Societas Theriologicae Ucrainiae

Національна академія наук України
Українське теріологічне товариство

Theriologia Ukrainica

volume 30 • 2025

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

Науковий рецензований журнал Українського теріологічного товариства НАН України

Видається з 1998 р.; у Scopus з 2022 р.

Київ • 2025 • Том 30 • 200 с.

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

Scientific peer-reviewed journal of the Ukrainian Theriological Society, NAS of Ukraine

Published since 1998; covered by Scopus since 2022

Kyiv • 2025 • Volume 30 • 200 pp.

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

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

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

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; з 2025 р. — категорія «А» (наказ МОН України № 1346 від 10.10.2025).
Видання індексується у Scopus з 2022 р. (URL: https://www.scopus.com/sourceid/21101290845)

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

Фото на обкладинці: перегузня степова (*Vormela peregusna*), автор — Михайло Колесніков

Українське теріологічне товариство Національної академії наук України

Theriologia Ukrainica

Східноєвропейський теріологічний журнал
East-European Journal of Theriology

Том 30 • 2025 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

CONTENTS

Theriologia Ukrainica, **30**: 3–17 (2025)
p-ISSN 2616-7379 • e-ISSN 2617-1120
DOI: 10.53452/TU3003

LARGE AND SMALL BEARS (*URSUS ARCTOS*): ARE THESE FEATURES OF THE PAST AND PRESENT?

Igor Zagorodniuk

Key words

brown bear, microevolutionary processes, long-term dynamics, Ukraine.

doi

http://doi.org/10.53452/TU3003

Article info

submitted 06.10.2025
revised 06.12.2025
published 30.12.2025

Language

English, Ukrainian 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 hypothesis that the size of bears in Ukraine decreased over a century is considered, taking into account known facts, legends, statements, and assumptions about this phenomenon. The analysis was conducted considering studies of the variability of bear sizes (including geographical and sexual variation) from different neighbouring regions. The possible role of artificial selection through many years of hunting pressure with the removal of large individuals and 'pseudo-selection' through a decrease in the lifespan of animals due to environmental changes and population decline are analysed. Such hypotheses primarily concern the Carpathian region, unlike Polissia, where bears have always been smaller. An analysis of literature and factual data from different periods showed that sources from 100–150 years ago, which paid considerable attention to descriptions of notable trophies, feature specimens with large body sizes and weights (around 400–450 kg). Values of such magnitude have already disappeared in works from the middle and, even more so, the second half of the 20th century, despite the continuation of trophy hunting, which suggests a reduction in the size of these animals over time. As an alternative system for assessing the size structure of the population, it is proposed to use the analysis of paw print sizes (length of the hind foot and width of the front foot), which is successfully used in some regions of Europe and is a much more accessible type of data compared to body size or weight. Hypotheses for the shrinkage of body size are considered, including artificial selection (shooting of large individuals), the trophic hypothesis (deterioration of the food base), the climatic hypothesis (disappearance of the need to accumulate fat for wintering) and the statistical hypothesis. Obviously, all these processes are taking place, and the common denominator and additional general factor may be the disappearance of large-body-size (= not numerous) classes due to small population sizes. The decline in bear body size may reverse as a result of improvements (essentially a restoration) in the age structure of the population, the main factors being a triad of 'population growth' + 'improvements in the food base' + 'reduction in disturbance factors'. The above is only possible with a reduction in anthropogenic pressures on natural complexes and an increase in the scope and network of protected areas.

Cite as

Zagorodniuk, I. 2025. Large and small bears (*Ursus arctos*): are these features of the past and present? *Theriologia Ukrainica*, **30**: 3–17. [In English, with Ukrainian summary]

Ведмеді бурі (*Ursus arctos*) великі й малі: чи є це ознаками минулого і сучасності?

Ігор Загороднюк

Резюме. Розглянуто гіпотезу зменшення розмірів ведмедів з території України упродовж століття з огляду на відомі факти, перекази, твердження і припущення щодо такого феномену. Аналіз проведено з урахуванням досліджень мінливості розмірів ведмедів (у т.ч. географічної і статевої) з різних суміжних регіонів. Проаналізовано можливу роль штучного добору через багаторічний мисливський прес із вилученням крупних особин і «псевдодобір» через зменшення тривалості життя тварин внаслідок змін середовища і депресії чисельності. Такі гіпотези стосуються передусім карпатського регіону, на відміну від Полісся, де ведмеді і без того завжди були дрібнішими. Аналіз літератури і фактичних даних різного часу засвідчив, що у джерелах 100–150-річної давнини, в яких значну увагу приділяли описам визначних трофеїв, фігурують зразки з високими значенням розмірів і маси тіла (порядку 400–450 кг). Величини такого порядку вже у працях середини і тим паче другої половини XX ст. зникли, попри продовження трофейних полювань, що дозволяє говорити про подрібнення цих звірів у часі. Як альтернативну систему оцінки розмірної структури популяції пропонується використовувати аналіз розмірів відбитків лап (довжина задньої і ширина передньої ступні), що з успіхом використовують в частині регіонів Європи і що є значно доступнішим типом даних порівняно з розмірами чи масою тіла. Розглянуто гіпотези подрібнення розмірів тіла, у т.ч. штучний добір (відстріл великих), трофічну гіпотезу (погіршення кормової бази), кліматичну гіпотезу (зникнення потреб накопичення жиру на зимівлю) і статистичну. Очевидно, мають місце всі ці процеси, а спільним для них знаменником і додатковим загальним фактором може бути зникнення великорозмірних (= нечисленних) класів через малі розміри популяцій. Зменшення розмірів тіла ведмедів може отримати зворотній тренд внаслідок покращення (по суті відновлення) вікової структури популяції, основним фактором чого має стати тріада «зростання чисельності» + «покращення кормової бази» + «зменшення факторів турбування». Все це можливе тільки при зменшенні антропогенних навантажень на природні комплекси і збільшенні площ і мережі заповідних територій.

Ключові слова: ведмідь бурий, мікроеволюційні процеси, багаторічна динаміка, Україна.

Introduction

Bears (*Ursus*) demonstrate extremely wide variability in body size, which occurs both in space (geographical variability of species) and in time (evolutionary changes), and commonly in both components, especially in the appearance of isolated, often insular, forms. In the literature and media reports, it is often claimed that bears in ancient times were much larger than modern ones. The author has heard this thesis many times in various parts of the Ukrainian Carpathians, such as in Mizhhiria, Rakhiv, the Gorgany Mountains, and the Skolivski Beskydy Mountains. This phenomenon seems to have actually taken place, as all available ancient sources confirm the considerable size of bears among ancient hunting trophies (examples below).

The phenomenon of size decreasing over time (for various reasons) has been observed repeatedly in many mammal species. Examples include comparisons of descriptions of Danish mammals at different times [Schmidt & Jensen 2003], based on an analysis of metric characters of 25 species over the period from 1800 to 1972. Changes are ongoing, and changes in traits across generations, including size, are entirely expected, but have not been studied in representatives of the fauna of Ukraine. Changes in metric parameters can mean many things: they can indicate a place in the guild, could be an adaptive character or evidence of microevolutionary changes. Such changes are even recorded among synanthropic species, including European bats [Tomassini *et al.* 2014; Salinas-Ramos *et al*. 2021].

The aim of the study is to analyse hypotheses regarding the decreased size of bears in Ukraine over a long period of time (the last 150–200 years) and the factors causing this, and to assess the availability of various data for such research—from body weight to paw print size.

Some abbreviations used (in alphabetical order): DPM—State Natural History Museum NAS of Ukraine; ZMD— B. Dybovsky Zoological Museum of Ivan Franko National University of Lviv; ZMKU—Zoological Museum of Taras Shevchenko National University of Kyiv; IZAN—Institute of Zoology NAS of Ukraine; MNHU—Museum of Nature of Kharkiv University; NMNH—National Museum of Natural History NAS of Ukraine; CBL—skull length (condylobasal).

1. Phenomenology and initial hypotheses

1.1. Dwarfism and size changes in mammals

The size of animals is one of the basic characteristics of each species, and sometimes of individual age or sex groups. In general, the phenomenon of size change over time, i.e. evolutionary changes, is not unrealistic, although it is believed that the rate of evolution is so slow that it is impossible to observe it during one creative life or even the existence of a particular scientific group (school). Nevertheless, we have many examples of this.

One of the most famous phenomena of size change is island dwarfism, when only small species can survive in small areas, while large forms are found on the neighbouring mainland [Lomolino 2005][1]. In the case of predators, the availability of prey is considered a key factor [Raia & Meiri 2006]. Among the well-known 'bear' stories is 'The Little Bear as a Wonder from Oregon' [Ingram 1917], known as the 'lava bear,' 'dwarf grizzly,' and 'sun bear' (URL). It, slightly larger than a badger, was considered a separate species from *Ursus americanus*, but is now included in the latter.

One of the most interesting recent works is devoted to comparing the sizes of mammals in works from different periods [Schmidt & Jensen 2003]: in the 25 species of mammals selected for analysis from the Danish mammal fauna, both fluctuations in size (body length) and clear changes towards smaller or larger sizes have been revealed over 175 years of observation.

For example, the hazel dormouse (*Muscardinus avellanarius*) gradually became smaller between 1880 and 1972 (17.0, 15.7, 15.0, 13.8, 14.1 mm), while the hedgehog (*Erinaceus europaeus*) grew larger (20.9, 24.9, 25.1, 29.0 mm), the squirrel (*Sciurus vulgaris*) clearly became smaller (49.7, 45.8, 44.5, 39.0, 37.5 mm), and the field mouse (*Apodemus agrarius*) increased in size (14.7, 15.0, 15.9, 18.7 mm). It is obvious that such processes could also affect other species and regions, including the noticeable changes in synanthropic bats mentioned in the introduction [Tomassini *et al.* 2014; Salinas-Ramos *et al*. 2021].

It is also important to remember the geographical variability in size and sexual differences in animals (not to mention age-related changes), including bears. Male bears are always larger than females, the Carpathian (and Balkan) bears are significantly larger than northern (and obviously Polissia) bears, there is significant differentiation in size between age groups, and bears can vary greatly in size before hibernation and in other seasons (up to 100 kg) in their fat reserves, which will affect size estimates based on weight indicators (previously, weight was one of the key indicators). All these factors may affect estimates of differences between samples from different times and regions, as well as samples that are heterogeneous in terms of sex. This is discussed in more detail in the section on 'Ecogeographical rules'.

1.2. Carpathian legends and evidence of large bears

The author remembers a story told by an old bear hunter in the vicinity of the modern Zacharovany Krai National Nature Park (Transcarpathia) during field research in 2004, according to which bears have become smaller by almost half; that 'in his youth, he and his father hunted bears weighing over 150–200 kg, and now that is the maximum weight.'

The author heard similar stories from hunters while working in the Kamianka River valley near Skole, where, among other things, there was a large collection of trophy skulls of various carnivores. In 1996–1998, foresters from the Chornohora branch of the Carpathian Reserve repeatedly told the author about bears that were clearly becoming smaller, and the author himself had an encounter with a bear the size of a human (80 kg) in the Bretskul forest.

[1] The topic is available in Ukrainian (>>>) and English Wikipedia (>>>).

There is quite a bit of direct evidence of ancient large bears that were hunted in the Carpathians. Examples of such specimens, which became famous hunting trophies, are shown in Fig. 1.

In O. Slobodian's monograph [2008], in the chapter 'References to bears in the history of the Carpathians', there are references to various large bears, which are summarised in Table 1. Although the maximum sizes of animals are not statistically significant values due to their randomness[2], hunting chronicles focus only on them, as this is their main value, and the high frequency of such data on large bears in ancient sources indicates that such data are not random.

Fig. 1. Trophy bears from the Carpathians: (*a*) 'Solotvyno Mizunsky,' 1932, a group of Lviv hunting enthusiasts (from an article in the media: O. Protsiv, 2012, https://gk-press.if.ua/x5877); (*b*) Great-grandfather hunter with Manlicher, Carpathians, village of Perkalaba, 1906. Source: Mox Perkalaba, 2013, pers. com. (family archive, photo of great-grandfather); (*c*) bear hunted on 15 December 1915 in the Ilemnia forest district of the Dolynsky district by Polish President I. Mościcki, one of the largest bears hunted in the Carpathians at that time, body length to the end of the tail 225 cm, fore foot width 18 cm (photo from the book by I. Chudiyovych [Chudiyovych 2017], edited by I. Skilsky); (*d*) a 15-year-old bear weighing 400 kg, hunted in 1905 in the Stanislav Voivodeship ('reproduction from V. Buzhynsky' in the book by O. Slobodian [Slobodian 2008]).

Рис. 1. Трофейні ведмеді з Карпат: (*a*) «Солотвин Мізунський», 1932, гурт львівських любителів ловів (зі статті в масмедіа: О. Проців, 2012, https://gk-press.if.ua/x5877); (*b*) мисливець прадід з Манліхером, Карпати, с. Перкалаба, 1906 р. Джерело: Мох Perkalaba, 2013, особ. повід. (сімейний архів, фото прадіда); (*c*) ведмідь здобутий 15.12.1915 у надлісництві Ілемня Долинського повіту президентом Польщі І. Мосьціцьким, один із найбільших ведмедів, здобутих на той час у Карпатах, довжина тіла до кінця хвоста 225 см, ширина передньої ступні 18 см (фото з книги І. Чудійовича [Chudiyovych 2017], редаговано І. Скільським); (*d*) 15-річний ведмідь, що важив 400 кг, здобутий 1905 р. у Станіславському воєводстві («репродукція з В. Бужинського» у книзі О. Слободяна [Slobodian 2008]).

[2] It is important to remember that maximums in statistics are random values, but in trophy hunting they are the only characteristics and are therefore mentioned in various sources. In other words, the repeatability of such data acquires statistical meaning as the frequency of its occurrence increases.

