine.* ENPI East FLEG II. WWF-DCP, Ukraine, 1–261.

Novikov, R. 2020. Pulse of the industry. Indicators of vital activity of the hunting industry of Ukraine. *Forestry and Hunting Journal*, No. 3: 22–25. [Ukrainian]

Rizun, E., V. Bondarenko. 2016. Trends in population dynamics of the Ukrainian game mammal fauna and propositions on improvement of its census. *Proceedings of the Theriological School*, **14**: 34–40. [Ukrainian] CrossRef

Sablina, T. B. 1955. The ungulates of Belovezhskaya Pushcha. *Proceedings of the Institute of Animal Morphology, USSR Academy of Sciences*, **15**: 20–89. [Russian]

Sheihas, I. M. 2013. Efficiency of forestry management as a result of limiting factors of influence on the state of hunting resource. *Scientific Bulletin of the National Forestry University of Ukraine*, **23** (6): 328–332. [Ukrainian]

Sheihas, I. M. 2021. Characteristics of limiting factors affecting the state of hunting resources of Ukraine. *Theriologia Ukrainica,* **21**: 141–151. CrossRef

Sheihas, I. 2023. Dzharylhach Island (Ukraine): results of game management research in 1991–2022. *Theriologia Ukrainica*, **26**: 176–196. [Ukrainian] CrossRef

Volokh, A. M. 2016. *Mammals Hunted in Steppe Ukraine. Book 2.* Grinn D. S., Kherson, 1–573. [Russian]

Zagorodniuk, I., I. Dykyy. 2012. Hunting mammal fauna of Ukraine: species list and vernacular names. *Visnyk of the Lviv University. Series Biology*, **58**: 21–44. [Ukrainian] https://bit.ly/4ecHWwE

Zagorodniuk, I. 2024. Fauna of war: trench fauna, polemochors, stray and alien animals (theriological aspects). *Theriologia Ukrainica*, **27**: 3–24. [Ukrainian] CrossRef

Theriologia Ukrainica, **28**: 201–224 (2024)
p-ISSN 2616-7379 • e-ISSN 2617-1120
DOI: 10.53452/TU2817

ZOOLOGICAL EXHIBITIONS IN NATURAL HISTORY MUSEUMS: CLASSIC DESIGN AND MODERN APPROACH

Igor Evstafiev

Key words

natural history museums, zoological exhibition, dioramas and biogroups, knowledge dissemination, exhibition innov-?tions.

doi

http://doi.org/10.53452/TU2817

Article info

submitted 03.12.2024
revised 24.12.2024
accepted 30.12.2024

Language

Ukrainian, English summary

Affiliations

Crimean Republican Sanitary and Epidemiological Station (Simferopol, AR Crimea)

Correspondence

Igor Evstafiev; Crimean Republican Sanitary and Epidemiological Station; 67 Naberezhna Street, Simferopol, 79005 Ukraine
Email: e-igo@ukr.net
orcid: 0000-0003-1586-8411

Abstract

Traditional natural history museums display elaborate stuffed animals in showcases or as part of dioramas. Classic diorama displays are three-dimensional images, with a combination of natural objects and artworks depicting a natural setting. The basis of a zoological diorama is a realistic image of the landscape (a photograph or painting depicting a certain landscape), which serves as a background for the main objects of the exhibition. To create a realistic atmosphere, natural materials such as soil, stones, plants, and trees are used, and stuffed animals in dioramas are made in dynamic poses typical of the species. This means of recreating a part of the natural environment helps to demonstrate the peculiarities of the ecosystem and the atmosphere itself in which the represented animal species live. The author, who has been visiting zoological museums in different cities and countries for many years, has had the opportunity to observe the emergence of fundamentally new approaches to exhibition activities in modern museums, and the impetus was his acquaintance with the Grande Galerie de l'Évolution in Paris, which is part of the Muséum National d'Histoire Naturelle. The Evolution Gallery exhibition is a vivid example of a new approach that skilfully combines the display of stuffed animals and modern technologies to convey information about the principles of evolution, biodiversity, and the role of animals in ecosystems. The Gallery widely uses such technologies as multimedia displays, interactive panels, mobile applications, etc. In fact, the further development of zoological exhibitions is determined by scientific and technological progress, and the development of digital technologies (high-quality cameras, drone technology, and smartphones) has made the process of nature photography more accessible. This provides endless possibilities for involving such materials in exhibition activities, which is facilitated by the variety of social networks and various aggregators of visual and audio information available for exchange and use. Therefore, the production and display of new biogroups and dioramas requires the mandatory use of modern technologies, which increases the attractiveness of the exposition for the modern museum visitor. The most successful examples of the use of new approaches in the design of the exposition are presented and analysed.

Cite as

Evstafiev, I. 2024. Zoological exhibitions in natural history museums: classic design and modern approach. *Theriologia Ukrainica*, **28**: 201–224. [In Ukrainian, English summary]

© 2024 The Author(s); Published by the National Museum of Natural History, NAS of Ukraine on behalf of *Theriologia Ukrainica*. This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY-SA 4.0), which permits unrestricted reuse, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

Зоологічні експозиції природничих музеїв: класичне виконання та сучасний підхід

Ігор Євстаф'єв

Резюме. У традиційних природничих музеях експонуються майстерно оформлені опудала тварин, виставлені у вітринах, або як складові діорам. Класичні експозиції у вигляді діорам є тривимірним зображенням, з поєднанням натурних об'єктів і художніх творів, які змальовують довкілля. Основа зоологічної діорами — реалістичне зображення пейзажу (фотографія або живопис, що змальовує певний ландшафт), яке служить фоном для основних об'єктів експозиції. Для створення реалістичної атмосфери використовують природні матеріали, такі як ґрунт, каміння, рослини, дерева, а опудала тварин у діорамах виготовлюють в характерних для виду динамічних позах. Такий засіб відтворення частки природного середовища допомагає продемонструвати особливості екосистеми й самої атмосфери, в якій мешкають представлені види тварин. Автор, маючи багаторічну практику відвідування зоологічних музеїв у різних містах і країнах, мав можливість спостерігати появу принципово нових підходів до експозиційної діяльності у сучасних музеях, а поштовхом стало знайомство з Галереєю еволюції в Парижі (Grande Galerie de l'Évolution), що є складовою Національного музею природної історії (Muséum National d'Histoire Naturelle). Організація експозиції Галереї еволюції — яскравий приклад застосування нового підходу, де вміло поєднують показ опудал і сучасні технології для передачі інформації про засади еволюції, біологічну різноманітність і роль тварин в екосистемах. У Галереї широко використовують такі технології, як мультимедійні дисплеї, інтерактивні панелі, мобільні застосунки тощо. По суті подальший розвиток зоологічних експозицій визначається науково-технічним прогресом, а розвиток цифрових технологій (високоякісні камери, дронові технології та смартфони), зробили процес зйомки природи доступнішим. Це дає безмежні можливості для залучення таких матеріалів до експозиційної діяльності, чому сприяє різноманіття соціальних мереж та різних агрегаторів візуальної й аудіо інформації, доступної для обміну і використання. Тому, виготовлення й експонування нових біогруп і діорам передбачає обов'язкове використання сучасних технологій, що збільшує привабливість експозиції для сучасного відвідувача музею. Наведено й проаналізовано найбільш вдалі приклади використання нових підходів у оформленні експозиції.

Ключові слова: природничі музеї, зоологічна експозиція, діорами та біогрупи, поширення знань, експозиційні інновації.

Вступ

Природничі музеї — це сховища біологічних колекцій, які використовуються вченими для досліджень у галузі систематики, екології та інших наук у всьому світі [Hudson 1987; Vásárhelyi 2003; Jovanovic-Kruspel 2012; Vovk *et al.* 2014; Beck 2018]. Становлення природничих музеїв налічує не одну сотню років [Klymyshyn & Shydlovsky 2014]. Широкій аудиторії зоологічні музеї надають можливість дізнатися про різноманітність тваринного світу, його еволюцію та екосистеми [Allmon 1994; Radzivill & Grytsenko 2023]. Виставки допомагають формувати екологічну обізнаність і розуміння важливості охорони природи [Кондратов 1967].

Сучасні зоологічні (і загалом пророднічі) музеї та їх експонати є важливими центрами знань, досліджень та охорони природи, а також збереження культурної спадщини, пов'язаної з тваринним світом, включаючи традиції, міфи та мистецтво [Burlykina 2012]. Важливу роль відіграють зоологічні музеї України, які пропонують своїм відвідувачам унікальні можливості як для навчання, так і для розваг [Pysanets 2009; Shydlovsky 2012; Zagorodniuk 2022]. Унікальні експонати та виставки про тварин та екосистеми можуть привернути широке коло відвідувачів, і саме тому багато музеїв стають значними туристичними пам'ятками, приваблюючи як місцевих жителів, так і численних туристів.

На написання цієї статті мене надихнуло відвідування в Парижі в грудні 2023 року Galerei evolution (Grande Galerie de l'Évolution) — однієї з частин всесвітньо відомого Національного музею природознавства (Muséum National d'Histoire Naturelle). Автор більш детально

познайомився з Галереєю еволюції, яка представляє великий інтерес як для професійних зоологів, так і для будь-якого любителя природи і тваринного світу зокрема. Представлені тут експонати та особливо форми подання інформації про них однаково цікаві, як підготовленим та обізнаним фахівцям (вченим, студентам тощо) так і людям, які мало що знають про різноманіття тваринного світу (діти шкільного та дошкільного віку, широке коло людей різного профілю, які майже не стикаються у своєму житті зі світом тварин).

Для створення сучасних експозицій в останні десятиліття використовується новий підхід до їх формування. То в чому ж його новизна? Щоб відповісти на це питання, необхідно спочатку розглянути суть класичного підходу до створення зоологічних експозицій, які в більшості своїй, якщо не всі, створювалися в XIX–XX ст. у зоологічних чи краєзнавчих музеях.

Зоологічна експозиція Великої Галереї еволюції в Парижі, повною мірою — дітище нового підходу (рис. 1). І в нас в останні роки почали впроваджуватися окремі елементи нового підходу в новостворюваних і реконструйованих зоологічних експозиціях. Але щоб розкрити переваги нового підходу і показати необхідність його впровадження, потрібно розглянути їх більш детально, що дозволить провести порівняльний аналіз обох підходів і дати їм об'єктивну оцінку. Тому на початку повідомлення — кілька слів про історію створення Національного музею природної історії та Великої галереї еволюції в Парижі.

У другому розділі поговоримо про суть зоологічних колекцій і класичний підхід до створення зоологічних експозицій у музеях, а далі познайомимося з новим підходом на прикладі зоологічної експозиції паризької Галереї еволюції. Третій розділ присвячений обговоренню нового підходу до формування зоологічних експозицій та розглянуті основні новації, що застосовуються при створенні зоологічних експозицій.

І, нарешті, в обговоренні, ми не лише спробуємо зробити акценти на перевагах нового підходу, але й показати його позитивну роль у розвитку музейної справи в науковому та пізнавальному планах, а також і в естетичному, етичному, фінансовому тощо.

1. З історії створення музею та галереї

Національний музей природної історії — це найбільша дослідницька та просвітницька установа Франції, що має багату і цікаву історію, різні сторони якої висвітлені в публікаціях [Barshteyn & Blume 2023, тощо].



Рис. 1. Галерея еволюції (Grande Galerie de l'Évolution) Національного музею природознавства (Muséum National d'Histoire Naturelle) у Парижі. Фото автора, 06.12.2023.

Fig. 1. The Gallery of Evolution (Grande Galerie de l'Évolution) of the National Museum of Natural History (Muséum National d'Histoire Naturelle) in Paris. Photo by the author, 06.12.2023.