Table 1. Size characteristics of bears from the Carpathian region according to various sources (chronological order): body length and weight

Таблиця 1. Розмірні особливості ведмедів із Карпатського регіону за різними джерелами (хронологічний порядок): довжина і маса тіла

Location	Period	Length, cm	Weight, kg	Note	Ref.*
Orava, Slovakia	1878 (2.12)	206	356 ♂	80 kg of fat	1
Yasen, Kalush Raion, Ivano-Frankivsk Oblast	1905	240 ♂ 160–190	400 ♂	gold medal (Fig. 1, *d*); skull in Table 2;	2
Ilemnia, Dolyna Raion, Ivano-Frankivsk Oblast	1915 (15.12)	225 (♂?)	–	width of front foot 18 cm (Fig. 1, *c*)	3
Zakarpattia Oblast	late 1920s	–	298–350 (10)		5
Krummholz of the Ukrainian Carpathians	until 1949	198	250	no statistics, possibly n = 1	4
Monastyrets, Khust Raion, Zakarpattia Oblast	1955 (12)	–	340 ♂		5, 9
Polish Carpathians	until 1964	150–250	100–450 (average 150–250)	–	6
Romanian Carpathians	until 1967	120–200 ♀ (6) (average 168) 161–257 ♂ (21) (average 218)	93–303 ♀ (12) (average 214) 84–440 ♂ (33) (average 268)	–	7
Ukrainian Carpathians	until 1975	186–248	256–340	skull measurements in Table 2; hind foot 19.3–19.8 cm	5
Ukrainian Carpathians	until 1975 & 2008	144–180 ♀ 186–248 ♂	82–160 ♀ 186–340 ♂	♀ L = 144 & w = 82 collected with juv.	9 (+5)
[Polish Carpathians?]**	until 1984	120–200 ♀ (6) 161–257 ♂ (21)	93–303 ♀ (12) 84–440 ♂ (22)	skull measurements in Table 2	8

* References: 1—Duda 1935 after [Slobodian 2008]; 2—[Niezabitowski 1933]; 3—[Chudiyovych 2017]; 4—[Strautman & Tatarinov 1949]; 5—[Turianyn 1975]; 6—'Kovalsky 1964', according to [Slobodian 2008]; 7—[Almăşan & Vasiliu 1967]; 8—[Rucek 1984: 270]; 9—[Slobodian 2008]. ** These data are repeated as original in reviews of the fauna of Belarus [Savitsky *et al*. 2005: 108–111] and Ukraine [Mezhzherin & Lashkova 2013: 258], which is an obvious confusion. In turn, these data strangely coincide with the data for Romania (see 4 lines above, 'Romanian Carpathians'). It not only devalues the data, but also generates distrust of such sources, which are already extremely problematic and full of unverified data.

An important and noteworthy fact is that large bears were recorded during periods of high population numbers. This fact is further included in the 'synthesis' section. Thus, in an interview with game expert O. Protsiv in 2012[3], the following information is mentioned:

> '... in 1900, 36 bears were hunted in the hunting grounds of Galicia. ... Data have been preserved on the shooting of 15 animals in a single hunt. 'Beyond the Chornohora Mountains, the Gorgany are the wildest part of the Carpathians, where you can most often see the largest deer, bears (up to 2.5 m long, weighing up to 400 kg), and lynxes,' wrote the Lviv magazine Lovestvo in 1905.'

Olexiy Slobodian's conclusions are similar [Slobodian 2008: 31]:

> 'The above information shows that large bears were found in the Carpathians at the beginning of the last century. Observations in recent years (1966–1989) show that large individuals are now very rare. This is due to the desire of hunters and poachers to hunt the largest animals.'

[3] Kushnirenko, N. 2012. Vuytsio Misio. *In: Galician Correspondent.* 26 January 2012. URL

2. Facts and statistics

2.1. Standard metrics

In general, statistics on the Ukrainian Carpathians are scarce, and those on Polissia are even scarcer. The main summary on the Carpathians is the work of O. Slobodian [2008], but its loose references and lack of bibliography significantly diminish its significance. In this review, the data are summarised in tables in chronological order, separately for the Carpathians and Polissia. Metric data on body size (Table 1), skulls (Table 2), and paw prints (Table 3) are analysed separately.

An attempt at graphical analysis did not reveal a clear trend (therefore, only tabular data is provided here), but it is possible to conclude that the size of animals has decreased, although not as significantly as described in legends. The situation is complicated by incorrect rewriting of data by some researchers in others. A significant portion of the data presented in Table 1 has been republished without references in other sources, often in other countries, frequently with obvious errors, but most often with complete coincidences of minimums and maximums. This is an unfortunate situation, which was discovered only by chance due to the need to analyse such data. For example, in the 2013 guide to mammals of Ukraine, the measurements of bears (and other animals) were clearly copied from the 2005 Belarusian edition, which copied them from the 1984 Polish edition, which, in turn, copied them from a 1967 work on Romanian bears (see Table 1). Rejecting such plagiarised sources, we have a more modest range, which shows a decline in size due to a decrease in mean and minimum values.

Northern (Polissian) bears. In January 2003, in Sumy Oblast, a hunter caught an adult specimen weighing 120 kg (sex unknown) in a den (Merzlikin 2004, in: [Zagorodniuk & Merzlikin 2025]). One of the bears kept at the MNKU was, according to legend, caught as a cub in Bryansk Oblast in 1831 and grew to a large size in captivity (skin-mount in Fig. 2 *c*). Measurements taken at the author's request by colleagues from the MNKU are as follows: (1) body length—167 cm; hind foot 21–22 cm (A. Luniachek, pers. comm.).

Fig. 2. Bear mounts: (*a*) at the IZAN Zoological Museum (Kyiv), V. Antonovych and V. Bondarenko creating the mount; photo from the newspaper 'Vechirnyi Kyiv', 11.01.1955; (*b*) a bear mount in the exhibition of the NMNH, estimated to be 180–185 cm tall based on the height of the people in the photo, clearly the same as in the previous photo; according to legend, 'it went to Kharkiv, as part of an exchange' (L. Shevchenko); photo from c. 1980 from the IZAN photo-archive; (*c*) a bear mount in the Museum of Nature at the Kharkiv University, from Bryansk Oblast, 1931, seven-year-old animal [Iliukhin 2019]; photo by O. Zoria, 17 January 2009.

Рис. 2. Опудала ведмедів: (*a*) у зоомузеї ІЗАН (Київ) В. Антонович і В. Бондаренко монтують опудало; фото з газети «Вечірній Київ», 11.01.1955; (*b*) опудало в експозиції ННПМ, розмір оцінено через зріст людей як 180–185 см, за рисами явно те саме, що на попередньому фото; за переказами, «поїхав десь до Харкова, по обміну» (Л. Шевченко); фото близько 1980 р. з фототеки ІЗАН; (*c*) опудало в Музеї природи ХНУ (Харків), з Брянщини, 1931 р., семирічний звір [Iliukhin 2019]; фото О. Зорі, 17.01.2009.

2.3. Registrations on camera traps as a source of data

Due to the legislative ban on hunting and the declining interest of scientists in dead bodies of animals, there are less and less 'classical' morphometric data available. Statistics from over 1700 measured samples, cited by some researchers [e.g. Swenson *et al.* 2007], are currently impossible for the Ukrainian realities. However, some new data can be seen from the results of camera trap registrations. To estimate sizes from photos, the experience described by S. Gashchak may be useful [Gashchak *et al.* 2022], which uses several calibration rods placed at different distances from camera traps to superimpose on images of zoological objects, allowing the sizes of animals to be estimated (Fig. 3). The method proposed by S. Gashchak is a breakthrough in studies using camera traps and, moreover, in a number of cases it can be applied retrospectively to re-evaluate images if researchers can restore the position of camera traps at the time of shooting.

2.4. Craniometry

The available data are incomplete and scattered, but they do exist and provide some important results (Table 2). As can be seen, the available data show an increase in skull length. For correct comparisons, the ratio of total (LC) and condylobasal (CBL) skull lengths was calculated for the Romanian sample, which is the largest, and all data were converted to a single dimension, CBL.

The collection of brown bear skulls at the Zoological Museum of Lviv University (ZMD) is the largest in Ukraine. Moreover, all of these are probably ancient specimens associated with B. Dybovsky, the founder of this museum. None of these specimens have labels, so their connection to the Carpathians is provisional (I. Shydlovsky, pers. comm.).

Fig. 3. An example of determining the size of a bear in photographs by superimposing photo duplicates with calibration poles on images. Photo courtesy of S. Gashchak, author of this know-how. A more detailed description of the methodology is presented in [Gashchak 2025].

Рис. 3. Приклад визначення розмірів звіра на фотореєстраціях шляхом накладання на зображення фотодублів з калібрувальними жердинами. Фото люб'язно надано С. Гащаком, автором цього ноу-хау. Докладніший опис методики представлено в [Gashchak 2025].

Table 2. Size characteristics of bears from Ukraine according to various sources (chronological order): skull length (cm) largest (LSL) or condylobasal (CBL), in mm

Таблиця 2. Розмірні особливості ведмедя з України за різними джерелами (хронологічний порядок): довжина черепа (см) найбільша (LLS) або кондилобазальна (CBL), в мм

Location	Period	Skull length (LSL)	Skull length (CBL)	Source *
Ivano-Frankivsk Oblast	1905	260–350 ♂	240–323 ♂*	Niezabitowski 1933
[Ukrainian Carpa-?hians]	until 1920	–	322–382 (16), mean 344	collection of ZMD**
[Ukrainian Carpa-?hians]****	1952–1952, 1957	–	312–370 (3), mean 317 [specimen with 370 ♂]	collection of ZMD and ZMKU**
Romanian Carpathians	until 1967	290–354 ♀ (12), mean 317 296–378 ♂ (40), mean 348	272–323 ♀ (11), mean 293 291–353 ♂ (32), mean 319	Almăşan & Vasiliu 1967, = Rucek 1984***
Ukrainian Carpathians	until 1975	–	289–358, mean 333	Turianyn 1975
Ukrainian Carpathians	1980–1986	–	289–315 (3), mean 304	collection of NMNH**
Bukovyna	unknown	336–391 ♂ (4), mean 360	308–359 ♂ (4), mean 330*	Volokh & Tkachuk 2025

* CBL calculated using the ratio established based on the data in the row 'Romanian Carpathians' (LSL/CBL = 1.08 ♀ and 1.09 ♂); ** measurements of collection specimens were carried out by: ZMD—I. Vdovychenko (c/o I. Shydlovskyy); NMNH—D. Lazariev and the author, ZMKU—Zh. Rozora; *** as in the case of Table 1, I believe that these data were copied (with errors) from descriptions of bears from Romania: the coincidences of minimums and maximums and sample sizes are obvious; **** the specimens from 1952–1953 originate from the Kyiv Zoo, and are believed to have been obtained from the Carpathians.

The zoological collection of NMNH contains four skulls from 1980–1986, all from Transcarpathia, including one from the vicinity of the village of Synevyr and three others from the hunting grounds 'Soviet Carpathians' (Yasynia district) [Shevchenko 2007]. Two of them have actually been found; their measurements are generally smaller than the mean values for all other samples (see Table 2). It is possible that these are females, which would explain their small size. However, another specimen (♂) found in the ZMKU, obtained 20 years earlier, in 1957, has a clearly longer skull length, CBL = 370 mm (Fig. 4, bottom row).

From the data presented in the table (arranged chronologically), it can be seen that, in general, the size of the skull has not undergone significant changes, although there are some. Since there are clear sexual differences, it is worth analysing the sexes separately. Here, the analysis focuses on males, as their skulls are more often the subject of attention as trophies. We have the following changes in skull length over time: 240...323 → 291...353 → 308...359 mm (Table 2).

Old specimens from the ZMD collection (three clearly young specimens and one very large, probably non-local specimen with CBL = 422 mm were excluded from the sample), whose sex is unknown, are characterised by their large size. On average, they are 10–30 mm larger than the values for post-war samples. The nature of these differences is unknown, and it cannot be ruled out that B. Dybovsky took them from other regions (e.g., Transbaikalia), where larger bears live.

The changes in size are ambiguous and, in general, there are irregular fluctuations, but in the case of males, there is actually an increase rather than a decrease in values, which contradicts the data on changes in body size. It can be assumed that the decrease in size was primarily due to a reduction in fat reserves in connection with a shorter hibernation period in a warming climate. However, the increase in skull size, if confirmed by new data, is paradoxical and can be explained by the increased load on the masticatory system due to an increase in herbivory and decrease in carnivory.

No. 15619 (223 mm) No. 11006 (289 mm) No. 11005 (315 mm)

Fig. 4. Bear skulls from Ukraine in the collections of Kyiv museums: top—a row of skulls demonstrating the differences in size between animals of different ages. Samples from the National Museum of Natural History (Kyiv); photos by D. Lazariev and the author.

Рис. 4. Черепи ведмедів з України в колекціях київських музеїв: вгорі — ряд черепів, що демонструє розмірні особливості тварин різного віку (матеріали ННПМ; фото Д. Лазарєва і автора); внизу — один із найбільших за розмірами колекційних зразків (♂ CBL = 370 мм), здобутий 14.10.1957 О. Кириченком у Закарпатті (напевно, в господарстві «Радянська Україна» біля Ясиня) (матеріали ЗМКУ, фото І. Костюка та Ж. Розори).

An example of an age series according to the degree of 'maturity' of the skull (increase in size and sculpturality, formation of ridges, overgrowth of sutures) is shown in Fig. 4. It is obvious that thanks to prolonged growth and under appropriate conditions, and above all, minimal age mortality, bears can reach large sizes. The difference between the sizes of the average and larger skulls shown in Fig. 4 (if we take the average as 100%) is almost 10% of the length.

2.5. About 'plantometry'

Since bears can no longer be hunted, poaching data are unavailable, and, moreover, no one would now weigh or measure the animals; thus, such data are no longer relevant. Cranial data are also difficult to obtain. However, researchers with experience in non-game fauna have at their disposal important estimates of body size and, in some cases, characteristics of sex, age, and geographical lineage based on paw measurements. Like most Arctoidea, especially the larger species, bears are plantigrade, and paw length correlates with body size in all carnivores, including bears [Viranta 1994; Harris & Steudel 1997; Brooks *et al.* 1998]. Moreover, due to their large size, bears make clearly visible paw prints, and a substantial amount of data can be collected by analysing tracks on shores of water bodies, sand hills, mud roads, or snow.

Examples of bear paw prints on different substrates are shown in Fig. 5. The top row shows Carpathian samples, while the bottom row shows Polissia samples (the latter often on sand). Unfortunately, despite well-known recommendations [Miropolsky 2017], researchers often photograph tracks without measuring them; in some cases, the frames contain improvised measuring devices—a camera lens cap, a matchbox, a hat, a radio, a telephone, or a tape measure (see Fig. 5).

The examples of bear paw measurements are as follows:

Fig. 5. Examples of bear paw prints on different substrates (based on materials provided by colleagues): (*a*) Carpathian Biosphere Reserve, Y. Dovhanych, scale 8.0 cm, hind paw length = 30.0 cm; (*b*) Uzhansky National Nature Park, N. Koval, scale 5.0 cm, hind paw length = 26.0 cm; (*c*) Uzhansky National Nature Park, N. Koval, scale 28 cm, hind paw length = 26.6 cm; (*d*) Polissia, S. Zhyla, no scale, front paw width = 18 cm; (*e*) Polissia, S. Gashchak, scale 58 mm, hind paw length = 22.6 cm; (*f*) Chornobyl zone, A. Simon, ruler, hind paw length = 26.3 cm.

Рис. 5. Приклади відбитків задніх лап (слідів) ведмедя на різних субстратах (за матеріалами, що передані колегами): (*a*) Карпатський БЗ, Я. Довганич, мірка 8,0 см, = 30,0 см; (*b*) Ужанський НПП, Н. Коваль, мірка 5,0 см, = 26,0 см; (*c*) Ужанський НПП, Н. Коваль; мірка 28 см, = 26,6 см; (*d*) Полісся, С. Жила, без мірки («дорослий — це 18 см ширини сліду передньої лапи»); (*e*) Полісся, С. Гащак, мірка 58 мм, слід = 22,6 см; (*f*) Чорнобильська зона, А. Сімон, лінійка, слід = 26,3 см.

Table 3. Hind paw length and front paw width for main age groups (excluding young bears), based on data from the Bulgarian population [after: Spassov *et al.* 2016]

Таблиця 3. Розміри відбитків лап ведмедя для основних його вікових груп (без молодих), за даними для болгарської популяції [за: Spassov *et al.* 2016]

Age group	Hind paw length (cm)	Front paw width (cm)
Adults ♀♀ and immature ♂♂ (100–200 kg)	19–20 to 23–24	12–13 to 13.5–14
Mature ♂♂ aged > 5 years (200–250 kg)	24 to 26–27	14.5 to 17
Old ♂♂ aged >10 years (>250 kg)	27 to 30–31	17 and more

1) Ukrainian Carpathians, Uzhansky National Park, two photos with hind paw length measurements—16.9 and 26.6 cm (received from N. Koval); 2) Polissia Biosphere Reserve, five photos, one with hind paw length—22.6 cm (received from S. Gashchak); 3) Sumy Oblast, Desniansko-Starogutsky National Park, footprint description 18×29 cm (data from Y. Kuzmenko [Zagorodniuk & Merzlikin 2025]); 4) Polissia Nature Reserve, four photos, front paw width in adults over 15 cm, often 18 cm (S. Zhyla, pers. comm.); 5) Chornobyl zone, 14 photos with clear prints—hind paw length: 26.0, 26.3, 26.6, 27.0, 27.0 cm (received from A. Simon with the assistance of S. Gashchak).

For Polissia bears, footprints are the primary source of morphometric data, emphasising their importance. Although Carpathian bears are expected to be larger than Polissia bears based on paw size, the largest measured prints from the Carpathians (24.0, 26.0, 26.6 cm) are comparable to Polissia prints (24.0, 27.0, 29.0 cm). Paw prints from Bulgaria, representing more stable populations with all size classes, are naturally larger (Table 3).

Based on these parameters, the largest size class (27–31 cm) is essentially absent in our populations. Assuming Carpathian bears should be roughly comparable to Bulgarian bears, this suggests either a reduction in size or a lack of individuals surviving past 10 years, likely due to hunting pressure. Historical and current poaching data support this conclusion.

Finally, a historical anecdote illustrates the situation. A colleague, now deceased, was once tasked by a Carpathian nature reserve management to acquire several bear skins from mountain villages for an exhibition. Despite the difficulty, he collected several dozen skins, including some very large ones. During travels through the Carpathians in the 1980s and 2000s, the author also collected accounts of bear shootings. For instance, on the Borzhava ridge (summer 1995), shepherds recounted past shootings and new incidents, and in 1997–1998, cartridges were found in the Chornogora massif of the Carpathian Reserve. All of this demonstrates significant hunting pressure, corroborated by other sources.

3. Hypotheses

3.1. Ecogeographical rules (Bergman and 'anti-Bergman')

Studies have shown that bears exhibit geographical variability, which is often interpreted in terms of ecogeographical rules. In particular, it was reported that northern bears are smaller than southern bears [Swenson *et al.* 2007]. This pattern is commonly discussed alongside sex-related size dimorphism (females being smaller than males) and the need for bears to accumulate large fat reserves for winter dormancy. Overall, this interpretation appears problematic, because the application of ecogeographical rules related to thermoregulation to hibernating animals is no more justified than for migratory (e.g., bats) or subterranean mammals (e.g., moles)[4]. Could this explain why bears increase in size not toward the north but toward the east, with particularly large individuals in Kamchatka, where berry resources are abundant and bears feed extensively on large anadromous salmonids, their key food resource during spawning [Deacy *et al.* 2018]?

To be fair, it should be noted that the authors of the cited study analysed several hypotheses in addition to Bergmann's rule, including the hypothesis of greater carnivorousity in northern bears, which would also explain their larger size, as well as hypotheses of greater ecosystem productivity and longer growing sea-

[4] In the 1980s and 2000s, such 'paradoxes' were repeatedly mentioned in connection with another well-known phenomenon that ran counter to ecogeography—the 'Dehnel effect' [Dehnel 1949; Mezhzherin 1964].

sons and lower winter hibernation costs with higher population densities in the south, which would explain the larger size in the south. The value of the study lies in the use of models with body mass standardisation by age, adjusted for sex and season, which allowed the data series to be aligned. Finally, it was showed that northern bears gained more weight before hibernation and had the same large weight loss during winter sleep, which lasted twice as long for them.

In fact, this is why trophic hypotheses deserve special attention.

3.2. Trophic hypotheses

The author suggests (and there are relevant facts above) that bears, at least those in the Carpathians, have become smaller over the last 100–150 years. Shrinking of body size, like increasing in size, is a rare phenomenon in mammals. Size is usually a characteristic of a species and does not change depending on the status of populations, since in mammals, growth, its rate and periods are determined by, among others, sexual maturation, bioenergetics, biomechanics, and seasonal cycles. Bears are no exception.

At the same time, it is known that the size of individuals in a population can fluctuate when living conditions change. Thus, Myakushko [2021] writes that when living conditions deteriorate, there is a significant decrease in body weight in all size and age groups of the studied species [rodents]. Such deterioration may be caused, in particular, by an increase in anthropogenic pressure. Long-term data series show that the body condition scores [according to: Myakushko 2004][5] in model species decreased by 17–23% over 35 years, with an even more significant decrease of 32% in reproductive females.

As S. Myakushko notes, 'shrinkage of body size can be achieved through various mechanisms. First, mortality results in the loss of the largest individuals and reproductive females with the highest energy requirements from the population. Second, young animals grow and gain weight more slowly. ... The reduction in the exterior parameters of individuals reduces their specific energy requirements and enables them to better survive unfavourable conditions. From this perspective, the reduction in size of its elements can be considered a specific population strategy for maintaining ecological balance' [Myakushko 2021].

A consultation with a colleague who worked with carnivores at the zoo revealed similar results (conversation with E. Ulyura). In particular, the author found that dystrophy in bears is a common phenomenon, and not only in captivity. Moreover, the current state of the land, including the almost complete extermination of medium and large fish, significant pressure from hunters and poachers on game, deforestation, degradation of pastures, excessive harvesting of mushrooms and berries, excessive disturbance by thousands of holidaymakers, fragmentation of space by roads and resort areas all lead to the entirely predictable consequences of malnutrition. It is worth mentioning that historically bears in Ukraine (including in the Carpathians) certainly consumed fish, including trout and salmonids in general during spawning migrations, but modern anthropogenic conditions have essentially destroyed riparian habitats and this food component, which is now virtually absent [Kilfoil *et al.* 2023].

The author also found that zoo practices show that bears are very mobile in accumulating and expending fat reserves, which is why their body weight can vary significantly both seasonally and individually, not to mention different conditions of keeping, feeding, physical activity, and duration of sleep (E. Ulyura, pers. comm.). Hence, it is entirely expected that bears in the wild will become smaller, regardless of hunting pressure, although it is clear that the latter also plays a role and can have a significant impact (more on this below).

3.3. Bear size as a factor affecting hunting

The author raised the idea of shrinkage of body size as a result of prolonged (in essence, centuries-long) hunting as a form of artificial selection when analysing the small size of the European form of roe deer compared to the Siberian form [Zagorodniuk 2002]. Large-scale and prolonged

[5] The body condition score is the ratio of body weight (W) to body length (L)—W/L, which is an index sensitive to reflecting any influence [Myakushko 2004, 2021].

hunting could and probably did contribute to its shrinking. If we assume a model in which 20% of the population is removed each year, which is equivalent to the population growth in the first approximation, then the loss of older age groups as extreme classes is highly likely. In addition, large animals are physically larger targets and more desirable prey in all types of hunting, especially trophy hunting. As mentioned above in an interview with O. Protsiv, this is the case, and it is 'related to the desire of hunters and poachers to obtain the largest animals' (loc. cit.).

That is, even with equal frequency of occurrence of animals of different sizes, large animals will be removed at a higher rate, and under excessive hunting pressure animals will become smaller due to greater removal of older size classes. It is important to note that larger size classes are also older age groups. Since age-related mortality exists in any species, the proportion of older individuals is already small and inversely proportional to age. Even for long-lived animals such as bears, 100–150 years of excessive hunting pressure is sufficient for a shift toward early maturation and reproduction, particularly in small populations.

As is well known, small classes in terms of frequency (including size) can disappear purely for statistical reasons when overharvested [Egorov 1975], especially when there is a significant reduction in the total population size. This is certainly what happened. The current increase in the total bear population may become a factor in the restoration of age structures typical for this species. Of course, this will be influenced by a number of factors, including wintering conditions, food availability, and the overall health of the population (which is currently the least discussed), which may support or offset such trends.

A review of the literature shows that under 'standard' conditions, with regular anthropogenic pressure, the proportion of each subsequent age group does indeed decline rapidly (data for Slovenia and Croatia) [Jerina *et al.* 2018], whereas in protected conditions with proper population monitoring (Pyrenees), the age group distribution often favours adults due to high survival rates and minimal age mortality [Sanz-Pérez *et al.* 2025]. In 'critical' populations with low abundance, significant disturbance, and excessive hunting pressure (poaching), older age (size) classes are extremely rare (Table 4). Numerous sources confirm the assumption that hunting can change the age structure of the bear population by 'eliminating' older age classes. This is, in particular, evidenced by both direct data on the distribution of age groups and modelling [Bischof *et al.* 2018].

Data from Slovakia show that in areas with high levels of poaching or hunting, older males often dominate among the individuals removed [Rigg & Adamec 2007]. An analysis of the frequencies of bears removed in Slovenia (n = 927) shows differences in age and sex among the removed animals, highlighting the selective impact of hunting on the population structure. In particular, 78% of those removed[6] were under 4 years of age, but the proportion of individuals obtained by hunters in each age group was approximately the same, around 55–65% [Krofel *et al*. 2012].

Table 4. Proportions of different age groups in bear populations

Таблиця 4. Частки різних вікових груп у популяціях ведмедя

Population type	0–1 years	2–3 years	4–5 years	6–9 years	≥10 years
Protected populations (Pyrenees) [Sanz-Pérez *et al.* 2025]*	~32 %		~22 %	~46 %	
Free populations from the Carpathians (generalised estimate from various studies)	8–15 %	18–30 %	20–30 %	15–25 %	3–10 %
Estimate for lognormal distribution (step '1/3' from the previous value)	38.4 %	25.6 %	17.1 %	11.4 %	7.6 %

* There is no detailed breakdown by year, but we are talking about juveniles, subadultus, adultus.

[6] Apart from hunting (59 %), removals included problematic individuals (18 %) and roadkill (16 %). Up to 20 % of the population is removed annually—the highest rate in Europe. At high population densities, removal of a substantial non-trophy proportion does not adversely affect age structure and may even help balance it by regularly removing problematic juveniles.

The experience of Scandinavia (Sweden and Norway) is noteworthy, where during the 20th century the local brown bear (*Ursus arctos*) population almost disappeared due to excessive hunting, but legal protection measures and monitoring programmes contributed to the restoration of its abundance and range. This was accompanied by an increase in the proportion of adult individuals in the population, although hunting remains an important factor in mortality and affects the age structure of the population [Swenson 1995; Frank 2017; Christiernsson 2018].

4. Synthesis

Analysis of long-term data series on body size (body length and body mass) of brown bears from Ukraine and adjacent regions reveals weak but consistent changes toward a reduction in body size. However, these processes are not unambiguous: analyses of cranial dimensions (although based on smaller sample sizes) do not show a similar trend. Moreover, larger body size in older museum specimens may reflect both a larger overall sampling base (essentially, a larger population), in which all size classes—including very large males older than 10 (and even 15–20) years—were more fully represented, and a historical bias toward collecting and documenting hunting trophies, particularly in earlier collections.

Both direct and indirect evidence suggest that bears inhabiting Ukraine have indeed become smaller over time, especially in the Carpathians, where data availability is higher than in Polissia. The analysis also highlights the limited amount of reliable metric data and the frequent reuse of measurements across publications, sometimes borrowed from studies conducted in other regions. Factors contributing to size reduction include a combination of natural and anthropogenic influences, such as a deep demographic depression, size-selective hunting, reduced lifespan, deterioration of food resources, and a decreased need for large fat reserves associated with shorter winter dormancy.

An additional factor affecting size estimates is the development of partial synanthropy, typical of younger bears, which is often accompanied by human–bear conflicts and ultimately by the removal of such individuals. As a result, metric datasets are increasingly dominated by records of smaller-bodied bears. Consequently, assessments of changes in population structure based on invasive methods are biased toward younger (and generally conflict-prone) individuals.

For the current and future periods of bear studies, especially within protected areas, size proxies such as paw print measurements (hind foot length and fore foot width) should be more widely applied, as they are informative and can be collected in large numbers. Particular attention should also be paid to the estimation of body size from camera-trap photographs.

The low population size during the mid and late 20th century and only a slight increase in recent decades do not allow expectations of a population age structure approaching its original state, due to persistent anthropogenic constraints and widespread poaching. In the early 1970s, the Ukrainian bear population (essentially restricted to the Carpathians) was estimated at more than 1100 individuals [Khoyetskyy 2017]. Hunting restrictions and the protected status of the species undoubtedly promote population growth, as clearly demonstrated in Poland since the 1980s [Jakubiec 2001]. In contrast, in Ukraine bear numbers continued to decline during the same period [Kryzhanivsky 1999], and only recently has a slight stabilisation been observed, with an estimated population of about 300 individuals in 2009 [Shevchenko & Shkvyria 2009] and 285 individuals in 2022 (according to official state statistical reports, '*Form 2tp-hunting*').

Under these conditions, population growth and the establishment of a stable older age class appear unlikely. The ongoing redistribution of the human population toward the Carpathian foothills and the intensive development of recreation in the Carpathian region—resulting in excessive disturbance and profound habitat transformation—are not conducive to bear population recovery. Apparent positive trends are largely driven by media visibility and numerous 'conservation' projects that, in practice, provide little real support for population growth and long-term development.

Overall, a temporal reduction in body size is evident and is most likely driven by the simultaneous action of several factors: the loss of large individuals from the population (selective hunting, mortality of older age classes, higher mortality of adult males), climate change (shorter winter dor-

mancy and reduced need for fat accumulation), and trophic factors (deterioration of food resources, although consumer pressure may also be lower than in the past). Most likely, all these factors act concurrently. Whether compensatory mechanisms at the population level exist (e.g., earlier sexual maturity or increased fecundity) remains unknown; however, in the author's view, such mechanisms have not developed, and population decline therefore remains largely uncompensated. In any case, these are predominantly anthropogenic processes, and bears are effectively no better off than species experiencing more direct human impacts.