Офіційною датою заснування музею вважають 10 червня 1793 р. Саме тоді під час французької Революції був підписаний декрет революційного Конвенту про його заснування. Поява попередника музею має давнішу історію і йде до створеного в 1635 році королем Людовіком XIII Королівського саду медичних рослин (згодом він став просто Садом Короля), що перебував під контролем лікарів. З 1729 сад лікарських рослин став офіційно називатися «Музеєм природної історії» і призначався для вивчення природознавства. Однак його пріоритетним завданням було вивчення рослин та їх акліматизація. Збори музею активно поповнювалися за рахунок ботанічних, геологічних та етнографічних колекцій, зібраних місіонерами у Вест-Індії, Південній Америці й Африці.

У 1793 був переглянутий його статус, і в процесі проведеної реорганізації було засновано 12 кафедр, що спеціалізуються в різних галузях природничого знання. Дуже активно розвиток музею йшов у XIX ст., коли для нього були побудовані мінералогічна, зоологічна та палеонтологічна галереї та нові оранжереї, а також ряд будівель для розміщення колекцій.

Розвиток музею у XIX ст. тісно пов'язаний з іменами натуралістів Е. Ж. де Сен-Ілера, Ж.-Б. Ламарка, Ж. Л. Кюв'є — провідних натуралістів доби Просвітництва. У той час із музеєм співпрацюють Ж. Л. Л. Бюффон, Олександр Броньяр, Адольф Т. Броньяр, Г. Мендель (основоположник генетики); хімік Ж. Гей-Люссак; А. Бекерель (лауреат Нобелівської премії з фізики) та низка інших видатних вчених, які заклали основи сучасної науки.

У цей час музей починає брати активну участь в організації наукових експедицій до віддалених регіонів планети для збирання різних експонатів. І хоча основною метою Музею було збирання колекцій та освіта публіки, але завдяки постійному проведенню наукових досліджень та аналізу накопиченого матеріалу, вчені здійснили прорив як у розробці класифікації рослин, так і в інших розділах природознавства.

Нова фаза зростання та розвитку Музею пов'язана зі здобуттям ним у 1907 році фінансової незалежності, що дозволило відкрити кілька нових філій по всій Франції, а установа стала займатися організацією експедицій до незвіданих куточків світу, з метою збирання нових зразків для колекцій. Національний музей природничої історії (Muséum National d'Histoire Naturelle) є одним із найзначніших і найстаріших музеїв природної історії у світі, є важливим центром наукових досліджень, освіти та збереження природної історії. Він входить до числа найбільших науково-дослідних та освітніх організацій у світі.

Нині музей має великі колекції опудал тварин, мінералів, рослин і викопних решток, що представляють різноманітність життя на Землі. При цьому колекції включають безліч різноманітних видів — від мікроскопічних організмів до великих ссавців, ілюструючи еволюційну різноманітність і взаємозв'язки між видами. Його галереї, сади та зоопарки щорічно відвідує понад 2 млн осіб. Штат музею налічує близько 1850 співробітників, з них близько 500 — дослідники й науковці, а у всіх його підрозділах зберігається 62 млн документів, музейних предметів і міститься безліч живих представників флори та фауни Землі.

Музей активно веде наукові дослідження у різних галузях, таких як екологія, зоологія, ботаніка, палеонтологія та ін. Музей співпрацює з місцевими та міжнародними інститутами, роблячи значний внесок у світові наукові дослідження. У французькій державній адміністрації Музей класифікується як велика та важлива установа вищої освіти.

Однак його діяльність цим не обмежується, його співробітники беруть активну участь у різних освітніх програмах. В його стінах і не тільки, регулярно проводяться тимчасові та постійні експозиції, що охоплюють теми екології, еволюції, збереження природи та зміни клімату. Музей також пропонує лекції, семінари, майстер-класи та екскурсії для школярів, студентів та широкої аудиторії.

Музей активно обговорює проблеми, пов'язані з охороною природи, зміною клімату та захистом біорізноманіття, підкреслюючи важливість сталого розвитку. Включає проєкти та ініціативи щодо захисту зникаючих видів і збереження природних ресурсів. В останні десятиліття музей направив свої дослідницькі та освітні зусилля на вивчення впливу людської діяльності на навколишнє середовище.





Рис. 2. Національний музей природознавства (Muséum national d'histoire naturelle) у Парижі. Фото автора.
Fig. 2. The National Museum of Natural History (Muséum national d'histoire naturelle) in Paris. Photo by the author.

Національний музей природознавства об'єднує низку організацій, з яких у Парижі розташовані: Сад рослин; Венсенський зоопарк; Музей людини; Галерея еволюції; Мінералогічна галерея; Палеонтологічний музей; мінізоопарк при Рослинному саду. Поза Парижем розташовані: дендрарій Шевролу (Chèvreloup, Rocquencourt), зоопарк у Клер (Clères), морська біостанція у Конкарно (Concarneau); зоопарк в От-Туш (Haute-Touche, Obterre); музей на основі стоянки первісної людини Абрі-Пато (Abri Pataud) у Ле-Езі-де-Таяк; екологічна лабораторія в Брюнуа та ін. (рис. 2).

2. Зоологічні колекції та експонати

2.1. Мета і загальні принципи створення колекції

Зоологічні колекції являють собою зібрання зразків тварин, таких як опудала, скелети, мокрі препарати, шкури, яйця, комахи та інші види експонатів, які вимагають особливого поводження залежно від матеріалу та цілей зберігання. Зоологічні колекції в музеях створюються вже кілька століть з метою вивчення тваринного світу, а демонстрації різноманітності тваринного світу та різних аспектів його організації здійснюється шляхом організації відповідних експозицій [Klymyshyn 2002, 2017; Barkaszi *et al.* 2021].

З самого початку їх організації всі колекції, що створюються в музеях, набували статусу наукових та освітніх центрів і розвивалися передусім як складові освітніх та академічних установ [Shydlovsky 2012; Zagorodniuk 2022]. Зоологічні колекції мають велике значення для науки, освіти й культури [Pysanets 2009]. Вони є важливим інструментом для вивчення та збереження біорізноманіття, а також розуміння еволюції, екології та поведінки тварин [Rivière 1985]. Зоологічні колекції використовуються для опису нових видів та уточнення систематичного стану відомих видів. Конкретні екземпляри в колекціях надають дані про морфологічні зміни видів у часі.

Зразки із зоологічних колекцій можуть використовуватись для вивчення змін в ареалі видів, спричинених зміною клімату або антропогенними факторами. Вони допомагають оцінювати стан популяцій і проводити порівняльні дослідження з сучасними даними. Музейні колекції часто містять кісткові залишки та екземпляри вимерлих видів (наприклад, додо, сумчастий вовк та інші), що дозволяє вченим вивчати їх біологію та екологію. Вони є генетичним банком для рідкісних і зникаючих видів. Сучасні технології дозволяють вилучати ДНК з музейних зразків, що допомагає у вивченні популяційної генетики та філогенетики. Тому зоологічні колекції є базою даних для моніторингу змін у біорізноманітності та екосистемах.

Зоологічні колекції є частиною світового культурної та історичної спадщини. Вони є свідченнями досліджень і відкриттів минулого. Тому багато колекцій пов'язані з історією науки, великими дослідниками та епохами географічних відкриттів [Zagorodniuk 2022]. Велика роль зоологічних музеїв у вихованні та освіті людей [Belyakov 2002; Khitsova 2003]. Їх експонати допомагають відвідувачам музею зрозуміти різноманітність тваринного світу, його вразли-

вість і важливість збереження природи, а колекції часто використовуються в освітніх програмах для студентів і школярів [Klymyshyn 2005]. Зоологічні колекції відіграють ключову роль у розумінні минулого, вивченні сьогодення та плануванні майбутньої взаємодії людини з природою [Sotnikova 2004; Weidacher 2005].

Весь шлях тварини від природи до експозиції через колекціонування можна описати такими кроками [Weidacher 2005; Pakhomov & Kulbachko 2006]:

- вилучення тварин із природи різними доступними методами залежно від особливостей тварини та місця її проживання (збір, виловлювання, відстріл тощо);
- збереження (колекціонування) зібраних тварин для тривалого зберігання та подальшого поглибленого вивчення (виготовлення тушок та опудал тварин; спиртових, формалінових та інших препаратів тощо) [Zaslavsky 1971, 1986];
- створення анатомічних препаратів з окремих частин тварин (кісткових скелетів, препаратів окремих органів або інших м'яких частин тіла та ін.);
- накопичення колекційних матеріалів у вигляді фондових колекцій зосереджених у зоологічних музеях для тривалого зберігання та вивчення експертами [Rutynskyi & Stetsiuk 2008];
- організація видовищних експозицій із частини фондових колекцій для ознайомлення з тваринним світом широкого кола людей (школярів, студентів, інших любителів природи) [Aprodov 1980].

Створення колекцій у зоологічних музеях — це лише одна сторона медалі, друга — організація їхнього зберігання [Pecheniuk 2024]. Збереження зоологічних колекцій вимагає ретельного підходу та застосування сучасних технологій. Це дозволяє забезпечити довговічність експонатів та їх доступність для майбутніх поколінь. Догляд за опудалами тварин у музеях є важливою частиною їхнього збереження. Опудала є цінними експонатами, які вимагають регулярного догляду для запобігання пошкодженням, пов'язаним із впливом часу, шкідників або несприятливих умов навколишнього середовища.

Зберігання зоологічних колекцій у музеях — це процес, що вимагає суворого дотримання певних стандартів і методик для забезпечення збереження об'єктів та їх наукової цінності. Це і температура, що зазвичай підтримується на рівні 18–22 °C; і оптимальна відносна вологість — 45–55%, щоб уникнути руйнування органічних матеріалів та розвитку цвілі; і вентиляція — регулярний повітрообмін запобігає скупчення вологи й накопичення летючих органічних сполук [Pecheniuk 2024]. При цьому, опудала тварин і шкури зберігаються в спеціальних шафах або на полицях, захищених від пилу та світла. Мокрі препарати (наприклад, органи або цілі особини) зберігаються в скляній або пластиковій тарі з консервувальними розчинами (зазвичай етанолом або формаліном).

Інша проблема колекцій — захист від шкідників: використовуються пастки, інсектициди та бар'єри, щоб запобігти пошкодженню колекцій міллю, жуками чи грибками [Behr 1971; Pinniger 1990]. Важливо приділити увагу й освітленню, бо для більшості експонатів необхідно мінімізувати вплив світла, особливо ультрафіолетового випромінювання, щоб запобігти вицвітанню і деградації матеріалів. Ефективне зберігання зоологічних колекцій — це довгостроковий процес, що вимагає сучасного обладнання, професійних знань, систематичного догляду та індивідуального підходу до кожного конкретного екземпляра. Тому, необхідний періодичний огляд кожного опудала фахівцями щодо появи цвілі чи грибків, пошкоджень від комах чи гризунів, змін структури, кольору чи текстури матеріалів.

Виникають проблеми й зі старінням матеріалів, використаних для створення опудал, особливо в історичних колекціях. З часом руйнується і біологічний матеріал під впливом різноманітних мікрокліматичних та фізичних чинників (зміни температури та вологості, вицвітання, вібрація), біологічних агентів (комах детритофагів, грибків тощо), маніпуляцій з матеріалом під час перегляду та догляду, дослідницьких заходів (включно з відбором проб) [Pecheniuk 2024]. Проте регулярний догляд і моніторинг стану опудал та інших експонатів допомагають значно продовжити термін їхньої служби. Для мети моніторингу можна використовувати цифрові технології для фотографування і запису змін у зовнішньому вигляді.

Опудала тварин — це не тільки експонати, але і важливі наукові та культурні об'єкти. Їх збереження дозволяє передавати знання майбутнім поколінням, демонструвати біорізноманіття і служити основою для наукових досліджень [Pysanets 2009].

Є два основні типи зоологічних колекцій. Головний з них — традиційні музейні колекції у формі експозицій, які давно посіли своє місце як відправний матеріал при описі та демонстрації біологічного розмаїття. Значно менш поширені депозитарії заморожених життєздатних репродуктивних і соматичних клітин. Традиційні колекції служать для експонування оброблених тим чи іншим способом останків тварин, придатних переважно для морфологічних досліджень, і вони дають (формують) уявлення про біоту. При цьому можливості отримання додаткової інформації, наприклад, про особливості тонкої морфології чи про геном організму, збереженого у вигляді опудала, дуже обмежені.