Acknowledgements

Sincere thanks to colleagues who contributed to the accumulation of information about the dimensional characteristics of bears, in particular D. Lazariev, A. Luniachek, I. Merzlikin, I. Shydlovskyy, as well as colleagues who participated in the development of discussions on the hypotheses expressed or involved in the discussion, in particular M. Kolesnikov, S. Myakushko, E. Ulyura, and L. Shevchenko. Thanks to S. Gashchak, Y. Dovhanych, N. Koval, and A. Simon for sending photos of footprints. Special thanks to one of the leading experts on changes in animal size in the process of historical population development, S. Myakushko, for his detailed analysis of the article and important comments on facts and hypotheses.

Declarations

Funding. The study was carried out as part of the planned research topic of NMNH (State Registration No. 0124U000572) under the section 'Dynamics of biota in conditions of climate change and warfare.'

Conflict of interest. The author has no conflicts of interest relevant to the content of the article.

Handling of material. The study was conducted in compliance with the requirements of the current legislation of Ukraine regarding work with live and collection material.

References

Almăsan, N. A., G. D. Vasiliu. 1967. Zur Kenntnis des Rumänishen Karpatenbär. *Acta Theriologica*, **12**: 47–66. CrossRef

Bischof, R., C. Bonenfant, I. M. Rivrud, A. Zedrosser, A. Friebe, [et al.]. 2018. Regulated hunting re-shapes the life history of brown bears. *Nature Ecology & Evolution*, **2** (1): 116–123. CrossRef

Brooks, R. T., R. McRoberts, L. L. Rogers. 1998. Predictive relationships between age and size and front-foot pad width of northeastern Minnesota Black Bears, Ursus americanus. *Canadian Field-Naturalist,* **112** (1): 82–85. CrossRef

Chudiyovych, I. 2017. *Hunting 'Atlantis' of the Lviv Carpathians (History and Mythology, Articles and Photos).* Pyramid, Lviv, 1–268. [Ukrainian]

Christiernsson, A. 2018. *Managing Strictly Protected Species with Favourable Conservation Status. The Case of the Swedish Brown Bear (Ursus arctos).* Stockholm University, 1–24. URL

Deacy, W. W., J. A. Erlenbach, W. B. Leacock, J. A. Stanford, C. T. Robbins, J. B. Armstrong. 2018. Phenological tracking associated with increased salmon consumption by brown bears. *Scientific Reports,* **8**: 11008. CrossRef

Dehnel, A. 1949. Badania nad rodzajem Sorex L. *Annales Universitatis Mariae Curie-Skłodowska. Sectio C: Biologia*, **4**: 17–102. URL

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. 2025. Method for estimating animal size from camera trap images using reference objects. *Theriologia Ukrainica*, **30**: 97–108. CrossRef

Egorov, Y. E. 1975. The stabilising effect of random elimination. *Journal of General Biology*, **36** (2): 220–226. [Russian]

Frank, S. C. 2017. Indirect effects of bear hunting: a review from Scandinavia. *Ursus*, **28** (2): 150–164. CrossRef

Harris, M. A., K. Steudel. 1997. Ecological correlates of hind-limb length in the Carnivora. *Journal of zoology*, **241** (2): 381–408. CrossRef

Iliukhin, Y. 2019. Representatives of the family Ursidae in the collection of the Museum of Nature of V. N. Karazin Kharkiv National University. *In:* Zagorodniuk, I. (ed.). *Natural History Museology, Volume 5*. NMNH NAS of Ukraine, Kyiv, 170–173. [Ukrainian] URL

Ingram, G. M. 1917. The Little Bear Wonder of Oregon. *The Oregon Sportsman*, **5** (4): 275–276. URL

Jakubiec, Z. 2001. *Niedźwiedź brunatny Ursus arctos L. w polskiej części Karpat.* Instytut Ochrony Przyrody PAN, Kraków, 1–108. (Seria: Studia Naturae; vol. 47). ISSN 0081-6760 URL

Jerina, K., E. Polaina, Đ. Huber, S. Reljić, M. Bartol, [et al.]. 2018. *Reconstruction of Brown Bear Population Dynamics in Slovenia and Croatia for the Period 1998–2018.* Prepared within C5 action of Life DinAlp Bear Project, 1–46. URL

Khoyetskyy, P. 2017. Game fauna count in the '2-tp – hunting' statistical reporting format: features, advantages, disadvantages. *Novitates Theriologicae*; **10**: 206–216. [Ukrainian]. CrossRef

Kilfoil, J. P., T. P. Quinn, A. J. Wirsing. 2023. Human effects on brown bear diel activity may facilitate subadults foraging on Pacific salmon. *Global Ecology and Conservation*, **42**: e02407. CrossRef

Krofel, M., M. Jonozović, K. Jerina. 2012. Demography and mortality patterns of removed brown bears in a heavily exploited population. *Ursus*, **23** (1): 91–103. CrossRef

Kryzhanivsky, V. 1999. Brown bear — Ursus arctos. *In:* Zagorodniuk, I. V. (ed.). *Mammals of Ukraine, Protected by the Bern Convention*. Kyiv, 118–120. (Series: Proceedings of the Theriological School; Vol. 2). ISBN 966-02-1280-1. URL

Lomolino, M. 2005. Body size evolution in insular vertebrates: Generality of the island rule. *Journal of Biogeography,* **32** (10): 1683–1699. CrossRef

Mezhzherin, V. A. 1964. Denel's phenomenon and its possible

explanation. *Acta Theriologica*, **8** (6): 95–114. [Russian] CrossRef

Mezhzherin, S. V., O. I. Lashkova. 2013. *The Mammals of Ukraine. Reference Book.* Naukova Dumka, Kyiv, 1–358. [Ukrainian]

Miropolsky, V. 2017. Photographing of wild animals and traces of their life in the field. *Novitates Theriologicae*, **10**: 60–69. [Ukrainian] CrossRef

Myakushko, S. A. 2004. Changes in body weight and body size of rodents under various forms of anthropogenic load. *Nature Reserves in Ukraine*, **10** (1–2): 92–95. [Ukrainian] URL

Myakushko, S. 2021. 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. CrossRef

Niezabitowski, E. 1933. *Klucz do oznaczania zwierząt ssących Polski.* Nakładem Koła Przyrodników Uczniów Uniwersytetu Jagiellońskiego, Kraków, 1–124. URL

Raia, P., S. Meiri. 2006. The island rule in large mammals: paleontology meets ecology. *Evolution,* **60** (8): 1731–1742. CrossRef

Rigg, R., M. Adamec. 2007. *Status, Ecology and Management of the Brown Bear (Ursus arctos) in Slovakia.* Slovak Wildlife Society, Liptovský Hrádok, 1–128. URL

Sanz-Pérez, A., V. Sazatornil, S. Palazón, C. Vanpé, P.-Y. Quenette, [et al.]. 2025. Mapping sex- and age-structure reveals lonely males at the front in an expanding brown bear population. *Biological Conservation*, **306**: 111122. CrossRef

Salinas-Ramos, V. B., P. Agnelli, L. Bosso, L. Ancillotto, D. Russo. 2021. Body size of Italian greater horseshoe bats (Rhinolophus ferrumequinum) increased over one century and a half: a response to climate change? *Mammalian Biology*, **101**: 1127–1131. CrossRef

Savitsky, B. P., S. V. Kuchmel, L. D. Burko. 2005. *Mammals of Belarus.* Published by the Belarusian State University Publishing Centre, Minsk, 1–320. [Russian]

Schmidt, N. M., P. M. Jensen. 2003. Changes in mammalian body length over 175 years. Adaptations to a fragmented landscape? *Conservation Ecology,* **7** (2): 6. CrossRef

Shevchenko, L. S. 2007. *Mammals. Issue 3. Carnivora. Lagomorpha (Supplement).* National Museum of Natural History, NAS of Ukraine, Kyiv, 1–80. (Series: Catalogue of the Collections of the Zoological Museum). ISBN 978-966-02-4462-7 URL

Shevchenko, L. S., M. G. Shkvyria. 2009. Brown Bear Ursus arctos (Linnaeus, 1758). *In:* Akimov, I. A. (ed.). *Red Data Book of Ukraine. Animal world.* Globalconsulting, Kyiv, 537. [Ukrainian]

Slobodian, O. O. 2008. *A Brief History of Brown Bear Research in the Ukrainian Carpathians.* DKD, Ivano-Frankivsk, 1–160. [Ukrainian]

Spassov, N., G. Spiridonov, V. Ivanov, L. Assenov. 2016. Bear footprints and their use for monitoring and estimating numbers of brown bears (Ursus arctos L.) in Bulgaria. *Historia Naturalis Bulgarica*, **23**: 119–126. URL

Strautman, F. I., K. A. Tatarinov. 1949. Materials on the fauna of vertebrate animals of the Eastern Carpathian forests. *Scientific Notes (Biological Series). Ivan Franko State University of Lviv*, **16** (5): 121–152. [Ukrainian]

Swenson, J. E. 1995. The near-extinction and recovery of brown bears in Scandinavia. *Wildlife Biology*, **1** (1): 5–13. CrossRef

Swenson, J. E., M. Adamič, D. Huber, S. Stokke. 2007. Brown bear body mass and growth in northern and southern Europe. *Oecologia*, **153** (1): 37–47. CrossRef

Tomassini, A., P. Colangelo, P. Agnelli, G. Jones, D. Russo. 2014. Cranial size has increased over 133 years in a common bat, Pipistrellus kuhlii: a response to changing climate or urbanization? *Journal of Biogeography*, **41** (5): 944–953. CrossRef

Turianyn, I. I. 1975. *Fur- and Game Mammals and Game Birds of the Carpathians*. Uzhhorod, 1–176. [Ukrainian] URL

Viranta, S. 1994. Limb bone proportions and body mass of the cave bear (Ursus spelaeus). *Historical Biology*, **7** (3): 239–250. CrossRef

Volokh, A., Y. Tkachuk. 2025. The brown bear (Ursus arctos) in Bukovyna (Ukraine): distribution, habitats, diet, morphological features. *Theriologia Ukrainica*, **30**: 88–96. [Ukrainian] CrossRef

Zagorodniuk, I. 2002. Allospecies of the roe deer (Capreolus): nature of differences between them and status of populations from Ukraine. *Visnyk of the Luhansk Pedagogical University. Biological Sciences*, No. 1 (45): 206–222. [Ukrainian] https://bit.ly/3oemHW9

Zagorodniuk, I., I. Merzlikin. 2025. The brown bear (Ursus arctos) in the Eastern Polissia in Ukraine: evidence of the species' recovery in the region. *Novitates Theriologicae*, **17**: 63–66. [Ukrainian] CrossRef

Theriologia Ukrainica, **30**: 18–30 (2025)
p-ISSN 2616-7379 • e-ISSN 2617-1120
DOI: 10.53452/TU3004

CRANIOMETRIC DIFFERENTIATION OF SQUIRRELS (*SCIURUS VULGARIS*) OF DIFFERENT COAT COLOURATION FROM THE TERRITORY OF UKRAINE

Yulia Zizda

Key words

geographical variability, colour phases, craniology, red squirrel, Ukraine

doi

http://doi.org/10.53452/TU3004

Article info

submitted 01.02.2025
revised 14.12.2025
published 30.12.2025

Language

Ukrainian, English summary

Affiliations

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

Correspondence

Yulia Zizda; Institute of Ecology of the Carpathians, NAS of Ukraine, 4 Kozelnytska Street, Lviv, 79026, Ukraine; Email: julcha@ua.fm;
orcid: 0000-0002-8337-327X

Abstract

Sciurus vulgaris is a widespread and highly variable species by fur colour. Up to 40 subspecies are distinguished, although their nature has not been sufficiently studied. It is believed that coat colouration of the squirrel is determined by several genes, and such environmental factors as the type of forest and altitude above sea level affect the work of these genes; however, the purely adaptive nature of the differences may also be important. According to the analysed sources, the author hypothesised that different colour phases of squirrels can differ in cranial features, which may refute a purely adaptive hypothesis. Previous studies by the author revealed that several color phases of squirrels are widespread in Ukraine, the main of which are black, brown, red, and ginger, with a high level of variability within each. In the mountainous area (Carpathians), the coexistence of several color phases is observed, which are widespread at different altitudes, with the dominance of black and brown forms in the mountains, red in the lowlands, and ginger on the lowland, mainly in the anthropogenic zone. In the rest of Ukraine, only light-coloured squirrels (red and ginger) are widespread within the natural range. The study showed that color phases of squirrels differ by craniometric features: black and red forms, based on the Tst and CD criteria, differ in two craniometric features of the neurocranium; the red and ginger red forms differ in four features, two of which are related to the neurocranium, one to the upper and one to the lower jaw. The black (with brown) and red forms differ significantly in nine features: these are mainly the measurements of the upper jaw and the neurocranium. According to discriminant analysis, three groups can be distinguished with a small (up to 10%) overlap. In this case, red and black squirrels are located side by side, and red ones occupy a mixed intermediate position from both of them. It is possible to assume further colour and morphological differentiation of colour phases, especially the black form, taking into account the aspect that dark-colored squirrels in the Carpathian region are confined to mountainous and high-altitude areas and are relatively isolated from the other colour phases.

Zizda, Y. 2025. Craniometric differentiation of squirrels (*Sciurus vulgaris*) of different coat colouration from the territory of Ukraine. *Theriologia Ukrainica*, **30**: 18–30. [Ukrainian, with English summary]

Краніометрична диференціація вивірок виду *Sciurus vulgaris*, відмінних за забарвленням хутра, з території України

Юлія Зізда

Резюме. *Sciurus vulgaris* є широкопоширеним і дуже мінливим за кольором хутра видом, у межах якого розрізняють до 40 підвидів, природу яких досліджено недостатньо. Вважається, що колір хутра вивірки детермінований кількома генами і такі екологічні фактори як тип лісу та висота над рівнем моря впливають на роботу цих генів, проте може мати значення і суто адаптивна природа відмінностей. Відповідно до проаналізованих джерел автором сформована гіпотеза про те, що різні кольорові форми вивірки можуть розрізнятися за краніальними ознаками, що може спростувати суто адаптивну гіпотезу. Попередніми дослідженнями автора встановлено, що в Україні поширено кілька кольорових форм вивірок, оосновними з яких є чорна, коричнева, червона та руда, з високим рівнем мінливості в межах кожної. У гірській місцевості (Карпати) спостерігається співіснування кількох кольорових форм, які поширені на різних висотах, з домінуванням чорної і коричневої форм в горах, червоної у низькогір'ях та рудої на рівнинах, переважно в антропогенній зоні; на решті території України в межах природного ареалу поширені тільки світлозабарвлені вивірки — червоні та руді. Проведене дослідження показало, що кольорові форми вивірок можна розрізняти між краніометричними ознаками: чорна і руда форми на основі критеріїв Tst та CD відмінні за двома краніометричними ознаками мозкової частини черепа; червона і руда форми відмінні за чотирма ознаками, з яких два виміри відносяться до мозкового черепа та по одному — для верхньої і нижньої щелеп. Чорна (з коричневою) і червона форми достовірно розрізняються за 9 ознаками: це переважно виміри верхньої щелепи і мозкового відділу черепа. Згідно з дискримінантним аналізом можна розрізняти три групи із незначною (до 10 %) зоною їх перекриття. При цьому руді та чорні вивірки розташовані поряд, а червоні займають змішену від обох них проміжну позицію. Можна припустити подальшу кольорову і морфологічну диференціацію кольорових форм, надто чорної форми, беручи до уваги той аспект, що у Карпатському регіоні темнозабарвлені вивірки приурочені до гірської і високогірної місцевості і є відносно ізольованими від інших кольорових форм.

Ключові слова: географічна мінливість, кольорові форми, краніологія, вивірки, Україна.

Вступ

Відомо, що вивірка лісова (*Sciurus vulgaris* L.) є широкопоширеним видом гризунів із найширшим ареалом серед усіх видів цього роду [Bosch & Lurz 2012]. Це дуже мінливий за кольором хутра вид, відомий із лісових регіонів Палеарктики, в межах якого розрізняють від 22 до 40 підвидів, відмінності та родинні стосунки яких досліджено недостатньо [Zizda 2005; Thorington *et al.* 2012: 74]. Різницю між популяціями вивірок [Ogden *et al.* 2005] та їх походженням з точки зору їх поширення також добре показують генетичні дослідження мітохондріальної ДНК [Thorington & Ferrell 2006: 41; Różanowska 2025].

Вважається, що колір хутра цього виду вивірок визначається генетично, і синтез меланіну зумовлений кількома генами [Thorington & Ferrell 2006]. В свою чергу, такі екологічні фактори як як тип лісу та висота над рівнем моря впливають на роботу цих генів та, відповідно, на інтенсивність забарвлення кольорової форми, що поширена на певній території, проте також є необхідність у додаткових дослідженнях цього аспекту [ibid.].

Вивірки лісові, поширені у Франції, майже не мають тенденції до групування за географічним фактором, і вони не були ізольовані від інших популяцій протягом еволюційно значимого часу, що відрізняє їх від ситуації, що спостерігається в більшості інших європейських популяцій цього виду [Dozières *et al.* 2012]. Треба зауважити, що використання генетичних методів для виявлення різниці між кольоровими формами вивірок досліджено у географічному аспекті дуже фрагментарно, автору вдалося знайти подібні дослідження тільки длоя популяцій з Британії та Китаю. Серед британських вивірок також є й *Sciurus vulgaris*, генетичні дослідження якої показали, що популяції британських та решти європейських вивірок потенційно можуть належати до різних генетичних ліній [Barratt *et al.* 1999].

Також варто зауважити, що аналіз різних підвидів чи кольорових форм вивірок за краніометричними показниками часто не є пріоритетним, а генетичний аналіз є досить об'ємним та ресурсозатратним. Відповідно до проаналізованих джерел із цієї теми [Marr & MacLeod 2019] автором сформульовано гіпотезу про те, що різні кольорові форми вивірки в Україні в цілому та карпатському регіоні, зокрема, можуть розрізнятися і за краніальними ознаками.

Мета роботи — дослідити мінливість кольорових форм на основі колекційних зразків, накопичених у зоологічних музеях України, та порівняти їхні краніометричні ознаки за допомогою різних методів статистичного аналізу з метою оцінки відмінностей між ними.

Стан проблеми

На території України та на ближніх частинах суміжних країн відомо поширення кількох підвидів вивірки, особливості яких такі (за абеткою):

- *S. v. carpathicus* Pietruski, 1853 — типова гірська форма, відома з Карпат, передусім з високогір'я, зокрема з зони поширення ялинових лісів; типовий колір забарвлення — чорний або темно-коричнений; місцями ця форма «спускається» на прилеглі рівнини;
- *S. v. fedushini* Ognev, 1935 — підвид, відомий для території Білорусі і напевно очікуваний в українському Поліссі, має темно-коричневе або світло коричневе, каштанового кольору хутро та хвіст із червоним відтінком [Thorington *et al.* 2012];
- *S. v. fuscoater* Altum, 1855 — підвид, поширений на території Західної Європи та на Заході України, колір цих вивірок є насичено червоним [Thorington *et al.* 2012]. У Польщі підвид зустрічається у двох основних варіантах забарвлення — червоний і чорний, причому ці дві кольорові форми вільно схрещуються і дають потомство з темним забарвленням, є також особини з візерунчастою спиною [Różanowska 2025]. Хутро на спині зазвичай темне, починаючи від коричневого, через червоний і сірий, до чорного, в той час як хутро на нижній стороні тіла світле, біле або кремове [Lurz *et al.* 2005]. Відзначається, що чорна форма вивірки зустрічається частіше в передгір'ях і горах [Zawidzka 1958].
- *S. v. varius* Barret-Hamilton, 1899 — рудий підвид, що трапляються у Польщі, де такі вивірки поширені в листяних і хвойних лісах, а також у міських парках [Wauters *et al.* 1992; Babińska-Werka & Żółw 2008]. Як зазначають останні уитовані автори, вивірки більш численні у міських парках Варшави, ніж у приміських. У Вроцлаві висока щільність вивірок відмічена у великих старих парках [Kopij 2014];
- *S. v. ognevi* Migulin, 1928 — підвид, поширений на території заходу рф; цей підвид очікуваний лине на пн.-сх. Чернігівщини [Mygulin 1938], має різні за забарвленням хутра відтінки, але взимку хутро завжди світло-сіре [Thorington *et al.* 2012];
- *S. v. ukrainicus* Migulin, 1928 — підвид, поширений на схід від Дніпра, колір хутра червоно-коричневий, взимку з попелястими волосинами [Zizda 2008; Thorington *et al.* 2012].

У давніх джерелах знайдено також вказівки на поширення в Україні ряду інших підвидів. Окрім вказаних вище, також згадано не раз такі, як *S. v. kessleri* Migulin, 1928; *S. v. formozovi* Ognev, 1935, проте дані про їх поширення неоднозначні. Ареали всіх раніше вказаних підвидів проаналізовано автором раніше [Zizda 2005, 2008].

Різні форми вивірок поширені у різних за структурою лісах — листяних, хвойних, мішаних, а також у лісопарках, де є різнорідні деревні насадження [Thorington & Ferrell 2006]. Висока щільність крон дерев впливає на використання середовища існування вивірками, оскільки це полегшує вільне пересування та забезпечує захист від хижаків [Flaherty *et al.* 2012]. Суттєвою загрозою для популяції вивірки є фрагментація середовища, і вид віддає перевагу великим лісовим масивам [Verboom & van Apeldoorn 1990].

Загалом підвиди мають відмінності у забарвленні, але, оскільки межі між ними не описано, автором використано підхід до формування вибірок не за ареалами підвидів, а за фактичними варіантами забарвлення. За даними автора [Zizda 2005, 2006, 2008], різноманіття кольорових форм вивірки в Україні (рис. 1) можна звести до чотирьох основних варіантів:

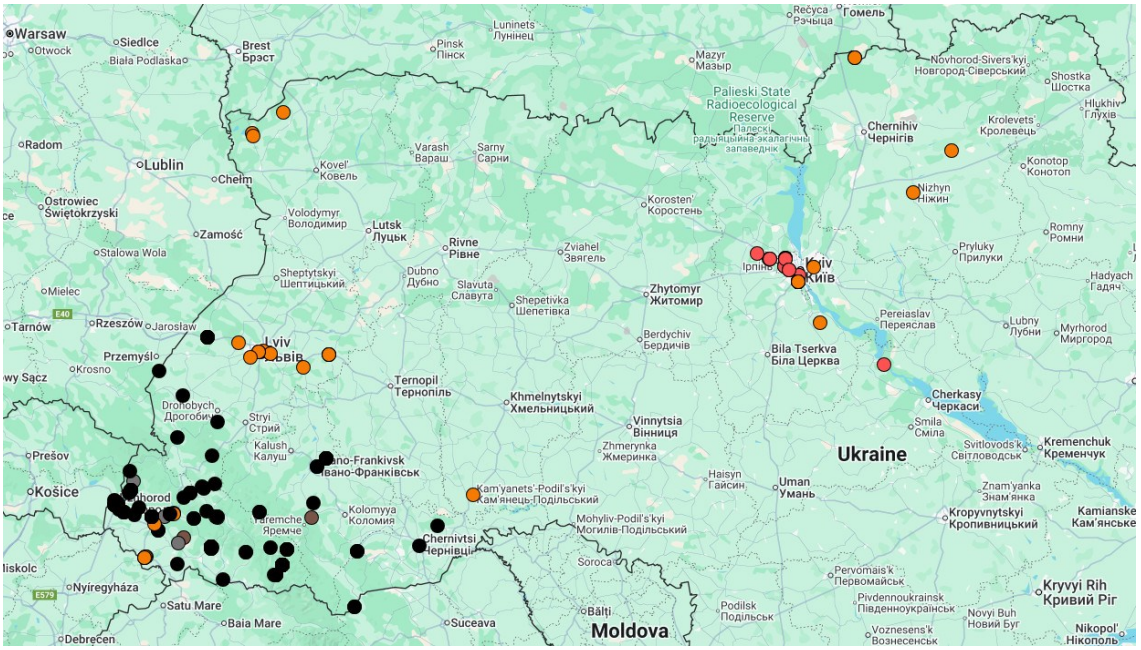


Рис. 1. Географічний розподіл знахідок досліджених кольорових форм вивірки. У авторській базі даних прийнято подрібнену градацію з визнанням таких шести основних груп кольорів: чорна, темна (з варіантом сіра), коричнева, червона, руда. Вихідний файл: googlemap.

Fig. 1. Geographical distribution of the studied colour phases of squirrels. The author's database adopts a fine gradation with the recognition of the following six main colour groups: black, dark (including grey), brown, red, and ginger. Source file: googlemap.

1) «чорна» — найтемніше забарвлені вивірки майже чорного кольору, які не змінюють забарвлення свого хутра взимку; типовий ареал — високогір'я Карпат, ялинові ліси;
2) «коричнева» — вивірки коричневих відтінків, які не змінюють забарвлення свого хутра взимку; типовий ареал — приміські зони в низькогір'ях Карпат;
3) «червона» — вивірки червоних відтінків, що змінюють забарвлення хутра взимку на сіре із ряботою; типовий ареал — рівнини України, включаючи рівнинне Закарпаття, Західне Полісся, Поділля, Подніпров'я;
4) «руда» — найсвітліше забарвлені вивірки, які взимку змінюють руде забарвлення хутра на сіре (окрім китиць, лап і хвоста); типовий ареал — схід і лісостеп України.

На південно-західному макросхилі українських Карпат поширені три кольорові форми вивірок: чорні, коричневі та червоні. Чорна та червона форми є просторово розмежованими і формують відносно нешироку зону спільного проживання, це переважно антропогенна зона регіону досліджень. Мішані популяції кольорових форм вивірки очевидно сформовані за рахунок їх взаємопроникнення у синантропне середовище і гібридизації, внаслідок життя їх на неприродних ділянках та порушення механізмів ізоляції у цій зоні [Zizda 2005, 2006].

Чорна форма вивірки поширена лише у гірських областях. Причиною підвищення різноманіття у синантропному середовищі може бути послаблення добору внаслідок наявності сприятливих умов для різних форм (мішані ліси — коричнева та червона форми, хвойні ліси — чорна; міста з різнорідною рослинністю, — дві форми). Низька чисельність хижих — відсутність направленого добору — дозволяє підтримувати високий рівень мінливості.

Крім того, у синантропному середовищі спостерігається співіснування кількох кольорових форм, що, очевидно, відображає здатність вивірок адаптуватися до відповідних умов; натомість у природних оселищах кольорові форми, як правило, розділені просторово. На заході України кількісно переважають темні форми, проте існує й диференціація — чорна та коричнева форми поширені на висотах 200–1000 м, при цьому коричнева чисельна у антропогенній

зоні, а чорна — у природній зоні, надто у високогір'ї. Червона форма займає висоти від 100 до 500 м (як у природній, так і в антропогенній зонах); а руда поширена переважно в антропогенній зоні на висотах до 200 м, за межами Карпат [Zizda 2005].

За рядом краніометричних ознак кольорові форми вивірок можна розрізнити між собою. За рахунок збільшеної мінливості червоної форми спостерігається перекриття її морфологічних ознак із рудою і чорною та коричневою. Згідно цього можна припустити, що географічну мінливість виду зумовлює червона форма вивірки. Згідно з результатами факторного аналізу вплив кожного з досліджених факторів не перевищує 20 % [Zizda 2018]. Можна припустити, що на мінливість краніометричних ознак впливає комплексна дія різних факторів і форм мінливості виду. Спостерігається розмежування кольорових форм в гірських екосистемах із значним розривом у кількості реєстрацій між формами.

Кольоровий поліморфізм вивірки звичайної є пристосуванням виду до специфічних умов регіону [Zizda 2016]. Темнозабарвлені вивірки (чорна і коричнева форми) найбільш пристосовані до гірських умов регіону, його природних умов зволоження та лісорослинних умов. Для світлих форм (червоні на Заході України та руді за межами карпатського регіону) оптимальними для існування є передгірні та рівнинні умови [Zizda 2005].

Моделювання показало, що відповідно до сучасних змін біотопів існування цей вид до 2100 р., а, отже, і всі його підвиди, змістяться на північ [Kolomytsev & Prydatko-Dolin 2020]. У природних місцезнаходженнях міграція може відбуватися не прямо на північ, а через синантропізацію виду, особливо з території поширення *S. v. ukrainicus*, де очікується втрата відповідних ландшафтних екосистем на рівні понад 50 % [ibid.].

Формування в низці районів спільних поселень різних за забарвленням форм вивірки спонукало проаналізувати їх з огляду на можливу їх розмірну диференціацію відповідно до очікуваної диференціації в гільдіях [Begon *et al.* 1989; Zagorodniuk 2008, 2009], в яких можливою і диференціація внутрішньопопуляційні групи як от статі чи вікові групи, які ведуть себе як різні елементи гільдії [Zagorodniuk 2008; Syniavska *et al.* 2015].

Матеріал і методика

З метою виявлення кількості кольорових форм вивірки звичайної, дослідження їх морфометричних показників, вивчення розподілу різних кольорових форм в Україні, для статистичного аналізу, взято знахідки вивірки звичайної із зоологічних музеїв:

Національного науково-природничого музею та Державного природознавчого музею НАН України, Зоологічних музеїв Львівського та Ужгородського національних університетів, Ніжинського державного університету та Національного лісотехнічного університету України, Музею природи Харківського національного університету.