Колекції ДНК — новий спосіб вивчення та збереження біорізноманіття, а кріоконсервація дозволяє зберегти потенційно життєздатні організми або їхні клітини [Abramson *et al.* 2004]. Така колекція має велике значення для наукових досліджень, включаючи вивчення біорізноманіття, еволюції, генетики популяцій та екології. Однак технологія глибокого заморожування та зберігання в рідкому азоті досить складна, дорога та енергомістка процедура. Тільки витрати на утримання одного такого банку в США оцінюються від 50 000 $ до 80 000 $ на рік [Abramson *et al.* 2004]. Організація зоологічного збору зразків ДНК вимагає спеціальних підходів для забезпечення тривалого збереження генетичного матеріалу.

Для організації колекції з ДНК-зразками використовують біоматеріали: кров, тканини (наприклад, м'язи, шкіра, печінка), пір'я, волосся, кістки, зуби та ін. Дбайливі методи збирання ДНК, які дозволяють організму залишатися живим, особливо важливі при вивченні рідкісних, реліктових і зникаючих видів. Основні методи консервації: заморожування зразків при низьких температурах (від 20 ° C до -80 ° C), а також використання консервувальних розчинів (етанол, DMSO, буфери для стабілізації ДНК). Технічний аспект збереження ДНК дуже простий. Виділена, очищена та висушена ДНК тривалий час може зберігатися при кімнатній температурі у закритих пробірках, наповнених інертним газом.

Створення та підтримка колекції ДНК-зразків потребує значних ресурсів та кваліфікованого персоналу, але є важливим внеском у науку та збереження біорізноманіття. Об'єднання класичних і сучасних методів у галузі систематики, опису та моніторингу біорізноманіття, в першу чергу, визначає наукову значущість різноманітних зоологічних колекцій на довгострокову перспективу.

2.2. Зоологічні експозиції (класичний підхід)

Зоологічні експозиції організуються на основі фондових колекцій музеїв для демонстрації різноманітності тваринного світу, його еволюції, екології та поведінки окремих видів, а також з метою популяризації знань про тваринний світ і залучення широкого кола людей до природоохоронних заходів [Klymyshyn 2002; Pakhomov & Kulbachko 2006].

Нині в основі організації більшості зоологічних експозицій у музеях України (та й багатьох інших країн) лежить демонстрація окремих об'єктів з колекційних фондів музею, а також шляхом оформлення діорам, які дозволяють показати не лише окремих тварин, але й відтворити перед відвідувачами музею їхнє природне середовище (рис. 3) [Chornobai *et al.* 2002; Biliashivskiy 2012; Zagorodniuk 2022].

Тому традиційні природничі музеї (зокрема й зоологічні) — це по суті майстерно оформлені опудала та препарати тварин, які зазвичай виставлені у вітринах поодинці, у форматі біогруп, або як складові діорам [Zaslavsky 1986]. Діорами вважаються ключовою атракцією для відвідувачів, оскільки дають уявлення не тільки про саму істоту, але й про середовище її існування та супутні види тварин і рослин [Barkaszi *et al.* 2021; Zagorodniuk 2023]. Тому сьогодні більшість зоологічних виставок у музеях України (та багатьох інших країнах) використовують діорами, що представляють об'ємно-просторову експозицію, яка показує тварин у природному середовищі існування [Bokotey *et al.* 2014].



Рис. 3. Діорами з використанням таксидермічних фігур ссавців у Музеї природи Харківського університету (фото Ю. Ільюхіна) та в Національному науково-природничому музеї НАН України (фрагменти 3D-туру https://my.matterport.com/show/?m=Nmyg8XRcEiX: URL1 та URL2)

Fig. 3. Dioramas using taxidermy figures of mammals in the Museum of Nature of Kharkiv University (photo by Y. Illiukhin) and in the National Museum of Natural History, NAS of Ukraine (fragments of the 3D-tour https://my.matterport.com/show/?m=Nmyg8XRcEiX: URL1 and URL2)

Діорама в зоологічному музеї — це штучно створена сцена з життя тварин, яка поєднує натуралістичні елементи, опудала тварин, рослинність і пейзажне тло. Улаштування діорами потребує ретельної та злагодженої роботи художників, таксидермістів і музейних фахівців. Створення зоологічних експозицій у вигляді діорам включає низку етапів: від ретельного планування до подальшої реалізації задуманого, щоб у результаті створити правдоподібні та інформативні тематичні сцени [Iksanova 1984].

Все починається з планування і глибокого вивчення досліджуваної теми, коли визначається екосистема (наприклад, тропічний ліс, савана, арктична тундра і т.д.) і тварини, які будуть у ній представлені. Далі необхідно зібрати інформацію про відповідних тварин та їх поведінку, про їхнє середовище проживання, фонові рослини та взаємозв'язки всіх компонентів у конкретній природній екосистемі.

Це стане основою для створення початкових ескізів і макетів, щоб шляхом візуалізації уявляти, як виглядатиме діорама. На даному підготовчому етапі потрібно переконатися, що всі елементи (тварини, рослинність, ландшафт) будуть гармонійно поєднуватися і надавати правдоподібний і цікавий для відвідувачів вид.

І оскільки облаштування зоологічних експозицій у вигляді діорам передбачає створення реалістичних сцен із тваринами, з використанням природних матеріалів та елементів навколишнього середовища, щоб відтворити їх природне проживання, то фон діорами зазвичай виконується у вигляді намальованого (надрукованого) пейзажу, який створює відчуття глибини та перспективи [Bogatyreva 1983]. На такому фоні зображують природні елементи, характерні для обраної екосистеми: ліс, гори, водоймище, небо та інші деталі.

Далі починається підбір натуральних і штучних матеріалів. Грунт, каміння, мох, деревина, засушена трав'яниста рослинність та інші елементи імітують реальні умови проживання тварин. Пластик, гума або спеціальні композитні матеріали можуть використовуватися як для створення елементів середовища (наприклад, води), так і частин деяких тварин. Зрештою все це дозволяє створити реалістичні сценки з життя тварин у природі, що допомагає відвідувачам краще зрозуміти суть екологічних систем і взаємодію в них окремих видів.

Використання опудал тварин у музейних експозиціях є найпоширенішою практикою, що дозволяє створити максимально реалістичне уявлення про різні види тварин у їхньому середовищі проживання. Тому, опудала тварин — основний об'єкт діорами.

Для облаштування діорам можуть використовуватися не тільки опудала, виготовлені професійними таксидермістами, так і моделі тварин, створені за допомогою скульптурування та моделювання, з урахуванням їхніх точних анатомічних особливостей. Тут важливо використовувати фарби, які максимально точно імітують їхнє природне забарвлення і текстуру шкіри або хутра.

Опудала виготовляють з високим ступенем деталізації, що дозволяє відвідувачам побачити тварин у натуральну величину, вивчити текстуру та окрас їхнього тіла та інші анатомічні особливості. Опудалам тварин надають природні пози, що демонструють їх характерну поведінку: полювання, відпочинок, взаємодія з іншими особинами.

Опудала створюють ефект присутності, роблячи експозицію більш разючою, а музейні панелі, що супроводжують опудала, можуть пояснювати, як ці тварини адаптувалися до свого оточення. Використання опудал тварин не тільки додає візуальної привабливості музейній експозиції, але й виконує важливі освітні функції, надаючи відвідувачам можливість ближче познайомитися з різними об'єктами природи та перейнятися важливістю їх збереження.

Демонстрація опудал, розподілених певним чином по групах, дозволяє показати різноманітність форм життя та адаптацій, що відбулися протягом мільйонів років. Тому опудала служать важливим тлом для обговорення еволюційних процесів, таких як природний відбір, адаптація та вимирання [Aprodov 1980]. З метою підвищення інформативності експозиції, кожен елемент діорами, особливо всі представлені в ній види тварин, супроводжуються розташованими поряд інформаційними панелями, які надають дані про біологію, ареал, звички та довкілля тварин, а також про загрози, що стоять перед цими видами.

І якщо тепер познайомитися з оформленням зоологічних експозицій у музеях України, то можна з упевненістю сказати, що всі традиційні природничі (в тому числі й зоологічні) музеї — це по суті майстерно оформлені опудала та інші сухі препарати тварин, які зазвичай виставлені у вітринах поодинці, у форматі біогруп, або як складові діорам. Більшість класичних діорамних експозицій оформлені у вигляді натуральних середовищ проживання тварин, створюючи реалістичні сцени полювання, годівлі, соціальної поведінки й т.п., чим намагалися зробити виставу більш живою, а також створити для відвідувачів ефект занурення в природу. Класичні діорами, при виготовленні яких окремі тварини оточені масою природних елементів, що створюють довкілля в даній експозиції, раніше залучали багато людей своєю видовищністю та новизною. Вони були важливим освітнім елементом, дозволяючи відвідувачам музею познайомитись із природою у максимально реалістичній формі.

Але така форма подачі інформації була актуальною, доступною і цікавою для більшості відвідувачів музеїв у XIX і в першій половині XX століть. Це пов’язано з порівняно мізерною кількістю образотворчої інформації, в порівнянні з описовою (статті, нариси, книги). Нечисленність і малодоступність цікавих фотографій і фільмів про тварин у природі та різноманітні «заморські» природні екосистеми якоюсь мірою компенсувалася такими експозиціями.

Проте, в останні десятиліття інформаційне середовище людини зазнало кардинальних змін. У XXI столітті кількість інформації про природу та тварин кратно, як снігова куля, збільшилася завдяки розвитку цифрових технологій. Насамперед таких, які доступні навіть не професійним фотографам — високоякісні фото- та кіно-камери, дронові технології та смартфони, що зробило процес зйомки природи та тварин більш поширеним і доступним для прак-

тично будь-якої людини. Тому люди зараз не тільки багато фотографують, а й діляться зображеннями та відео з усіма зацікавленими.

Доступні для всіх і різні інформаційні канали, що розповсюджують фотографії та відеоматеріали про природу. Такими стали соціальні мережі та такі платформи, як Instagram, YouTube, Facebook. Безліч баз даних і платформ, що дозволяють обмінюватися фото і відео, також збільшили доступність інформації. Так, наприклад, платформа iNaturalist, дозволяє звичайним людям записувати й ділитися спостереженнями про тварин і рослини, а проєкт Biodiversity Heritage Library, зберігає і ділиться великими обсягами візуальних даних про технології та дослідження. Все це дозволяє користувачам з усього світу ділитися своїм контентом, що створює величезні спільноти любителів природи.

Збільшення числа наукових досліджень, що проводяться з використанням технологій спостереження, також сприяло накопиченню інформації та появі видовищних матеріалів про біорізноманіття та екосистеми. Збільшенню наочної інформації також сприяла участь широкого кола любителів природи (не професіоналів) у зборі даних про природу через проєкти громадянської науки.

Ці фактори в сукупності сприяли значному збільшенню обсягів інформації про природу і тварин у XXI столітті, що призвело до більшої поінформованості суспільства про проблеми охорони навколишнього середовища. А громіздка і стаціонарна за своєю суттю діорама (яку практично неможливо оперативно перевезти без руйнування в нове місце — наприклад, для організації тимчасової експозиції) яка до того ж практично не оновлюється, але вимагає серйозного і постійного догляду для підтримки в належному вигляді. І як результат, для більшості людей тепер стали вже менш цікавими експозиції, виконані в класичному стилі, вони стали малоінформативними та мало видовищними на тлі доступної інформації.

2.3. Велика галерея еволюції в Парижі

Відвідування зоологічної експозиції у Великій галереї еволюції в Парижі, а раніше й інших європейських музеїв, справило яскраве враження у зв'язку із застосуванням нового підходу до формування експозицій для демонстрації їх широкому (у тому числі й непідготовленому) колу глядачів.

Можливо, це одна з причин, що Велика галерея еволюції (Grande Galerie de l'Évolution), заснована ще в 1889 році, — зараз один з найпопулярніших музеїв Парижа. Великий зал еволюції є важливим елементом Національного музею природної історії та відіграє ключову роль у навчанні та інформуванні суспільства про біорізноманіття та еволюцію життя на нашій планеті. Під час Другої світової війни будівлі було завдано великих збитків, але лише через роки уряд Франції виділив фінанси на довгоочікувану реконструкцію галереї. Тому, оновлений музей з величезним залом і скляним дахом площею 1000 кв.м і з новою великою колекцією, що набула сучасного вигляду, було відкрито лише 1994 року.

Що ж являє собою Галерея еволюції в її сучасному вигляді? Галерея займає старовинний чотириповерховий особняк у Парку Віллет (Parc de la Villette). Великий зал еволюції — особлива гордість музею, дивовижний простір, присвячений біологічній еволюції та різноманітності життя на Землі, оскільки тут представлені види в контексті їхнього еволюційного розвитку, наведена інформація про вимирання та збереження видів на сучасному етапі. Зал має високі стелі та просторі площі, оформлені з використанням скла й металу, що створює особливу атмосферу відкриття й вивчення та дозволяє звернути увагу відвідувачів саме на експонатах.

Її експозиція займає площу близько 6000 м^2, вона включає понад 7000 виставкових експонатів, що представляють різні групи тварин, у тому числі різних видів ссавців, птахів, рептилій і морських організмів, що дозволяє створити повне уявлення про різноманітність тваринного світу. Деяким із цих натуралізованих тварин понад 300 років. Вони були привезені французькими експедиціями (з 1762 до XIX ст.) з усього світу з метою вивчення хребетних тварин. Тут можна побачити представників фауни всіх континентів: Євразії, Африки, Північної та Південної Америки, Австрії та Антарктиди. (рис. 4).



Рис. 4. Приклади різних за задумами художників і таксидермістів частин експозиції з використанням зразків ссавців: верхній ряд — таксидермічні фігури і кістяки гігантів у розгорнутих інтер'єрах музею, середній ряд — групи таксидермічних фігур класу «опудал» в експозиційних залах, що представляють таксономічне розмаїття фауни, нижній ряд — окремі фігури з різним емоційним забарвленням — від невиразного через природну «незграбність» виду (капібара) до динамічної фігури (борсук). Фото автора, 06.12.2023.

Fig. 4. Examples of different parts of the exhibition designed by artists and taxidermists using mammalian specimens: top row—taxidermic figures and skeletons of giants in the expanded interiors of the museum, middle row—groups of taxidermic figures of the 'stuffed animal' group in the exhibition halls, representing the taxonomic diversity of fauna, bottom row—individual figures with different emotional colours, from an inexpressive species due to its natural 'clumsiness' (capybara) to a dynamic figure (badger). Photo by the author, 06.12.2023.

Експозиція зроблена так, що у вас виникає відчуття реальності. Крізь скло купола даху світло падає на опудала тварин і здається, ніби зараз вони почнуть рухатися. Експонати організовані таким чином, щоб показати різноманітність життєвих форм та їх еволюцію. Вся колекція галереї розташувалася на 4 поверхах будівлі й розбита на три основні тематичні розділи: різноманіття форм життя, процес еволюції та вплив діяльності людини на біосферу Землі.

Перший поверх присвячений мешканцям морів і океанів, які згруповані за довкіллями: прибережні води, глибини океанів, підводні гарячі джерела, коралові рифи. Тут є скелети синього та південного китів, опудала тунця, скумбрії, кальмара та багатьох інших експонатів.

На другому поверсі Галереї представлені мешканці суші за середовищами їхнього проживання: представники тропічних лісів Америки, африканської савани, флора та фауна французьких заповідників, представники Арктики та Антарктики, пустелі Сахара. Тут можна по-

бачити жирафу, зебру, гієну, дикого собаку, лева, гепарда, мурахоїда, броненосця, анаконду, ягуара, лінивця та багатьох інших тварин.

Цікавий показ тварин, що мешкають в екстремальних умовах з акцентом на їхні адаптації — до спекотної безводної пустелі та суворих морозів, снігів і льодів. Перша група — тварини з фауни Сахари (дромадер, газель, піщана лисиця та ін.), друга — представники Арктики й Антарктики (білий ведмідь, гренландський тюлень, імператорський пінгвін та ін.).

Експозиція третього поверху розповідає про вплив діяльності людини на навколишнє середовище. Колекція розбита на наступні теми: полювання, риболовля, збирання — доісторична активність людини; приручення й одомашнення тварин і штучний відбір; подорожі та колонізація нових територій; зміна ландшафту; забруднення навколишнього середовища. Тут же відвідувачі знайомляться зі станом екології планети на даний період часу та прогнозом на майбутнє. Виставка цього поверху показує не тільки вплив людини на живі організми та їх еволюцію під впливом поодиноких факторів.

Еволюції життя Землі присвячена експозиція четвертого поверху. Тут розглядається розвиток організмів від одноклітинних до ссавців і до появи людини. Тут показані структури клітини та ДНК, а еволюція розглянута з точки зору генетики, спадковості. На експозиції можна дізнатися і про останні досягнення та відкриття генетики. В цілому, експозиція охоплює широкий спектр екосистем, демонструючи еволюцію та адаптацію видів. Тварини розташовані за групами, що допомагає відвідувачам зрозуміти взаємозв'язки між ними.

У «Кабінеті віртуальної реальності» галереї еволюції пропонуються нові види викладання матеріалу про еволюційні процеси. Відвідувачам пропонуються для ознайомлення дві програми: «Подорож до центру еволюції» і «Зниклі гіганти». У першій програмі розповідається про класифікацію видів та історії їхнього розвитку. У другій — про тварин, які мешкали на планеті понад 60 млн років тому. Сеанси відбуваються у спеціальних масках і тривають до пів години. Дитяча галерея «Зал відкриттів», що є тут, — розвивальний зал для дітей 6–12 років, де інформація подається в ігровій формі. Зал відкриттів, має інтерактивні ігри, різні макети та інші педагогічні інформаційні матеріали, що дозволяють дітям повною мірою розібратися в темі еволюції та зрозуміти всі його процеси.

У залі, присвяченій тваринам, що зникають, зібрано 257 видів, занесених до Міжнародної Червоної Книги (МСОП). Знайомство з рідкісними тваринами й видами, що вимирають, допомагає підвищити поінформованість людей про проблеми охорони природи.

Музей Галерея еволюції — важливий елемент освітньої системи, тому для школярів та широкої аудиторії тут проводяться екскурсії, лекції, майстер-класи та тематичні заходи, що допомагає поглибити знання про екологію та важливість збереження біорізноманіття.

3. Новий підхід до формування зоологічних експозицій

3.1. Загальні зауваження

Матеріальну основу, яку використовують для формування зоологічних експозицій, становлять, по-перше, основні фонди конкретного музею, що складаються з тушок і опудал тварин, препаратів, виготовлених з тварин, та інші колекційні матеріали (гнізда, зліпки слідів, сліди життєдіяльності й т.п.). А по-друге, наукові дані про тварин, накопичені музеєм за багато десятиліть, які також використовуються для експозиції та служать інформаційною основою для наповнення змісту експозиції (у вигляді інформаційних листів, фотографій, відео та кінороликів, матеріалів для складання розповідей екскурсоводів та ін.).

Розвиток науково-технічного прогресу та впровадження його досягнень в організацію та оформлення сучасних експозицій робить останні якіснішими, менш фінансово витратними й головне — більш видовищними та привабливими для ширшого кола відвідувачів. У музейній справі дуже важлива спадкоємність. Необхідно дбайливо зберігати створене попередниками в минулі роки, зберігати кращі традиції, і не намагатися копіювати все те, що вже застаріло, що не сприймається сучасними відвідувачами музеїв. Тому, до створення (реорганізації) зоологі-

чних експозицій, треба підходити виважено, критично, беручи до уваги найрізноманітніші аспекти, як то: мета експозиції та її тематика, відведені площі та фінанси, наявна фондова основа і т.п. [Vengerova & Iksanova 1984].

Впровадження подібних нововведень у створення нових або реорганізацію старих виставок і дає якісний стрибок у розвитку видовищності зоологічних (і не тільки) виставок (про це ми поговоримо нижче).

Хоча ми говоримо про два підходи у формуванні зоологічних експозицій, реально новий підхід є розвитком старого, класичного підходу. І говорячи про новий підхід, важливо розуміти, що зміни стосуються не суті колекціонування чи виготовлення опудал, а лише того, як влаштовані сучасні експозиції. Тобто мета нового підходу полягає в організації експозицій із залученням останніх досягнень науково-технічного прогресу, щоб правильно, доступно і цікаво запропонувати наявний матеріал широкому колу глядачів з користю для них та природоохоронної справи в цілому.

Для цього важливо, щоб індивідуальні маршрути турів, а також тури в різні частини виставки адаптувалися до конкретних відвідувачів відповідно до їх підготовки та зацікавленості. З одного боку — для простих глядачів важливо запропонувати яскраві й візуально емоційні експонати, прості в розумінні та видовищні.

Наприклад, для більшості глядачів не має вирішального значення, в якій послідовності відбувається відображення видів. Наприклад, покажуть їм спершу котових, а потім усіх куницевих; або безліч горобиних, а потім качиних; риб чи молюсків тощо. Жорстка прив'язка експозиції до систематики, до еволюційного дерева в масштабах усього музею зазвичай може бути цікава лише невеликій кількості фахівців. Видовищність музейної експозиції від такої структури явно страждає.

А щоб показати дерево життя на нашій планеті, видове розмаїття і загальну спрямованість еволюції широкому колу відвідувачів, достатньо на досить обмеженій площі (наприклад, вздовж однієї стіни зали) послідовно розмістити по кілька представників тваринного світу різних систематичних груп — від найпростіших до ссавців, щоб відповісти на поставлене завдання просто, ясно і головне — наочно. І саме ця частина експозиції може бути покажчиком, своєрідним дороговказом до інших залів або розділів експозиції, що розкриває детальніше різноманітність тієї чи іншої групи тварин. Для цього можна використовувати колірні кодування та чіткі покажчики, щоб допомогти відвідувачам орієнтуватися у рамках музейної експозиції.

Тому в рамках зоологічних виставок, що організовуються у природничих музеях із багатими й різноманітними фондами, під час підготовки експозиції важливо, на думку автора, передбачити для відвідувачів щонайменше два маршрути.

Перший такий маршрут — умовно назвемо його видовищно-пізнавальним, що призначений здебільшого для школярів і студентів небіологічного профілю та інших відвідувачів. Тут, за маршрутом організовуються експозиції за екологічними зонами (тундра, тропічні ліси, океани) або біологічними темами (еволюція, вимирання, адаптації, поведінка тощо).

І, з іншого боку, оскільки музеї мають великі колекційні фонди, що мають велику наукову цінність, то для біологів-професіоналів і відвідувачів, зацікавлених у глибшому знайомстві з тваринним світом, має бути відкритий доступ до певної частини, підготовлених до споглядання, фондових колекцій. Лише такі підготовлені відвідувачі здатні з цікавістю вивчати вміст баночок із препаратами, численні, схожі (на перший погляд) одна на одну тушки чи опудала тварин тощо.

Для організації екскурсій науково-академічної спрямованості абсолютно підходять класичні експозиції. Вони здебільшого представляють систематизовані, часто серійні, колекції, зазвичай об'єднані за спорідненими систематичними ознаками. Це так добре знайомі численні однотипні шафи, в яких поруч одна з одною стоять ряди опудал близькоспоріднених видів або численні банки з різноманітними препаратами (спиртовими, формаліновими тощо). Кожен такий об'єкт супроводжує детальна етикетка (або етикетки) з докладною інформацією

про видову приналежність, дату і місце видобутку, характеристику біотопу тощо. Така інформація вкрай важлива і цікава в основному тільки для вузького кола фахівців. Для неспеціалістів — це видовище (у великій кількості) зазвичай, вкрай нудне і нецікаве.