Всього опрацьовано 135 колекційних зразків вивірки із різних частин України (по суті всіх наявних у колекціях з повними наборами даних, вкл. місця знахідок), у т.ч. 76 зразків із заходу України, де сходяться вареали кількох різних кольорових форм. Всі особини чорної форми (72 екз., підвид *S. v. carpathicus*) походять з гірських районів Карпат, руді вивірки (57 екз., *S. vulgaris* s. str.) — здебільшого з рівнинних районів різних регіонів України (див. рис. 1). При дослідженні кольорової мінливості хутра вивірок завжди має місце виразна варіабельність інтенсивності (рівня пігментації) та колірності (рудих відтінків) забарвлення, через що формування вибірок можливе тільки при розкладанні їх в ряди мінливості.

Для краніометричного дослідження відібрано 59 черепів, зроблено 22 проміри (рис. 2). До уваги взято також дані з етикеток: довжина тіла (ДТ), довжина хвоста (ДХ), довжина лапи (ДЛ), довжина вуха (ДВ). Морфометричні матерали частково опубліковано [Zizda 2018].

Досліджені вибірки проаналізовано з використанням низки статистичних методів, серез яких аналіз базової статистики: середнє значення, стандартне відхилення (σ) та коефіцієнт варіації (CV); проведено аналіз розподілу ознак за низкою критеріїв, зокрема: Колмогорова-Смірнова (K-S) та Лілієфорса (Lilliefors) і Шапіро-Уілкса (W), для встановлення різниці між вибірками використано критерій Стьюдента та коефіцієнт дивергенції Майра (t, CD).

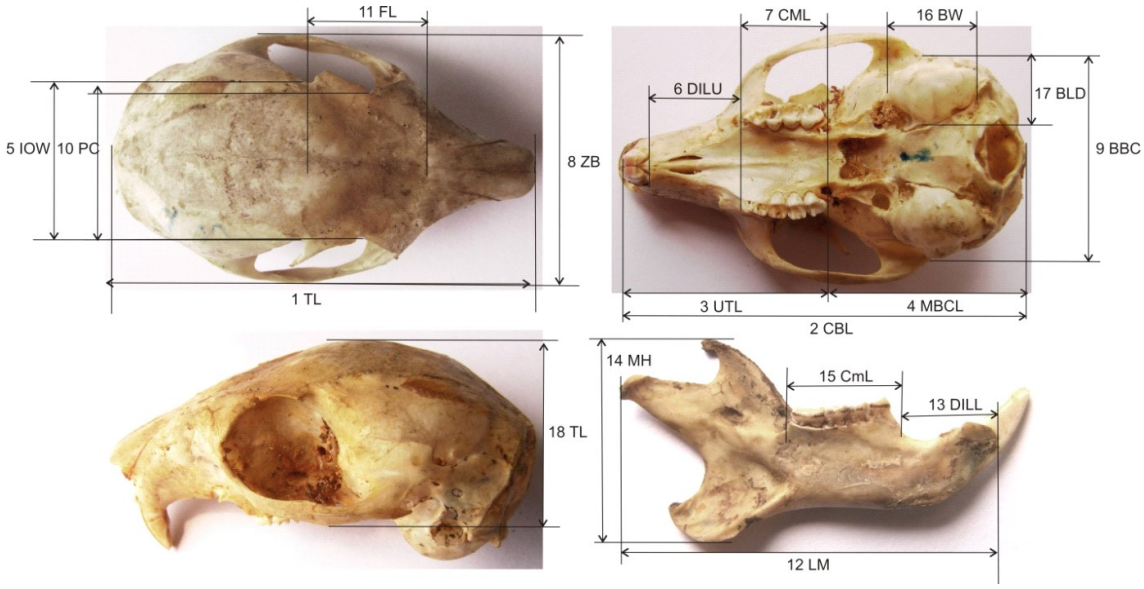


Рис. 2. Виміри черепа: 1) максимальна довжина черепа (МДЧ); 2) кондилобазальна довжина черепа (КБД); 3) довжина лицевої частини черепа (ДЛЧЧ); 4) довжина мозкової частини черепа (ДМЧЧ); 5 міжочна ширина (МШ); 6) довжина верхньої діастеми (ДВД); 7) альвеолярна довжина верхніх корінних зубів (ДВЗ); 8) вилична ширина (ВШ); 9) потилична ширина (ПШ); 10) ширина між надочними вирізкам (ШНВ); 11) довжина чола (ДЧ); 12) довжина нижньої щелепи (ДНЩ); 13) довжина нижньої діастеми (ДНД); 14) максимальна висота нижньої щелепи (ВНЩ); 15) альвеолярна довжина нижніх кутніх зубів (ДНЗ); 16) ширина барабанної камери (ШБК); 17) довжина барабанної камери (ДБК); 18) висота черепа (ВЧ).

Fig. 2. Skull measurements: 1) maximum skull length (MSL); 2) condylobasal skull length (CBL); 3) facial skull length (FSL); 4) cerebral skull length (CML); 5 interocular width (IW); 6) upper diastema length (UDL); 7) alveolar length of upper molars (ALL); 8) zygomatic width (ZW); 9) occipital width (NW); 10) width between supernumerary incisors (SNI); 11) forehead length (FLL); 12) mandibular length (MJL); 13) mandibular diastema length (MDI); 14) maximum mandibular height (MMH); 15) alveolar length of lower molars (ALD); 16) tympanic chamber width (TMW); 17) tympanic chamber length (TCL); and 18) skull height (CH).

Різницю між групами кольорових форм визначали за допомогою непараметричної статистики, розрахунку коефіцієнта схожості двох незалежних вибірок за Колмогоровим-Смирновим та t-тестом Стьюдента. Географічні та морфологічні відстані між групами також оцінювали за допомогою відстаней Махаланобіса [Kartashov 2008: 399; Fetisov 2018: 20].

Співвідношення різних форм групової мінливості краніометричних ознак у популяції вивірки досліджено з використанням методів дисперсійного (Nesteddesigns, Over-parameterized model, Type III decomposition, General Linear Model, GLM) та дискримінантного аналізів.

Краніометричні ознаки розглядали як залежні змінні, а форми мінливості — як фактори, у т.ч. географія (Region) та колір (Color). Вплив кожного фактора (форми мінливості) розглядався окремо, без урахування їхньої взаємодії. Для кожної форми групової мінливості обчислювали частку (%) факторіальної дисперсії (s) в сумарній дисперсії (S) за кожною ознакою. Для того щоб оцінити достовірність впливу факторів використано критерій Уїлкса-Лямбда (Wilks 'Lambda). Середні значення краніометричних ознак порівнювали за допомогою критерію Тьюкі (достовірним вважали значення $p < 0,05$) [Fetisov 2018: 20].

Критерій Тьюкі є підходом, що використовується у двобічній ANOVA (регресійний аналіз за участю двох якісних факторів), щоб оцінити, чи є змінні фактори адитивно пов’язаними з очікуваним значенням змінної. Він може застосовуватися, коли немає реплікації значень в наборі даних, — ситуація, при якій неможливо безпосередньо оцінити загальну структуру регресії і все ще мати інформацію для оцінки помилки дисперсії.

Морфометрична характеристика вибірок

Досліджено зв'язок між рівнями морфологічної диференціації різних кольорових форм вивірки, диференційованих за географією. Для цього проведено порівняння трьох географічних вибірок: «захід», «центр» та «північ». У всіх кольорових форм ряд промірів має підвищену варіацію (табл. 1), серез них — 8 ознак:

• міжочна ширина (№ 5), довжина верхньої діастеми (6), потилична ширина (9), ширина між надочними вирізками (10), довжин анижньої діастеми (13), максимальна висота нижньої щелепи (14), ширина барабанної камери (16), довжина барабанної камери (17).

Проаналізовано нормальність розподілу ознак за показниками описової статистики (табл. 2). Статистично достовірні значення виділено в таблиці жирним. Відмінності виявлено:

• за всіма дослідженими показниками достовірними є значення $p \leq 0{,}05$ ознак: міжочна ширина (5), довжина верхньої діастеми (6), ширина між надочними вирізками (10); • за показниками Лілієфорса і Шапіро-Уілкса — потилична ширина (9), максимальна висота нижньої щелепи (4), альвеолярна довжина нижніх кутніх зубів (15), ширина барабанної камери (16), висота черепа (18); • лише за показником Шапіро-Уілксом — довжина нижньої щелепи (12), довжина нижньої діастеми (13).

Дослідження відмінностей між кольоровими формами вивірки

За t-критерієм Стьюдента та коефіцієнтом дивергенції CD порівнювали різні кольорові форми (18 краніометричних ознак, табл. 3).

Із наявних знахідок відібрано черепи, із яких вдалося зняти більшість необхідних промірів та була присутня інформація із точними відомостями про місце знахідки на етикетках (всього таких 59). Значення із достовірністю $p < 0{,}05$ у таблиці виділено жирним, із $p < 0{,}1$ — жирним курсивом. Із таблиці видно, що показників CD для проаналізованих 18 ознак із значеннями достовірності $p < 0{,}1$ немає. Якщо значення ознаки є достовірним із $p < 0{,}05$ для однієї із кольорових форм то для двох інших воно є достовірним тільки із $p<0{,}1$ або форми достовірно не відрізняються.

Таблиця 1. Основні статистичні показники для вибірок вивірки за 18-ти ознаками черепа (жирним виділено ознаки з виразно високими показниками варіабельності)

Table 1. Main statistical parameters for squirrel samples by 18 skull features (characters with significantly high variability are highlighted in bold)

Ознаки	Кількість спостережень	Середнє значення	Варіанса	Стандартне відхиленя (σ)	Коефіцієнт варіації (CV)
1. МДЧ	59	51,37458	6,367877	2,523465	4,91190
2. КДЧ	59	47,08305	5,832466	2,415050	5,12934
3. ДЛЧЧ	59	24,87373	2,479686	1,574702	6,33078
4. ДМЧЧ	59	22,14322	1,845557	1,358513	6,13512
5. МШ	59	16,82525	4,257008	2,063252	**12,26283**
6. ДВД	59	13,51814	4,745819	2,178490	**16,11531**
7. АДВКЗ	59	9,62424	0,201108	0,448450	4,65959
8. ВШ	59	31,31017	2,371619	1,540006	4,91855
9. ПШ	59	22,32525	6,187560	2,487481	**11,14200**
10. ШМНВ	59	16,62508	9,536850	3,088179	**18,57542**
11. ДЧ	59	13,05729	0,833427	0,912922	6,99167
12. ДНЩ	59	30,37731	4,203832	2,050325	6,74953
13. ДНД	59	7,69746	1,199519	1,095226	**14,22841**
14. МВНЩ	59	17,31138	5,996311	2,448737	**14,14524**
15. АДНКЗ	59	9,39690	0,247522	0,497516	5,29447
16. ШБК	59	10,82254	1,184705	1,088442	**10,05717**
17. ДБК	59	8,20085	0,665732	0,815924	**9,94926**
18. ВЧ	59	20,67356	1,832903	1,353847	6,54869

Таблиця 2. Тест нормальності розподілу ознак за основними показниками
Table 2. Test of normality of the distribution of features by main indicators

Ознака	N	max D	K-S	Lilliefors	W	p
1. ДЧ	59	0,107835	p > 0,20	p < 0,10	0,977292	0,335648
2. КДЧ	59	0,083638	p > 0,20	p > 0,20	0,969792	0,149406
3. ДЛЧЧ	59	0,086615	p > 0,20	p > 0,20	0,960580	0,053469
4. ДМЧЧ	59	0,097480	p > 0,20	p < 0,20	0,970351	0,158961
5. МШ	59	0,285907	**p < 0,01**	**p < 0,01**	**0,762085**	**0,000000**
6. ДВД	59	0,242156	**p < 0,01**	**p < 0,01**	**0,740041**	**0,000000**
7. АДВКЗ	59	0,076367	p > 0,20	p > 0,20	0,982587	0,558570
8. ВШ	59	0,073865	p > 0,20	p > 0,20	0,978075	0,363589
9. ПШ	59	0,161503	p < 0,10	**p < 0,01**	**0,868821**	**0,000013**
10. ШМНВ	59	0,287256	**p < 0,01**	**p < 0,01**	**0,808200**	**0,000000**
11. ДЧ	59	0,073139	p > 0,20	p > 0,20	0,981570	0,510014
12. ДНЩ	59	0,079351	p > 0,20	p > 0,20	**0,954752**	**0,028128**
13. ДНД	59	0,153680	p < 0,15	p < 0,01	**0,857221**	**0,000006**
14. МВНЩ	59	0,117590	p > 0,20	**p < 0,05**	**0,918401**	**0,000739**
15. АДНКЗ	59	0,163679	p < 0,10	**p < 0,01**	**0,832000**	**0,000001**
16. ШБК	59	0,135806	p > 0,20	**p < 0,01**	**0,908704**	**0,000312**
17. ДБК	59	0,078758	p > 0,20	p > 0,20	0,986521	0,757670
18. ВЧ	59	0,194759	**p < 0,05**	**p < 0,01**	**0,905174**	**0,000231**

Таблиця 3. Варіації краніометричних ознак вивірок за критер)іями Стьюдента та Майра
Table 3. Variations of craniometric features of squirrers by Student's and Mayr's criteria

Вимір	Кольорові форми			Порівняння за t-st			Порівняння за CD		
	чорні та коричневі	чорвоні	світлоруді	T1/2	T1/3	T2/3	CD1/2	CD1/3	CD2/3
1. ДЧ	50,58±2,03	52,48±0,20	51,34±2,40	**-2,85**	-1,10	-1,32	**-0,81**	-0,34	-0,45
2. КДЧ	46,67±1,91	47,77±2,65	46,89±2,24	***-1,68***	-0,34	-1,04	-0,48	-0,11	-0,36
3. ДЛЧЧ	25,02±1,00	24,37±2,16	25,54±0,92	1,43	-1,67	***1,96***	0,41	-0,54	**0,76**
4. ДМЧЧ	21,69±1,09	22,51±1,57	21,80±1,22	**-2,20**	-0,32	-1,46	**-0,62**	-0,10	0,51
5. МШ	16,43±2,35	17,55±0,86	16,96±2,51	**-2,09**	-0,70	-1,00	**-0,70**	-0,22	-0,35
6. ДВД	12,95±0,93	14,06±3,09	13,32±1,73	***-1,82***	-0,91	-0,84	-0,55	-0,27	-0,31
7. АДВКЗ	9,61±0,52	9,64±0,34	9,72±0,47	-0,23	-0,67	0,57	-0,07	-0,22	0,19
8. ВШ	30,76±0,98	31,78±1,69	31,44±1,70	**-2,68**	***-1,68***	-0,59	**-0,76**	-0,51	-0,20
9. ПШ	21,88±3,12	22,92±1,43	22,91±1,10	-1,42	-1,23	-0,03	-0,46	-0,49	-0,01
10. ШМНВ	16,84±2,97	16,43±3,20	17,02±3,28	0,47	-0,18	0,54	0,13	-0,06	0,18
11. ДЧ	13,09±0,99	12,97±0,78	13,19±0,66	0,47	-0,34	0,88	0,14	-0,12	0,30
12. ДНЩ	29,81±1,00	31,36±2,33	30,15±2,25	**-3,22**	-0,71	-1,56	**-0,93**	-0,21	-0,53
13. ДНД	7,47±0,83	8,00±1,50	7,65±0,79	-1,58	-0,70	-0,80	-0,45	-0,22	-0,30
14. МВНЩ	16,36±2,06	18,45±2,51	16,77±2,63	**-3,23**	-0,57	***-1,94***	**-0,92**	-0,18	**-0,65**
15. АДНКЗ	9,40±0,39	9,40±0,41	9,29±0,30	0,05	0,94	-0,81	0,02	0,31	-0,28
16. ШБК	10,77±0,98	11,33±0,72	10,85±0,77	**-2,23**	-0,29	***-1,91***	**-0,66**	-0,10	**-0,64**
17. ДБК	8,09±0,83	8,34±0,92	8,18±0,52	-1,00	-0,38	-0,61	-0,29	-0,13	-0,22
18. ВЧ	20,33±1,53	20,90±0,94	21,46 ±0,82	-1,50	**-2,66**	***1,87***	-0,46	**-0,96**	**0,64**