Тому бажано організувати другий маршрут — науково-академічний, з поглибленим знайомством з колекційними фондами для підготовлених і зацікавлених відвідувачів. Це і школярі — члени натуралістичних гуртків; студенти-біологи; аспіранти, глядачі, які більш поглиблено цікавляться тваринним світом і природоохоронною тематикою. Зазначимо, що обидва маршрути прекрасно співіснують в рамках однієї експозиції будь-якого музею, і далеко не все потрібно змінювати в експозиції за для нового підходу.

Новий підхід під час організації видовищно-пізнавального маршруту передбачає показ нового і цікавого при переході від однієї частини експозиції до іншої, від одного залу до другого. Саме така побудова експозиції здатна підтримати непідробний інтерес до різних частин експозиції протягом усієї екскурсії. В одному місці відвідувачі знайомляться з розмаїттям видів, в іншому — зі здобуванням їжі та видами полювання, у третьому — акцент зроблено на елементах пристосування тварин до місць проживання, а тут іде демонстрація незвичних особливостей анатомії або морфології (наприклад, сезонна зміна хутра).

При створенні Галереї еволюції в Парижі, відомої своєю багатою експозицією, що демонструє розмаїття тваринного світу та процеси еволюції, організатори пішли саме таким шляхом. У зоологічних експозиціях цього музею, які створювали з огляду на естетику, функціональність і освітню цінність, активно застосовують цифрові технології та інші інновації для поліпшення сприйняття відвідувачами наукового контенту. Поєднання традиційних методів демонстрації з новітніми технологіями сприяє залученню відвідувачів і поглибленню їхнього розуміння тваринного світу.

Як зазначалося вище, майстерно виконані класичним методом діорами є окрасою будь-якої експозиції, бо мета діорам — давати уявлення про взаємодію між різними видами та їхнім середовищем існування. Саме тільки діорами до останнього часу давали змогу демонструвати перед відвідувачами різноманітні аспекти поведінки тварин (як-от, полювання, захист або догляд за потомством, сцени спільного існування різних видів та інші аспекти життя тварин у природі), що підкреслювало їхні екосистемні зв'язки.

Для підтримання постійного інтересу до музейних експозицій з боку відвідувачів, дуже важливо, щоб інформація, яка пропонується для огляду, регулярно оновлювалася залежно від нових досліджень або змін у галузі охорони природи. Але створювати регулярно оновлювані цікаві, інформативні та візуально привабливі зоологічні експозиції у вигляді класичних діорам, що надихатимуть і навчатимуть відвідувачів, далеко не просто, не дешево, і чим далі, тим складніше.

Який тепер вихід? Для початку розглянемо, у чому ж відмінності між класичним і новим підходами. І порівняємо їх виходячи з різних точок відліку, беручи до уваги:

• трудовитрати (фінансові й часові на виготовлення експозиції; потреба в основних і допоміжних матеріалах для виготовлення окремих елементів і всієї експозиції; догляд за готовою експозицією); • мобільність експозицій — часова та просторова; • наукова та пізнавальна цінність; • вимоги до місць розміщення експозицій (необхідність у площах, вигляд виділених приміщень тощо).

Сучасний досвід провідних музеїв показує, що найбільш виправдана організація шляхом чергування діорам (експозицій), виконаних у класичному стилі, з експозиціями, виконаними із застосуванням нових сучасних підходів. При цьому частину старих, найменш видовищних діорам, можна легко оновити завдяки кільком маніпуляціям із застосуванням сучасного освітлення (створивши напівтемряву, притінивши всю експозицію і вибірково підсвітивши найвиразніші та найбільш значущі її елементи). Навіть цього часто виявляється достатньо, щоб змінити її видовищність, звернувши увагу відвідувачів на основних героях даної експозиції. При цьому повністю збережеться класична діорама, але вона набуде нового життя, ставши набагато привабливішою для відвідувачів.

Організацію освітленості експозиції можна порівняти з такою на цирковій арені, коли при ввімкненому загальному освітленні наша увага розпорошується, і ми розглядаємо будівлю цирку, глядачів на трибунах, циркові аксесуари тощо. Але щойно світло вимикається і кілька прожекторів вихоплюють із темряви артистів, наша увага зосереджується тільки на них, і ми більше не бачимо (не звертаємо уваги!) на все інше, фонове і стороннє.

Точно так повинно бути в кожній новій експозиції: ми бачимо, наприклад, рись у стрибку, яка намагається спіймати зайця, і зайця, що робить відчайдушний перекид у повітрі, намагаючись ухилитися від гострих кігтів ворога. І ми ніби поглинуті тільки тією сценою, де світлом вихоплені тільки заєць і рись, і ми не бачимо більше ніяких інших деталей: ні на темному задньому плані, ні на такій же безликій землі. Зате тепер наша увага зосереджується на цікавих деталях експонатів: ми можемо роздивитися гострі кігті на лапах, вишкірену пащу з могутніми іклами, що готова схопити здобич, і зайця, що здійснює карколомний пірует у повітрі, ухиляючись від ворога. А в цей час ми чуємо пориви вітру, шурхіт листя під ногами зайця

Саме так сприймаються і виготовляються сценки-діорами за сучасного підходу. При тому тут навіть не потрібні ані ґрунт, ані листя, ані дерева, ані інша атрибутика — все дійство відбувається поруч, на витягнуту руку, а глядач сприймає його яскравіше та більш співпереживаючи, аніж за класичного підходу.

А чому так відбувається? За класичного підходу, як правило, виготовляють об'ємний засклений ящик для даної діорами, малюють заднє тло, встановлюють природні об'єкти (ґрунт, каміння, трава, гілки дерев тощо, щоб створити природне середовище, а потім рись і заєць. І що бачить глядач? Об'ємну «фотографію» із зображенням полювання: тут і зблякла трава, і якесь каміння, і пташка на гілці. У результаті такого споглядання глядач побачить усе, але ось азарту полювання він не відчує, не отримає й емоційного заряду. Тому в сучасних експозиціях велика увага приділяється динамічному освітленню, що підкреслює характерні риси експонатів і створює особливу «живу» атмосферу, і звуковим ефектам, відповідним представленим природним середовищам (шум лісу, крики птахів, рев тварин).

На відміну від класичного підходу, при створенні зоологічних діорамних (по суті) експозицій у сучасних музеях, окрім основних дійових героїв, як, наприклад, леопард, який полює на групу газелей (рис. 5), використовують мінімум матеріалів.

Самотній «камінь», що показує субстрат і місце дії, а далі темне тло, яке не відволікає уваги від основної видовищної групи. Одночасно з цим, на розташованому тут же моніторі, йде демонстрація видовищного полювання леопарда на газелей на теренах африканської савани. І глядач, завдяки зоровому сприйняттю барв природи на екрані, а також відповідному звуковому супроводу, нібито сам занурюється в цю драматичну дію полювання, нібито стаючи його учасником, а група тварин у залі тепер сприймається як стоп-кадр з побаченого в природі, допомагаючи роздивитись безліч дрібних деталей полювання.

Важливу роль у яскравому сприйнятті цієї сцени полювання, грає правильно створена атмосфера оточення: напівтемрява, що оточує відвідувача, вихоплені променями світла тварини, тихі природні звуки. Саме так досягається яскраве сприйняття відтворюваної сцени полювання, яка запам'ятається надовго. І що важливо, таку інтерактивну мінідіораму легко змінити, доповнити новою інформацією, за лічені години перенести в будь-яке інше місце. Коротку інформацію про дійових «осіб» цієї діорами (видові назви, ареал, охоронний статус) відвідувачі можуть знайти поруч на інформаційному панно як у вигляді розміщених тут текстових і фотоматеріалів, так і за відповідними QR-кодами та іншими інтерактивними посиланнями — більш детальну інформацію (особливості біології, етології та екології).

На завершення обговорення двох підходів до формування зоологічних експозицій, зупинимося на характерних особливостях тематичних виставок, присвячених представникам родини котових (Felidae). Котові — улюблений об'єкт багатьох музеїв світу, чільне місце посідають вони і в експозиції ННПМ (Київ) (рис. 6) і Великої галереї еволюції в Парижі (рис. 7). Експозиція цієї групи тварин у музеях України практично цілком виконана за законами класичного стилю [Zagorodniuk *et al*. 2022].

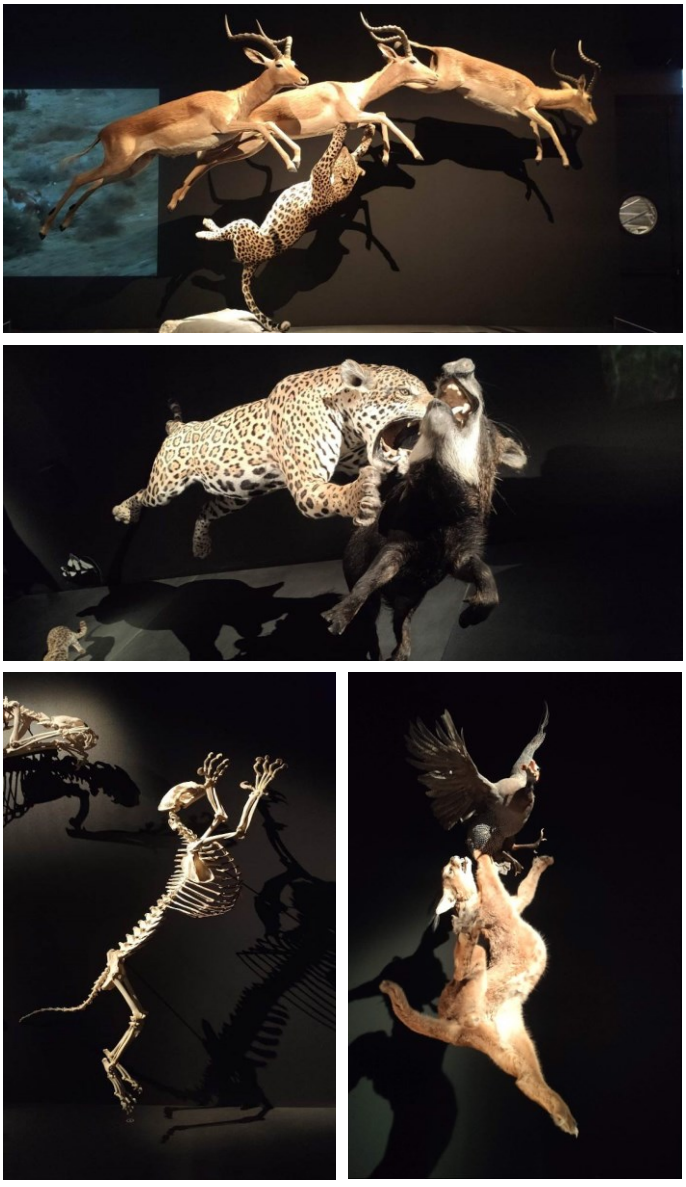


Рис. 5. Динамічні фігури котових, подані як картини сутінкового полювання. Фото автора, 06.12.2023):

(*a*) група газелей у стрибку і леопард, що полює на них, — приклад складної композиції з особливою таксидермічною і художньою майстерністю;

(*b*) леопард стрибає на кабана;

(*c*) скелет представника родини котові Felidae (зліва); каракал в стрибку на птаха (справа) [можливо, ліворуч — також каракал].

Fig. 5. Dynamic figures of cats presented as pictures of twilight hunting. Photo by the author, 06.12.2023:

(*a*) a group of gazelles in a leap and a leopard hunting them: an example of a complex composition with special taxidermic and artistic skill;

(*b*) a leopard jumps on a wild boar;

(*c*) skeleton of a member of the cat family Felidae (left); caracal jumping on a bird (right) [possibly also a caracal on the left].

Тематична виставка родини котових у Парижі виконана в сучасному стилі, з використанням досягнень науково-технічного прогресу. Зупинимося на їхній схожості та відмінностях, які впали в око автору, під час їхнього відвідування та знайомства. Основу обох колекцій котових складають опудала тварин, що надходили в колекції музеїв протягом багатьох десятиліть і навіть століть. Уважне знайомство з деякою частиною з них показує, що більшість експонатів виконані професійно. При тому якість одних опудал візуально дещо краща в екземплярів з українських музеїв; інші краще виготовлені в Парижі.

Котовим у Великій галереї еволюції відведено великий зал, функціонально розділений на кілька частин. При вході в зал відвідувачів зустрічають розміщені тут у природних позах опудала різних представників родини, образи яких вихоплені пучками світла з навколишньої напівтемряви (див. рис. 7). Створюється враження, що і відвідувач знайомиться з кішками, і кішки завмерли, спостерігаючи за ним. Таке враження створюється завдяки виразним позам тварин, які відразу привертають нашу увагу. Важливо й те, що в цьому залі ніщо не відволікає нашої уваги від експонатів, і в нас одразу ж складається цілісне уявлення про розмаїття представників цієї родини, їхніх розмірів і забарвлення, їхнього різноманіття...



Рис. 6. Представники родини котових у музеях України: ліворуч — подіумна група великорозмірних котових на експозиції Зоологічного музею Київського університету; праворуч — димчаста пантера (*Neofelis nebulosa*). Фото І. Загороднюка та Є. Улюри зі статті [Zagorodniuk *et al.* 2022], з дозволу авторів.

Fig. 6. Felids on display in museums of Ukraine: left—group of large felids on podium in the exhibition of the Zoological Museum of Kyiv University; right—clouded leopard (*Neofelis nebulosa*) in the Hall of Mammals of the NMNH of Ukraine. Photo by I. Zagorodniuk and E. Ulyura (from [Zagorodniuk *et al.* 2022], with permission).



Рис. 7. Представники родини котових у Галереї еволюції: чотири фрагменти однієї групию Фото автора, 06.12.2023.

Fig. 7. Representatives of the family Felidae in the Gallery of Evolution: four fragments of one group. Photo by the author, 06.12.2023.

Важливу увагу приділено індивідуальному підсвічуванню об’єктів, яке ніби вихоплює і виділяє із загального оточення конкретну особину, натомість темне тло ніби розділяє їхні індивідуальні простори. Завдяки цьому створюється ілюзія їхньої відокремленості, де кожна тварина зайнята своїми справами й ніби не бачить інших, не взаємодіє з ними. Такі технічні

прийоми (зокрема й підсвічування, темне тло підлоги й задніх стін, сутінки в залі, непомітність для відвідувачів світильників, які також пофарбовані в чорні тони) створюють відчуття залученості до таємного життя тих тварин, що ніби завмерло на мить.

Кожна тварина в експозиції розміщена на міцному індивідуальному майданчику, пофарбованому в темні (чорно-сірі) тони, що робить його малопомітним і не відволікає увагу від споглядання самої тварини. Зазвичай такий майданчик за площею відповідає проєкції тварини, завдяки чому можна легко змінювати місце розташування експонатів у будь-якому приміщенні, наприклад, під час зміни тематичної експозиції, не боячись їх пошкодити. Знаючи розміри такого майданчика кожної тварини, легко планувати їхнє розміщення при створенні нових тимчасових експозицій, збираючи їх як мозаїку на комп'ютері.

Автори експозиції не перевантажують увагу ні видовими назвами тварин, ні картами їхніх географічних ареалів, ні будь-якою іншою додатковою інформацією, що дає змогу відвідувачам сконцентруватися на самих тваринах. Але це зовсім не говорить про відсутність таких даних у цій же залі. Для цього біля кожної тварини можна помітити цифрову мітку, за якою будь-хто, хто цього забажає, може на великому панно ознайомитися з великою кількістю інформації про кожну таку тварину.

При переході до іншої зали ми знайомимося з різноманітними аспектами життя котових, їхньої анатомії, біології та екології. Дуже виразні сцени полювання, під час огляду яких відвідувачі відчувають себе співучасниками. Анатомічні препарати, як натуральні, так і муляжі, гармонійно доповнюють і розкривають особливості пристосувань тварин до природного середовища. Організатори виставки не створюють просторового обмеження експозиції у вигляді спеціально створеного заднього плану. Водночас завдяки вмілому використанню освітлення в залах і створенню атмосферних ефектів (у вигляді води, що падає з висоти, і шуму дощу, гуркоту грому, сполохи блискавок, що змінюються яскравішим освітленням, імітуючи сонячну погоду зі співом птахів та голосами різноманітних тварин) досягається ефект перебування в природному середовищі.

Таким чином, сучасні технології та новий підхід до створення зоологічних експозицій дають змогу успішно поєднувати опудала з інтерактивними та мультимедійними елементами, завдяки чому свіжо та по-новому відбувається подача інформації про принципи еволюції, біологічне розмаїття та роль тварин в екосистемах.

3.2. Основні інновації науково-технічної революції в зоологічних виставках

Сучасні зоологічні експозиції перетворюють відвідування музею на захопливу пригоду, роблячи її цікавою для відвідувачів різного віку. Яскраві та динамічні експозиції викликають інтерес і запам'ятовуються, а інтерактивні та мультимедійні технології сприяють глибокому розумінню тваринного світу та пристосування до їхнього середовища існування. Сучасні зоологічні експозиції активно використовують новітні досягнення науково-технічної революції для поліпшення освітнього та інтерактивного досвіду відвідувачів. Ці технології допомагають оживити музейні колекції, зробити їх більш доступними та захопливими [Chornobai *et al.* 2002; Bokotey *et al.* 2014; Pecheniuk 2024].

Великого значення набувають доповнена (AR) та віртуальна реальність (VR). У деяких експозиціях технології віртуальної реальності використовують для того, щоб занурити відвідувачів у реальні або уявні екосистеми, а також показати тварин у їхньому природному середовищі існування. Також можливе використання доповненої реальності для взаємодії з об'єктами експозиції — наприклад, за допомогою мобільних пристроїв можна «оживити» статичні експонати або побачити тривимірні моделі тварин, що особливо захоплює екскурсантів. Відвідувачеві достатньо направити AR-окуляри на експонат і побачити, як тварина оживає, рухається, полює або взаємодіє з навколишнім середовищем.

Сучасні технології дають змогу здійснити повне занурення в біом, де можна спостерігати тварин у їхньому природному середовищі, здійснивши віртуальну «мандрівку» саваною, де відвідувач може спостерігати за життям левів, слонів чи зебр.

Широко впроваджуються інтерактивні сенсорні екрани. Сенсорні екрани забезпечують доступ до додаткової інформації про тварин, їхні екосистеми, особливості поводження. Так, на мультимедійних панелях екрани надають інформацію про особливості тварини, її середовище існування та еволюційну історію. Інтерактивні карти дають змогу продемонструвати не просто ареал тварин, а й вплив на динаміку популяції зміни клімату.

Використання в сучасних зоологічних експозиціях QR-кодів на стендах, які ведуть до додаткової інформації на мобільних пристроях, дає змогу відвідувачам глибше оцінити виставку. Зазвичай QR-коди розміщуються поруч з експонатами тварин, тому, сканування коду за допомогою смартфона дає змогу відвідувачам отримати детальну інформацію про конкретний вид, включно з його місцем існування, поведінкою та загрозами, з якими він стикається. Це робить досвід відвідувачів більш поглибленим і захопливим. Деякі QR-коди ведуть до відеороликів або аудіозаписів про тварин, які показують їхню поведінку в природному середовищі або надають історії їхнього життя в якомусь зоопарку. Це створює повніше сприйняття кожного виду. Крім того, відвідувачі можуть сканувати QR-коди для участі в інтерактивних вікторинах або іграх, пов'язаних із вивченням тварин, а також можуть отримати доступ до освітніх матеріалів, статей або досліджень, пов'язаних із зоологією та екологією, що поглиблює їхні знання й розуміння важливості охорони природи. Це не лише розвага, а й спосіб закріплення інформації про тварин та їхні екосистеми.

QR-коди можуть надавати інформацію про майбутні заходи, лекції та майстер-класи, які проводяться в музеї. Використання QR-кодів у зоологічних експозиціях робить відвідування більш інтерактивним та інформативним, що сприяє більшому залученню відвідувачів і збагаченню їхнього досвіду. Для цього записуються звуки тварин у тісному зв'язку з певними елементами довкілля, а до діорами додаються мультимедійні динаміки або аудіогіди. Встановіть екрани або QR-коди для отримання додаткової інформації про тварин та екосистеми.

Використання реалістичних рухомих 3D-моделей, створених із сучасних матеріалів, таких як силікон або пластик, дозволяють імітувати поведінку тварин. 3D-анімація дає змогу відвідувачам вивчати будову тіла тварин або спостерігати за їхнею поведінку. Демонстрацію тварин, їхнього руху та взаємодій у 3D-форматі забезпечують об'ємні голографічні зображення. Голограми дають змогу показувати, наприклад, полювання хижака або процес міграції птахів. Голографія дає змогу створити ефект присутності, коли відвідувачі можуть спостерігати реалістичні сцени взаємодії тварин із навколишнім середовищем. У сучасних природничих музеях можна спостерігати багато інновацій [Bokotey 2014; Diakiv & Danyliuk 2017].

Так, у музеях широко впроваджуються розумні вітрини, оснащені датчиками, які реагують на наближення відвідувачів, вмикають освітлення або запускають мультимедійні презентації, автоматично підлаштовуючись під присутність відвідувачів. Аудіовізуальні технології, зокрема інтерактивні звукові інсталяції, значно оживляють експозиції, коли голоси тварин, звуки природи або оповідь про тварину вмикаються під час наближення до експоната.

Демонстрація документальних фільмів, анімації або наукових відеоматеріалів на відеоекрані поруч із опудалом тварини показує її поведінку в природі. А проєкційні кімнати забезпечують повне занурення у тваринний світ через панорамні відео. Так, наприклад, у проєкції коралового рифу, можна спостерігати рух риб, акул та інших морських мешканців. У деяких залах використовуються великі проєкційні екрани для створення ефектів, що ілюструють екосистеми або еволюційні процеси. Це дає змогу показати, як змінювалися види та їхня поведінка в процесі еволюції. Демонстрації деяких експонатів за допомогою оптичних та електронних мікроскопів дають змогу відвідувачам побачити клітини, тканини та мікроорганізми.

Цифрові технології та інновації роблять експонати музею більш доступними, інтерактивними та освітніми, що дозволяє відвідувачам глибше та різноманітніше досліджувати світ природи. Такі технології, як аудіогіди та тактильні експонати, роблять зоологічні музеї доступними для людей з обмеженими можливостями. Для людей з порушеннями зору деякі експонати мають тактильні моделі тварин, яких можна торкнутися. Голосові помічники також використовуються для озвучування інформації.

Хмарні технології все більше розвиваються, забезпечуючи більшу доступність музейних матеріалів. Онлайн, ви можете брати участь у віддалених турах, коли відвідувачі можуть отримати доступ до експонатів, не виходячи з дому. Великі наукові перспективи й у цифрових колекціях: онлайн-бази даних із зображеннями, описами та відео. Наприклад, відвідати віртуальну виставку рідкісних тварин можна через сайт музею. Цікаві дистанційні екскурсії, коли відвідувачі можуть спостерігати за живими тваринами в реальному часі через камери, встановлені в дикій природі.

Залучення до музейної роботи 3D-друку дозволяє проводити реконструкцію скелетів, відтворення кісток вимерлих видів або пошкоджених експонатів. Він дозволяє створювати реалістичні копії черепів, кігтів, зубів та інших частин тварин для навчальних цілей.

Обговорення

Більшість зоологічних колекцій тваринного світу, зібраних натуралістами протягом останніх століть у вигляді опудал, скелетів, мокрих препаратів тощо, зберігаються в зоологічних музеях. Але зоологічні музеї є не тільки місцями зберігання колекцій, але і виконують роль популяризатора знань про тваринний світ нашої планети і його еволюцію.