Двох достовірних значень із p < 0,05 у різних кольорових форм не спостерігається. Значення ознак із різною достовірністю для двох різних кольорових форм присутні. Таких є 4: № 8 (ВШ), № 14 (ВНЩ), № 16 (ШБК), № 18 (ВЧ) (див. табл. 1). Ознаками із p < 0,05, які визначають мінливість між чорною і червоною кольоровими формами є наступні:

№ 1 (МДЧ): t = –2,85, CD = –0,81; № 4 (ДМЧЧ): t = –2,20, CD = –0,62; № 5 (МШ):t = –2,09, CD = –0,70; № 8 (ВШ): t = –2,68, CD = –0,76; № 12 (ДНЩ): t = –3,22, CD = –0,93; № 16 (ШБК): t = –2,23, CD = –0,66. Із p < 0,1 дві ознаки: № 2 (КБД): t = –1,68; № 6 (ДВД): t = –1,82.

Ознаками, які визначають мінливість між чорною і рудою формами, є:

із p < 0,05: № 18 (ВЧ): t = –2,66, CD = –0,96; № 8 (ВШ): CD = –0,76.

Із p < 0,1: № 8 (ВШ): t = –1,68.

Ознаками, які визначають відмінності між червоною і рудою формами, є:

із p < 0,05: № 3 (ДЛЧЧ): CD = –0,76; 14 (ВНЩ): CD = –0,65, № 16 (ШБК): CD = –0,64; № 18 (ВЧ): CD = 0,64; із p < 0,1: № 3 (ДЛЧЧ): t = 1,96; № 14 (ВНЩ): t = –1,94; № 16 (ШБК): t = –1,91; № 18 (ВЧ): t = 1,87.

Отже, чорна і руда кольорові форми за обома критеріями (t, CD) достовірно відмінні за двама краніометричними ознаками, обидві належать мозковому черепу.

Такими ознаками є висота черепа (із p < 0,05, показник CD становить 0,92, і вилична ширина (p < 0,1, показник CD для неї достовірний p < 0,5).

Червона і руда форми за показниками Tst, CD відрізняються за 4-ма ознаками із достовірністю p < 0,1. Мозковому черепу що належать два виміри, верхній і нижній щелепі — по одному виміру. Коефіцієнти відсінностей на ними становлять CD = 0,64 і 0,76.

Чорна (разом із коричневою) і червона форми — за Tst достовірно розрізняються за найбільшою кількістю ознак — 9-ма (8 із коефіцієнтом достовірності p < 0,05, одна — із p < 0,1). Це переважно виміри верхньої щелепи і мозкової частини черепа. На нижній щелепі інформаційним виявився лише один вимір. Показники дивергенції Майра (CD) достовірний із p < 0,05 виявився для шести ознак і становить від 0,62 до 0,96.

Проведено аналіз внесків окремих ознак у формування відмінностей між кольоровими формами. Зокрема, за результатами аналізу розподілу середніх значень краніометричних ознак за Тьюкі встановлено достовірно значущу різницю між географією розподілу вивірки та її кольоровою формою лише за одним показником — МДЧ.

За результатами дисперсійного аналізу вплив кольору виявився наступним: (Wilks 'Lambda = 0,281; p = 0,02). Приклад із довжиною чола та ширини барабанної камері показані на рисунку 3. Максимальний вплив цього фактору встановлений для висоти черепа, ширини барабанної камери, довжини чола (13,6–16,0 % від загальної дисперсії). Зокрема отримані дані свідчать про те що довжина чола найбільша у рудих вивірок, а ширина барабанної камери — у червоних. На мінливість інших краніометричних ознак фактор забарвлення впливає слабо і його доля становить менше 10% від загальної дисперсії. Також варто відзначити що вплив цього фактора на мінливість 6 з 18 досліджуваних ознак (ДВД, ВШ, ШМНВ, ДНД, МВНЩ, ДБК) трохи більше 1% і не є статистично достовірним. Тобто абсолютні значення цих ознак у різних кольорових форм вивірок суттєво не відрізняються.

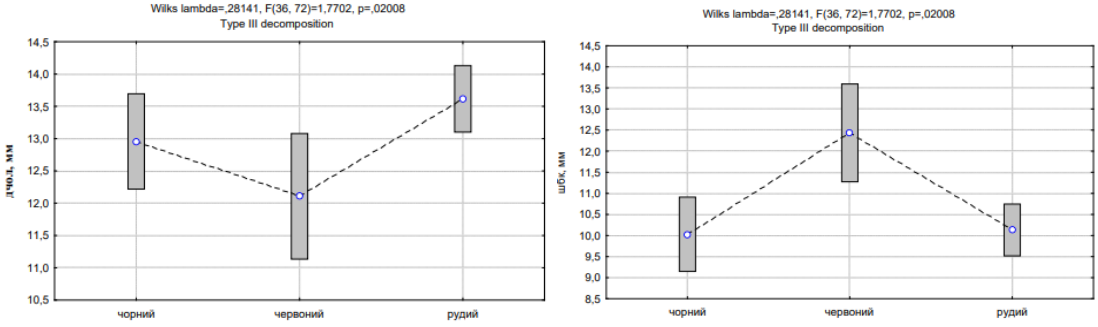


Рис. 3. Результати дисперсійного аналізу впливу кольору за показником Wilks 'Lambda за довжиною чола (ліворуч) та шириною барабанної камери (праворуч).

Fig. 3. Results of the analysis of variance of the influence of colour on Wilks' Lambda index by forehead length (left) and width of the tympanic chamber (right).

Достовірний вплив географічної мінливості виявлено для краніометричних ознак № 13 (довжина нижньої діастеми) та 18 (висота черепа) (Wilks 'Lambda = 0,309; p = 0,04). Максимальний вплив фактору відмічений для ознак № 16 (ширина барабанної камери), № 2 (кондилобазальна довжина черепа), № 11 (довжини чола) і № 4 (довжина мозкової частини черепа) (7,4–10,3 %).

Три ознаки — № 11 (ДЧОЛ), 16 (ШБК) та 18 (ВЧ) — показали найбільшу мінливість і тому помітний внесок у відмінності кольорових форм, яку оцінено з використанням кластерного аналізу (рис. 4). Зокрема, за ознакою № 16 (ширина барабанної камери) найбільше відрізняється від інших червона форма вивірки, за двома іншими проаналізованими ознаками (11 та 18) — чорна форма. Також варто зауважити, що ознака № 18 (висота черепа) має відокремлену позицію і розташована у другому кластері.

Згідно з проведеним дискримінантним аналізом, найкраще розрізнення кольорових морф виявляється при аналізі всієї сукупності вимірів: 18 краніометричних ознак та чотирьох базових вимірів тіла. Результати такого аналізу показано на рис. 5. Спостерігаються три відмежовані групи із досить незначною частиною їх перекриття. Приблизно із 10 % перекриваються профілі (хмари) чорної з червоною формами вивірок та хмари червоної із рудою кольорових форм. При цьому видно, що руді і чорні вивірки розподіляються поряд, проте відносно далеко одна від одної; червоні тут займають проміжну позицію між чорною і червоною.

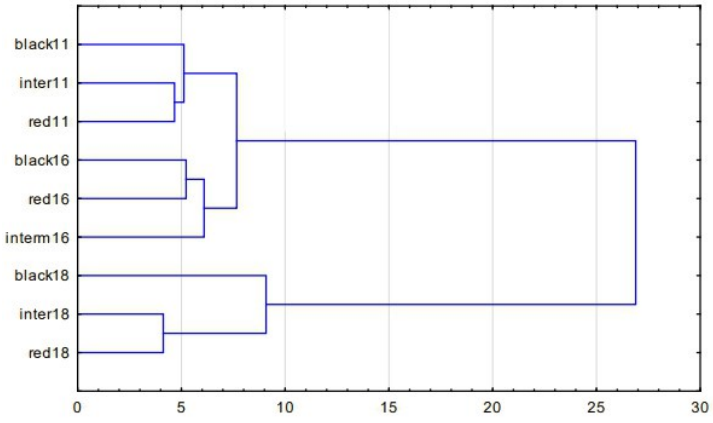


Рис. 4. Результаи кластерного аналізу схожості кольорових форм за трьома ознаками: 11 (ДЧ), 16 (ШБК) 18 (ВЧ).

Fig. 4. Results of cluster analysis of similarity of colour phases by three features: 11) forehead length (FLL); 16) tympanic chamber width (TMW); and 18) skull height (CH).

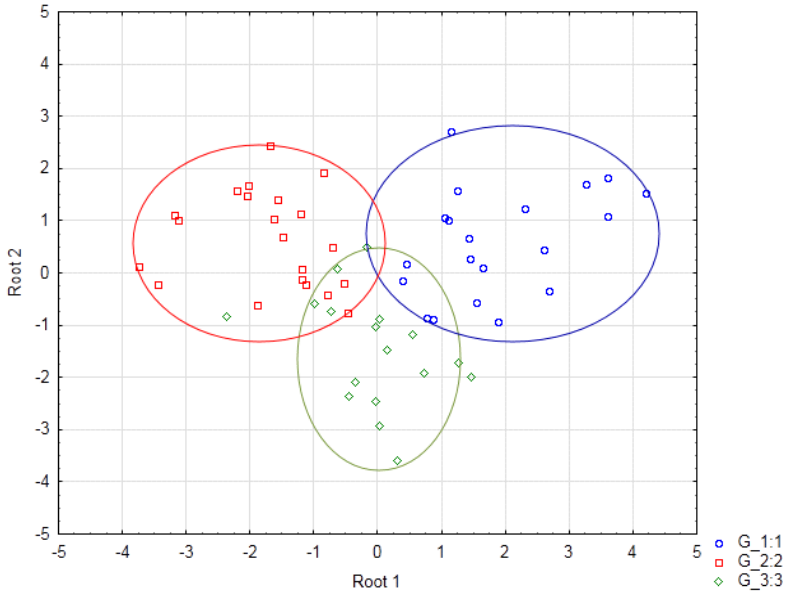


Рис. 5. Різниця між кольоровими формами вивірок згідно з результатами дискримінантного аналізу за 22 краніометричними ознаками: G1:1 — чорна + коричнева форма, G2:2 — руда форма, G3:3 — червона форма.

Fig. 5. Differences between colour phases of squirrel according to the results of discriminant analysis by 22 craniometric characters: G1:1—black + brown form, G2:2—red form, and G3:3—red form.

Хмари чорно-забарвлених і червоних вивірок перекриваються більше, ніж чорних і рудих за забарвленням хутра. Руда і червона кольорові форми мають приблизно таку ж зону перекриття хмар, як і чорна з червоною кольоровими формами. Між популяціями спостерігається більша різниця у віддаленості хмар, ніж у межах однієї форми. Тобто спостерігається аналогічна ситуація із тією, як поширені різні кольорові форми у природі [Zizda 2005].

З метою вияснити, чи відстань між популяціями різниться більше, ніж морфологічна дистанція ознак в середині популяцій, нижче продемонстровано результати аналізу морфологічних і фізичних дистанцій Махаланобіса. Відстані між хмарами становлять: чорна / червона 8,16; чорна / руда — 10,69; червона / руда — 10,53.

Отже, наявні відмінності у хмарах і згідно відстаней Махаланобіса показали, що чорні вивірки віддалені від червоних найменше (відстань Махаланобіса — 8,16),але кількість ознак, які вказують на відмінність між цими формами–найбільша (9 — за критерієм Стьюдента). Червоні вивірки займають проміжну позицію по віддаленості від чорної до рудої кольорових форм. Згідно з оцінками відстані Махаланобіса червоні вивірки більше схожі до чорних, ніж до рудих. Відстані Махаланобіса між темними і світлими популяціями вивірок та між червоною і рудою (світлими вивірками) близькі за значенням. Проте, згідно з результатами дискримінантного аналізу, ці кольорові форми мають видиму різницю лише за двома ознаками черепа. Тенденція така, що чим ближче географічно знаходяться кольорові форми, тим більшу сукупність морфологічних ознак треба, щоб відрізняти їх між собою.

Різниця між коричневими і чорними формами проявляється лише при сукупній оцінці не менше 12 ознак із 18-ти досліджених. Тобто побачити на даному етапі розвитку кольорового поліморфізму різницю між найближчими кольоровими формами складно. Можливо, це і буде відповіддю на питання про те, чому між близькими кольоровими формами вивірок у Карпатах (чорні й коричневі) раніше не спостерігали відмінностей ні морфологічних, ні генетичних [Sidorowicz 1958; Zawidzka 1958; Bilokon *et al.* 2014]. Отже, кольорові форми вивірки можна розрізняти за комплексом краніометричних ознак. Можна припустити подальшу диференціацію чорної форми, беручи до уваги те, що у Карпатському регіоні чорні вивірки приурочені до гірської місцевості і є помітно ізольованими від інших. Три інші форми мають стабілізовані морфотипи, і у багатовимірному просторі їхні профілі майже не перекриваються.

Висновки

Аналіз колекційних серів показав, що при надзвичайно широкій географічній мінливості забарвлення (від чорних і темно количневих до червоних, рудих і світлорудих) існує великий поліморфізм і всередині кожної регіональної вибірки, через що відмінності форм виявляються лише на серіях, з яких надалі і бралися краніометричні дані.