Тому, на основі фондових колекцій музеїв організуються зоологічні експозиції для демонстрації різноманітності тваринного світу, його еволюції, екології та поведінки окремих видів, а також з метою популяризації знань про тваринний світ та залучення широкого кола людей до природоохоронних заходів.

Зараз більшість зоологічних експозицій у музеях України (та і багатьох інших країнах) являють собою демонстрацію окремих об'єктів з колекційних фондів музею, розміщених на різного виду вітринах (полиці, шафи, помости), розташованих поодинці або у форматі біогруп, відповідно до тематичного задуму експозиції. Частина експозиції оформляється у вигляді діорам, які вважають основною прикрасою будь-якого музею та ключовою атракцією для відвідувачів, оскільки дають уявлення не тільки про саме істоту, а й дозволяють відтворити природне довкілля, супутні види тварин та рослин.

Однак облаштування музейних зоологічних експозицій у вигляді діорам при класичному підході, як правило, вимагає великих фінансових і часових витрат, як для створення, так і догляду для забезпечення їх збереження та привабливості. В останні десятиліття в низці музеїв світу все ширше впроваджується в практику оформлення експозицій, у тому числі й зоологічних, нового підходу, що широко використовує досягнення науково-технічного прогресу.

Новий підхід — це розвиток старого класичного підходу, він не заперечує і не відкидає його, а виводить організацію експозицій на новий рівень. Він робить її більш цікавою та привабливою для широкого глядача. Експозиції стають мобільнішими, їх легше обновити або перетворити на нові. Новий підхід полегшує та здешевлює створення нових експозицій, а його застосування стимулює до організації як мінімум двох основних екскурсійних маршрутів — видовищного та пізнавального з одного боку, та академічного, наукового — з іншого.

Видовищність досягається завдяки візуальній індивідуалізації окремих експонатів або тематичних груп, шляхом формування фону експозиції, диференціального освітлення та широкого застосування різних сучасних мультимедійних та цифрових засобів передачі аудіо- та відеоінформації. Сучасні технології дозволяють музеям створювати експозиції, які не тільки вражають відвідувачів, а й дають глибоке розуміння складних екологічних та біологічних процесів. Так, застосування цифрових технологій кардинально змінюють підхід до організації зоологічних експозицій, роблячи їх інноваційними та інтерактивними, більш інформативними й максимально корисними для навчання та розваги, більш доступними для широкої аудиторії. Завдяки такому підходу навіть на основі невеликої колекції та на обмежених площах, можна зробити видовищну, цікаву та відвідувану виставку.

Важливий і позитивний емоційний настрій у відвідувачів музею, створити який потрібно відразу при вході на експозицію, вміло застосовуючи яскраві та виразні естетичні елементи. Так, наприклад, якщо вже при вході в перший же зал експозиції, відвідувача зустрічає ряд

красивих і виразних експонатів, таких як, великі ссавці, птахи в яскравих вбраннях або скелети динозаврів, які не тільки відразу привертають увагу відвідувачів, а й надихають на подальше знайомство з усією експозицією.

У зоологічних музеях слід організовувати кілька маршрутів експозицією, які можна рекомендувати відвідувачам (з екскурсоводом або самостійно, керуючись кольоровими або цифровими мітками, але бажано з аудіогідом). Це можуть бути загальноосвітні маршрути, що знайомлять з різноманіттям тваринного світу; тематичні, наприклад, присвячені певним групам тварин (ссавці, птахи, рептилії тощо); екосистемні, що розкривають характерні риси життя тварин у різних біомах (тропічних лісах, пустелях, морських та прісноводних екосистемах). У рамках музею можуть проводитися і спеціальні виставки, що фокусуються на вужчій тематиці, як зникаючих або загрозливих видах, або інших природоохоронних аспектах.

Для підтримки постійно високого інтересу до експозицій музею, важливо уникати монотонності й одноманітності, створюючи в сусідніх залах експозиції з якомога більш відмінним змістом. Якщо, наприклад, у першому залі показано розмаїтість тварин, то далі можна показати їх пристосованість до сезонів року або різних місць та середовищ існування; а далі — йде демонстрація анатомічних та морфологічних структур, що показують відмінності або схожість тварин за тими чи іншими ознаками й т.п.

Під час екскурсії глядач не повинен охоплювати одним поглядом весь новий зал з безліччю опудал, скелетів або препаратів (тим більше, що для багатьох вони досить одноманітні). Таке споглядання безлічі експонатів нівелює унікальність і індивідуальні риси кожного з них, і непідготовлений відвідувач просто не знає на чому акцентувати свою увагу, і багато цікавого проходить повз його увагу.

Для збільшення інтересу та яскравості сприйняття важлива не масовість експонатів, чого зазвичай прагнуть організатори експозицій, розставляючи їх буквально один на одного, ущільнюючи до краю, а максимальна індивідуалізація окремих експонатів або невеликих тематичних груп. А робиться це в сучасних музеях шляхом відокремлення їх індивідуального простору, що досягається внаслідок того ж індивідуального вибіркового освітлення. І в такому виконанні окремі сцени експозиції можуть займати різні яруси — від землі й до стелі, вміло використовуючи весь наявний простір. Тоді з кожним новим кроком перед відвідувачем із сутінків має з'являтися нова картинка у вигляді окремої особини тварини чи якоїсь групи, яка розповідає про щось нове та цікаве. Для таких сцен необхідно підібрати непоказний, що не привертає уваги, темний фон, і тоді ніхто не буде вдивлятися в тріщини на стіні або у вікно на вулицю. А підсвічування, що включається сенсорами, буде акцентувати всю увагу відвідувачів тільки на експонатах.

Видовищність основного маршруту має бути максимальною. На основному маршруті не потрібно прагнути показати все, що є в музеї, а тільки найвидовищніше, з яскравими експозиціями, що запам'ятовуються. Тематика кожної нової сценки повинна постійно змінюватися, щоб інтерес у відвідувачів не пропадав, а гармонійно перемикався з однієї теми на іншу. Наприклад, перехід з теми видового різноманіття тварин — на особливості харчування та полювання і т.д. А от відвідувачі, які бажають детальніше ознайомитися з певною тематикою або й фондовими колекціями (у тому числі зоологи-професіонали), повинні мати можливість за зрозумілими покажчиками прямувати до відповідних приміщень, де зосереджені основні фонди, доступні для ознайомлення та вивчення зацікавленими особами.

Проведення екскурсій з екскурсоводом або аудіогідом повинні супроводжуватися фоновою музикою з природними звуками, що відповідають тематиці зали. Таких музичних доробків і засобів їх відтворення створено чимало, і вони тепер легко доступні. Включення аудіовізуальних матеріалів (насамперед фільмів про природу), а також інтерактивних елементів, таких як віртуальна реальність, доповнена реальність, сенсорні панелі та можливості для взаємодії з тваринами, підвищує освітню цінність виставки і залученість відвідувачів до пізнавального процесу. Це сприяє глибшому розумінню природних процесів, зокрема й еволюції, цим самим просуваючи цілі охорони довкілля та сталого розвитку.



Рис. 8. Стенди з комахами, на яких використано техніку прозорих «повітряних» площин для монтування біологічних зразків і точкову їх підсвітку, яка додає об'ємного ефекту і для самих зразків, і для всієї експозиції. Фото автора, 06.12.2023.

Fig. 8. Stands with insects created with the technique of transparent 'airy' planes for mounting biological specimens and their point illumination, which adds a volume effect to both the specimens and the entire exposition. Photo by the author, 06.12.2023.

Тому при організації сучасних зоологічних експозицій у музеях необхідно у відокремлених частинах зали влаштовувати мінікінотеатри для демонстрації документальних фільмів або відеоінсталяцій, які дають можливість глибше зрозуміти поведінку і звички тварин у природі, допомагають створювати повніше уявлення про біорізноманіття та екосистеми. Подібний досвід помалу формується в різних музеях, набутий він і в Україні.

Варто зазначити, що опудала тварин і зараз відіграють ключову роль у найсучасніших експозиціях, збагачуючи досвід відвідувачів, сприяючи розумінню принципів еволюції й важливості збереження біорізноманіття, роблячи музейне відвідування більш інформативним і незабутнім. Тому організація мальовничих діорам, облаштованих за сучасними мірками, що відтворюють природні екосистеми, допомагають візуалізувати екосистемні взаємодії.

Велике враження на відвідувачів справляють і напівзакриті, розташовані за скляними стінами-ширмами, робочі лабораторії, де науковці займаються своєю прямою діяльністю: виготовляють опудала, анатомічні або інші препарати, розбирають експедиційні матеріали тощо. При цьому відвідувачі проходять слабоосвітленими коридорами вздовж добре освітлених лабораторій, завдяки чому вони не відволікають співробітників музею від роботи.

Не втратили свого значення, як носії нової інформації, перевірені часом — інформаційні стенди, які широко використовуються і в сучасних музеях, хоча вони зараз виконані на незрівнянно вищому рівні як у технічному плані (якісні фото і тексти) так і в науково-пізнавальному (широке використання інформативних карт, графіків, діаграм, таблиць). Але найважливішу роль, як і раніше, відіграють професійні екскурсоводи, роль яких часто виконують висококваліфіковані науковці, як правило — співробітники музею.

Музеї з їхніми багатими колекціями повинні активно залучатися до суспільного природоохоронного життя та до освітніх процесів молодого покоління, зокрема. Сучасні зоологічні експозиції, що включають інтерактивні елементи (сенсорні екрани, аудіогіди, віртуальні екскурсії), шляхом взаємодії відвідувачів із сучасними технологіями представлення й поширення інформації, роблять процес пізнання більш захопливим і доступним [Dziubenko 2014]. Тому, на базі музеїв повинні функціонувати освітні програми та виставки, присвячені охороні навколишнього середовища та біорізноманіттю, адаптовані для молоді. Саме тут відвідувачі можуть дізнаватися про програми збереження зникаючих видів та екосистем, а також про можливості громадської участі в ініціативах з охорони природного середовища. Жорна інша інституція таку задачу краще за природничий музей не виконає.

Висновки

Сучасні зоологічні музеї виконують важливі функції в різних сферах. Зоологічні музеї забезпечують можливість для відвідувачів отримати знання про різноманіття тваринного світу, його еволюцію, середовища існування та поведінку тварин. Вони сприяють формуванню екологічної свідомості та розуміння важливості збереження біорізноманіття. Музеї зберігають унікальні колекції, які використовуються в наукових дослідженнях. Зоологічні музеї часто служать базою для збору і збереження зразків і проведення досліджень.

Багато зоологічних музеїв беруть участь у програмах з охорони та відновлення зникаючих видів. Вони проводять освітні кампанії, направлені на захист навколишнього середовища та підтримку зусиль по збереженню біорізноманіття. Загалом, сучасні зоологічні музеї є важливими центрами знань, досліджень та охорони природи, що впливають на розвиток екологічної свідомості й сприяють дослідженню тваринного світу.

Організація експозиції Галереї еволюції в Парижі — яскравий приклад застосування нового підходу до представлення матеріалу, при якому автори експозиції вміло поєднують показ опудал та інших експонатів із сучасними технологіями їх представлення або подання супровідної інформації, що сприяє передачі важливих знань про засади еволюції, біологічну різноманітність і роль тварин в екосистемах. Широке використання таких технологій, як мультимедійні дисплеї, інтерактивні панелі, мобільні застосунки тощо, дозволило Галереї еволюції стати одним із найпопулярніших музеїв Парижа.

Облаштування музейних зоологічних експозицій у вигляді діорам при класичному підході вимагає великих фінансових і часових витрат як для їх створення, так і постійного догляду. До того ж вони маломобільні, що не дозволяє використовувати їх для організації нових тимчасових виставок, у тому числі й за межами музею. Новий підхід спрощує та здешевлює створення нових діорам, робить їх мобільними, більш цікавими та інформативними.

Подальший розвиток зоологічних експозицій визначатиметься науково-технічним прогресом, а розвиток цифрових технологій (високоякісні камери, дронові технології, смартфони) зробив процес зйомки природи доступнішим. Це дає безмежні можливості для залучення таких матеріалів до експозиційної діяльності, чому сприяє різноманіття соціальних мереж та різних агрегаторів візуальної й аудіо інформації, доступної для обміну й використання. Тому виготовлення й експонування нових біогруп і діорам передбачає обов'язкове використання сучасних технологій, що збільшує привабливість експозиції для сучасного відвідувача музею і сприяє поширенню природничих знань.

Подяки

Автор вдячний І. Загороднюку за активну участь в обговоренні теми цієї статті, за важливі коментарі та цінні поради під час її написання і підготовки рукопису до друку, а також С. Харчуку за консультації по родині котових та коректору тексту рукопису.

Декларації

Фінансування. Дослідження проведено за власної ініціативою автора, без зв'язку з бюджетними або грантовими темами.

Конфлікт інтересів. Автор не має жодних конфліктів інтересів, які могли вплинути на зміст статті.

Поводження з матеріалом. Дослідження не передбачало роботу з живим або колекційним матеріалом.

References

Abramson, N. I., N. B. Ananjeva, S. A. Podlipaev, O. N. Pugachev. 2004. DNA collections as a new approach to the inv?-tigation and conservation of the biological diversity. *In: Fundamental Zoological Research.* KMK, Moscow, St. Petersburg, 273–282. [Russian]

Allmon, W. D. 1994. The value of natural history collections. *Curator: The Museum Journal*, **37** (2): 83–89. CrossRef

Aprodov, V. A. 1980. Methodology of museum display of nature. *In: Life of the Earth (Moskva),* **14**: 124–128. [Russian]

Barkaszi, Z., O. Kovalchuk, A. Maliuk. 2021. Interpretation of evolution as part of science popularization in natural history museums, *Geo&Bio*, **21**: 13–24. CrossRef

Barshteyn, V., Y. Blume. 2023. Pages of history of the Museum national d'Histoire naturelle (Paris) in medal art. *Geo&Bio*,

24: 3–24. [Ukrainian] CrossRef
Beck, L. A. 2018. *Zoological Collections of Germany: The Animal Kingdom in its Amazing Plenty at Museums and Universities Natural History Collections.* Springer, 1–729. CrossRef
Belyakov, K. V. 2002. Exhibition 'The Vanishing World': construction of the exposition and organization of the program for visitors. *Proceedings of the State Darwin Museum: Exhibition Work in a Natural Science Museum*, **5**: 16–95. [Russian]
Behr, V. G. 1971. *Insect Pests of Botanical Collections and Their Control.* Nauka, Leningrad, 1–79. [Russian]
Biliashivskiy, M. M. 2012. Zoological Museum of National Kyiv's Taras Shevchenko University as a cultural phenomenon of Ukraine. *In: University Museums: European Experience and Ukrainian Practice.* Collection of works of conference. Nizhyn, 39–52. [Ukrainian]
Bogatyreva, N. A. 1983. Natural materials in museums of natural profile. *Life of the Earth (Moskva),* **18**: 110–115. [Russian]
Bokotey, A., A. 2014. Innovative implementations in natural history museums in Switzerland and Austria.. *Scientific Notes of the State Natural History Museum*, **30**: 41–50. [Ukrainian]
Bokotey, A., N. Dzyubenko, O. Klymyshyn, N. Cheremnyh. 2014. New forms of natural history museum exhibition activities. *Scientific Notes of the State Natural History Museum*, **30**: 59–68. [Ukrainian] CrossRef
Burlykina, M. I. 2012. Museums of higher educational institutions of Russia at the turn of the XIX–XX centuries. *Questions of Museology*, **1** (5): 88–97. [Russian] URL (pdf)
Chornobai, Y. M., O. S. Klymyshyn, A. A. Bokotey, [et al.]. 2002. Scientific concept of the exposition of the State Museum of Natural History, NAS of Ukraine. *Scientific Notes of the State Natural History Museum*, **17**: 1–14. [Ukrainian]
Dziubenko, N. V. 2014. Natural history museum: from the theory of life evolution to the practice of a living museum. *Scientific Notes of the State Natural History Museum*, **30**: 209–214. [Ukrainian]
Diakiv Kh. I., Danyliuk K. M. 2017. Modern directions of development of external scientific communication of natural history museums. *Scientific Notes of the State Natural History Museum*, **33**: 111–116. [Ukrainian] CrossRef
Hudson, K. 1987. *Museums of Influence*. Oakleigh, Cambridge, New York, 1–236. URL
Iksanova, I. V. 1984. Basic principles and stages of designing natural history expositions. *In: Museology: Natural-Science Museums (Theory and practice of work).* Moscow, **128**: 45–56. [Russian]
Khitsova, L. N. 2003. Museums of nature as a factor in the formation and development of museum pedagogy. *Herald of Voronezh State University,* No. 2: 34–44. [Russian]
Klymyshyn, O. S. 2002. Issues of natural and museological monitoring. *Scientific Notes of the State Natural History Museum*, **17**: 15–20. [Ukrainian]
Klymyshyn, O. S. 2005. Content and objectives of commu-?ication activities of natural history museums. *Scientific Notes of the State Natural History Museum*, **21**: 5–10. [Ukrainian]
Klymyshyn, O. S., I. Shydlovsky. 2014 The history of the formation of natural history museums. *Scientific Notes of the State Natural History Museum*, **30**: 23–30. [Ukrainian]
Klymyshyn, O. S. 2017. *Fundamentals of Natural History Museology*. State Natural History Museum, Lviv, 1–177. [Ukrainian]
Kondratov, A. V. 1967. Landscape principle of nature exposition in local history museums. *Proceedings of the Research Institute of Museology. Series of Natural History,* **17**: 5–111. [Russian]
Jovanovic-Kruspel, S. (ed.). 2012. *Natural History Museum Vienna. A Guide to the Collections.* Wien, 1–243.
Pakhomov, O. E., Y. L. Kulbachko. 2006. *Preparation of Zoological Visual Aids and Scientific Collections*. Dnipro University Publishing House, Dnipropetrovsk, 1–318. [Ukrainian] URL (pdf)
Pecheniuk, P. 2024. Influence of traditional and modern technologies for creating zoological exhibits on their ability to be stored and resist biological damage. *In:* Britska, O. M. (ed.). *Nature and Man: Ways of Possible Harmony*. Khmelnytskyi Regional Museum of Local Lore, Khmelnytskyi, 89–94. [Ukrainian]
Pinniger, D. 1990. *Insect Pests in Museums.* Archetype Publication Limited, 1–58.
Pysanets, E. M. 2009. Zoological collections of Ukraine: significance, current status and development prospects. *In: Natural Museology. [Volume 1]. Theory and Practice.* Lviv & Kamianets-Podilskyi, 9–17. [Ukrainian]
Radzivill, O., V. Grytsenko. 2023. Peculiarities of the *socialising* role of natural history museums under conditions of transformation of the Ukrainian society. *Geo&Bio*, **24**: 46–63. CrossRef
Rivière, J. A. 1985. An evolutionary definition of an ecomuseum. *Museum*, № 148: 8–12. [Russian]
Rutynskyi, M. Y., O. V. Stetsiuk. 2008. *Museology: a textbook*. Znannya, Kyiv, 1–428. [Ukrainian]
Sotnikova, S. I. 2004. *Museology. Study guide.* Drofa, Moscow, 1–190. [Russian]
Shydlovsky, I. 2012. *The History of Museology and Zoological Museums at Universities in Ukraine.* Ivan Franko University of Lviv, Lviv, 1–112. [Ukrainian] https://shorturl.at/lqQRV
Zagorodniuk, I. 2022. Zoological museums and mammal collections in Kyiv for the last two centuries: history, values, and prospects. *Geo&Bio*, **22**: 37–62. [Ukrainian] CrossRef
Zagorodniuk, I., S. Kharchuk, E. Ulyura, Y. Iliukhin, A. Kron, [et al.]. 2022. Collections of felids (Felidae) in natural history museums of Ukraine and their importance in knowledge dissemination on nature. *Geo&Bio*, **23**: 15–52. [Ukrainian] CrossRef
Zaslavsky, M. 1971. *A New Method of Making Stuffed Animals. Sculptural Taxidermy.* Nauka, Leningrad, 1–204. [Russian]
Zaslavsky, M. A. 1986. *Ecological Exposition in a Museum (Taxidermy, Making Stuffed Vertebrates and Fish, Creation of a Home Zoological Museum).* Nauka, Leningrad, 1–254. [Russian]
Vásárhelyi, T. 2003. Metamorphosis of the Hungarian Museum of Natural Sciences. *Trudy State Darwin Museum (Moscow),* **7**: 23–30. [Russian]
Vengerova, E. V., I. V. Iksanova. 1984. Ecological aspects of modern European natural history museums. *In: Museology: Natural-Scientific Museums.* Moscow, **128**: 119–146. [Russian]
Vovk, O. B., V. B. Rizun, A. P. Mamchur. 2014. A trip to the natural history museums of the Netherlands and Belgium. *Scientific Notes of the State Museum of Natural History*, **30**: 217–222. [Ukrainian] URL
Weidacher, F. 2005. *General Museology.* (Trans. from German: V. Lozynskyi, O. Liang, H. Nazarkevych). Chronicle, Lviv, 1–632. [Ukrainian]

Theriologia Ukrainica • том 28

За редакцією Ігоря Загороднюка та Золтана Баркасі

Наукове видання

Київ, 2024. 224 с.

Theriologia Ukrainica (з 1998 до 2018 року як *Праці Теріологічної школи*) — науковий рецензований журнал з вільним доступом, заснований 1998 року Українським теріологічним товариством, що діє при Національному науково-природничому музеї НАН України (м. Київ). Журнал вперше презентований на 5-й Теріологічній школі (с. Гайдари) як серія тематичних збірників наукових праць з ISBN 966-02-0692-5. Починаючи з тому 11 (2012 р.), видання зареєстровано як періодичне, з ISSN 2312–2749 (print) та ISSN 2074–2274 (online). Після перереєстрації назви видання у 2018 р. на *Theriologia Ukrainica* журнал отримав ISSN 2616-7379 (print) та ISSN 2617-1120 (online). Журнал включено до переліку фахових видань, рекомендованих ДАК України (Наказ Міністерства освіти і науки України № 1601 від 22.12.2016 р.), 2020 року пройдено переатестацію і підтверджено фаховий статус за спеціальностями «біологія» та «екологія» (Додаток 4 до наказу МОН 02.07.2020 № 886) і «лісове господарство» (Додаток 5 до наказу МОН України 24.09.2020 № 1188). Зміст журналу вільно доступний за умовами ліцензії CC BY-NC.

Том 28 *Theriologia Ukrainica* є другим випуском наукових праць Українського теріологічного товариства за 2024 рік. До тому включено 15 статей, згрупованих у традиційні 6 розділів; зокрема 7 статей англійською, решта — українською. Обсяг тому — 224 сторінки. Всі статті тому мають DOI, домашню сторінку, розширені (1800 зн.) резюме англійською та українською мовою, а також дубльовані англійською назви таблиць та рисунків; вся бібліографія подається латиницею. Цей том, як і попередні, має статус не тільки друкованого, але й електронного видання, і повні тексти статей (pdf), що будуть викладені тут протягом місяця, є повноцінними публікаціями. Зміст тому затверджено 30.12.2024; інформацію про цей том протягом місяця буде викладено на сервісах DOAJ та Index Copernicus. Світлина на обкладинці — куниця лісова (*Martes martes*), автор — Олексій Сапуга.

Здано до друку 30.12.2024. Формат 60x84 $^{1}/_{8}$. Папір офсетний. Гарнітура Times New Roman.
Друк цифровий. Ум. друк. арк. 26,04. Наклад 50 прим.

ТзОВ «Простір М» Свідоцтво ДК № 5068 від 22.03.2016 р.
79000, Львів, вул. Мирослава Скорика, 8
Тел.: (032) 261-09-05, e-mail: prostir.druk@gmail.com