За рядом краніометричних ознак шляхом статистичних інструментів черепи від різних кольорових форм вивірок можна розрізнити між собою. Чорна і руда форми за обома критеріями (Tst та CD) відмінні за двома ознаками мозкового відділу черепа (висота і вилична ширина). Чорна з коричневою разом і червона форми достовірно розрізняються за найбільшою кількістю ознак (8 із коефіцієнтом достовірності $p < 0,05$). Це переважно виміри верхньої щелепи і мозкового черепа. На нижній щелепі інформаційним виявився лише один вимір. Показник CD виявився достовірним для 6 ознак. Червона і руда кольорові форми відрізняються за кількома ознаками із коефіцієнтом достовірності $p < 0,1$.

За результатами дисперсійного аналізу вплив кольору виявився максимальним для ознак «висота черепа», «ширина барабанної камери», «довжина чола» (13,6–15,0 % від загальної дисперсії). Довжина чола найбільша у рудих вивірок, а ширина барабанної камери — у червоних. Достовірний максимальний вплив географічної мінливості виявлено для ширини барабанної камери, кондилобазальної довжини черепа, довжини чола і мозкової частини черепа (7,4–10,3 %). За рахунок збільшеної мінливості червоної форми спостерігається перекриття її морфологічних ознак із рудою і чорною. Можна припустити, що географічну мінливість виду зумовлює червона (по суті проміжна) форма вивірки.

Отримані результати щодо міри схожості найбільш мінливих ознак (довжина чола, ширина барабанної камери та висота черепа) за допомогою кластерного аналізу показали, що за ознакою «ширина барабанної камери» найбільше відрізняється від інших червона форма вивірки, а за двома іншими — чорна; ознака «висота черепа» має відокремлену позицію.

Найкраще розрізнення різних кольорових морф має місце при аналізі всіх вимірів разом: 18 вимірів черепа та 4 вимірів тіла. Матеріал статистично розділяється на три групи, які відповідають колоровим формам, з незначним їх перекриттям. Найкраще розходження в парі рудих і чорних вивірок, червоні займають рівновіддалену проміжну позицію.

Згідно з оцінками відстані Махаланобіса червоні вивірки за краніометричними ознаками більше схожі до чорних, ніж до рудих. Відстані Махаланобіса між темними і світлими популяціями вивірок та між червоною і рудою (світлими вивірками) близькі. Проте за результатами дискримінантного аналізу ці кольорові форми мають видиму різницю лише за двома ознаками черепа. Тенденція така, що чим ближче географічно знаходяться кольорові форми, тим більшу сукупність морфологічних ознак треба, щоб розрізняти їх.

Кольорові форми вивірок розрізняються за низкою ознак, проте вони настільки близькі, що тільки накопичена кумулятивна відмінність за всім комплексом краніометричних ознак дозволяє «розсунути» хмари, отримані при дискримінантному аналізі.

Подяки

Висловлюю подяку О. Кагалу за допомогу в організації дослідження, І. Загороднюку за консультації під час планування та реалізації досліджень та обговорення їх результатів. Моя подяка колегам з зоологічних музеїв А. Бокотею, А. Затушевському, О. Зикову, А. Крону, О. Луговому, Н. Черемних, П. Шешураку, І. Шидловському за сприяння при роботі з колекціями. Дякую В. Пескову та І. Синявській за допомогу у проведенні розрахункових робіт. Я щиро вдячна рецензентам за важливі зауваження та редакторам видання за цінні правки тексту та графічних матеріалів.

Declarations

Фінансування. Робота виконана у рамках кількох планових держбюджетних науково-дослідних тем Інституту екології Карпат НАН України, у т.ч. «Структурно-функціональні параметри популяцій як біомаркери стану екосистем у сучасних умовах трансформації середовища» (№ 0107U005455).

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 з живим матеріалом та колекційними зразками.

References

Babińska-Werka, J., M. Żółw. 2008. Urban populations of the red squirrel (Sciurus vulgaris) in Warsaw. *Annales Zoologici Fennici*, **45** (4): 270–276. CrossRef

Barratt, E. M., J. Gurnell, G. Malarky, R. Deaville, M. W. Bruford. 1999. Genetic structure of fragmented populations of red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in the UK. *Molecular Ecology*, **8**, 55–63. CrossRef

Begon, M., J. L. Harper, C. R. Townsent. 1986. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. Sunderland, -ass Inc., 1–876.

Bilokon, S., M. Bilokon, Y. Bilokon, I. Dykyi. 2014. Varia-?ility of the common squirrel (Sciurus vulgaris L.) in western Ukraine based on microsatellite loci. *Bulletin of Lviv University. Biological series*, **65**: 296–305. [Ukrainian]

Bosch, S., P.W. Lurz. 2012. *The Eurasian Red Squirrel Sciurus vulgaris*. Westarp-Wiss, Magdeburg, 1–206. ISBN 9783894322588

Dozières, A., J.-L. Chapuis, S. Thibault, E. Baudry. 2012. Genetic structure of the french red squirrel populations: implication for conservation. *PLoS ONE*, **7** (10): e47607. CrossRef

Fetisov, V. S. 2018. *Statistical Data Analysis Package STATISTICA: textbook.* M. Gogol University of Nizhyn, Nizhyn, 1–114. [Ukrainian]

Flaherty, S., G. Patenaude, A. Close, P. W. Lurz. 2012. The impact of forest stand structure on red squirrel habitat use. *Forestry*, **85** (3): 437–444. CrossRef

Kartashov, M. V. 2008. *Probability, Processes, Statistics: Textbook.* Publishing and Printing Centre 'Kyiv University', Kyiv, 1–494. [Ukrainian]

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. CrossRef

Kopij, G. 2014. Distribution and abundance of the red squirrel Sciurus vulgaris in an urbanised environment. *Acta Musei Silesiae: Scientiae Naturales*, **63** (3): 255–262. CrossRef

Lurz, P. W., J. Gurnell, L. Magris. 2005. Sciurus vulgaris. *Mammalian Species*, No. 769: 1–10. CrossRef

Marr, M. M., N. MacLeod. 2019. Geographical variation in Eurasian red squirrel (Sciurus vulgaris L., 1758) mandibles and the issue of subspecies-level organization: a failure of history? *Biological Journal of the Linnean Society*, **128** (2): 337–359. CrossRef

Mygulin, O. O. 1938. *Mammals of Ukrainian RSR (Materials to Fauna).* Acad. Sci. of USSR Press, Kyiv, 1–426. [Ukrainian]

Ogden, R., C. Shuttleworth, R. McEwing, S. Cesarini. 2005. Genetic management of the red squirrel, Sciurus vulgaris: a practical approach to regional conservation. *Conservation Genetics,* **6**: 511–525. CrossRef

Różanowska, K. 2025. The proposal for monitoring of red squirrel Sciurus vulgaris in Poland. *Folia Pomeranae Universitatis Technologiae Stetinensis*, **374** (73, 1): 32–47. CrossRef

Sidorowicz, J. 1958. Geographical variation of the squirrel Sciurus vulgaris L. in Poland. *Acta Theriologica*, **2** (7): 142–157. CrossRef

Sidorowicz, J. 1971. Problems of subspecific taxonomy of squirrel (Sciurus vulgaris L.) in Palaearctic. *Zoologister Anzeiger,* **187**: 123–142.

Syniavska, I. A., V. N. Peskov, I. G. Emelyanov. 2015. Variability of craniometric characteristics and the formation of morphological diversity in populations of Microtus socialis (Rodentia, Cricetidae) in southern Ukraine. *Collection of works of the Zoological Museum*, **46**: 64–72. [Ukrainian]

Thorington, R. W., K. E. Ferrell. 2006. *Squirrels: The Animal Answer Guide*. JHU Press, 1–183. CrossRef

Thorington, R. W. (Jr.), J. L. Koprowski, M. A. Steele, J. F. Whatton. 2012. *Squirrels of the World.* JHU Press, 1–472.

Verboom, B., R. van Apeldoorn. 1990. Effects of habitat fragmentation on the red squirrel, Sciurus vulgaris L. *Landscape Ecology*, **4** (2): 171–176. CrossRef

Wauters, L. A., C. Swinnen, A. A. Dhondt. 1992. Activity budget and foraging behaviour or red squirrels (Sciurus vulgaris) in coniferous and deciduous habitats. *Journal of Zoology*, **227** (1): 71–86. CrossRef

Zagorodniuk, I. 2008. Mammal diversity and species richness of guilds. *Scientific Bulletin of Uzhhorod University. Series Biology*, **24**: 11–23. [Ukrainian] https://shorturl.at/lvE04

Zagorodniuk, I. 2009. Regularities in size differentiation of species and sexes from multispecies guild (example with genus Mustela). *Proceedings of the State Natural History Museum (Lviv*), **25**: 251–266. [Ukrainian] https://bit.ly/4bhv5bL

Zawidzka, E. 1958. Geographical distribution of the dark phase of the squirrel (Sciurus vulgaris fuscoater Altum) in Poland. *Acta Theriologica*, **2** (8. S. 160–174. CrossRef

Zizda, Y. 2005. Distribution of coloured forms of the red squirrel (Sciurus vulgaris) in Transcarpathia and neigh-?ouring regions of Ukraine. *Scientific Bulletin of Uzhhorod University. Biology Series*, **17**: 147–154. [Ukrainian]

Zizda, Y. 2006. Estimation of a diversity of color forms of the red squirrel (Sciurus vulgaris) in synanthropic and natural habitats in the Transcarpathian region. *Proceedings of the Theriological School,* **8**: 126–132. [Ukrainian]

Zizda, Y. 2008. Fur color variability and distribution analysis of different subspecies of Sciurus vulgaris. *Scientific Bulletin of Uzhhorod University. Biology Series*, **22**: 212–221. [Ukrainian]

Zizda, Y. 2016. Polymorphism of fur coloration intensity in mammals. *Proceedings of the Theriological School*, **14**: 121–133. [Ukrainian] CrossRef

Zizda, Y. E. 2018. The colour phases of the European red squirrel in Ukraine: Similarities and differences by craniometric characters. *Biosystems Diversity*, **26** (3): 183–187. CrossRef

Theriologia Ukrainica, **30**: 31–42 (2025)
p-ISSN 2616-7379 • e-ISSN 2617-1120
DOI: 10.53452/TU3005

SKULL VARIABILITY OF STEPPE AND DESERT VOLE GROUPS *SUMERIOMYS–MICROTUS–BLANFORDIMYS* (CRICETIDAE)

Volodymyr Peskov[1], Iryna Syniavska[2]

Key words

voles, variability and differentiation, craniometry, *Sumeriomys, Microtus*

doi

http://doi.org/10.53452/TU3005

Article info

submitted 21.07.2025
revised 12.12.2025
published 30.12.2025

Language

Ukrainian, English summary

Affiliations

[1] National Museum of Natural History, NAS of Ukraine (Kyiv, Ukraine); [2] Institute of Zoology, NAS of Ukraine (Kyiv, Ukraine)

Correspondence

Iryna Syniavska; Institute of Zoology, NAS of Ukraine; 15 Bogdan Khmelnitsky Street, Kyiv, 01054, Ukraine;
Email: synyavska@ua.fm;
orcid: 0000-0002-7778-6254

Abstract

The morphological variability of the skull of 28 samples of 14 species of Eurasian voles of the subgenera *Microtus* s. str., *Sumeriomys* and *Blanfordimys* was studied. According to principal component analyses, 95% of the total variance was explained by the first three components. The distribution of samples along PC1 shows an increase in the size of craniometric characters in the direction from the smallest Ukrainian *Microtus socialis nikolaevi* and *M. obscurus iphigeniae* to the largest *Blanfordimys afghanus* and *M. trancaspicus*. Statistically significant taxonomic differences were found between the mean values of Cbl, HCr, CW, LBull, M1-3, and DL ($t = 2.96–6.23$ $p < 0.05$). The level of differentiation of samples by linear skull dimensions is higher among voles of the 'socialis' group compared to voles of the 'guenteri' group. In the 'socialis' group, there is a clear division between small voles with a relatively narrow skull (*M. socialis*, *M. irani shidlovskii*) and voles that have a large, wide skull with massive auditory bullae (*M. paradoxus*, some *M. irani*). The Armenian *M. i. shidlowskii* are smaller than other subspecies of *M. irani* and occupy an intermediate position between the Caucasian and Central Asian subspecies of *M. socialis*. In voles of the 'guenteri' group, the linear dimensions of the skull increase in the direction from the smallest Turkish *M. elbeyli* and *M. dogramacii* to the largest *M. hartingi* from Western Anatolia. An increase in the size of the auditory bulla is observed in the direction from *M. hartingi* to *M. qazvinensis* and *M. anatolicus*, while an increase in the size of the dentition and upper diastema is observed in the opposite direction, from *M. qazvinensis* to the Bulgarian samples of *M. hartingi*. According to the proportions of the skull, an increase in the relative width of the interorbital space with a decrease in the condylobasal length in the direction from *M. hartingi* to *M. irani* from the localities of Khorasan and Tehran. The main factors that influenced the emergence of craniometric differentiation were geographical isolation, in particular the presence of natural barriers, different levels of physiological adaptations to high temperature and humidity of the environment.

Cite as

Peskov, V., I. Syniavska. 2025. Skull variability of steppe and desert vole groups *Sumeriomys–Microtus–Blanfordimys* (Cricetidae). *Theriologia Ukrainica*, **30**: 31–42. [In Ukrainian, with English summary]

Мінливість черепа степових та пустельних полівок групи *Sumeriomys–Microtus–Blanfordimys* (Cricetidae)

Володимир Пєсков, Ірина Синявська

Резюме. Вивчено морфологічну мінливість черепу 28 вибірок, 14 видів євразійських полівок підродів *Microtus* s. str., *Sumeriomys* та *Blanfordimys*. Згідно з результатами аналізу головних компонент 95% загальної дисперсії описуються першими трьома компонентами. Розподіл вибірок у просторі значень ГК1 показує збільшення величини краніометричних ознак у напрямі від найменших українських вибірок *Microtus. socialis nikolaevi M. obscurus iphigeniae* до найбільших *Blanfordimys afghanus* та *M. trancaspicus*. Статистично достовірні міжвидові відмінності виявлені за середніми значеннями Cbl, HCr, CW, LBull, M1-3, DL (t = 2,96–6,23 p < 0,05). За результатами факторного аналізу 22 вибірок гуртових полівок встановлено, що рівень диференціації вибірок за лінійними розмірами черепа вищий серед полівок групи ‘socialis’ у порівнянні з полівками групи ‘guenteri’. У групі видів ‘socialis’ спостерігається чіткий розподіл між дрібними полівками з порівняно вузьким черепом (*M. socialis, M. irani shidlovskii*) та тваринками з крупним широким черепом з добре розвиненими масивними слуховими капсулами (*M. paradoxus*, деякі *M. irani*). Вірменські *M. i. shidlowskii* менші за інші підвиди *M. irani* займають проміжне положення між кавказькими та центрально-азійськими підвидами *M. socialis.* У полівок групи ‘guenteri’ лінійні розміри черепу зростають в напрямі від найменших турецьких *M. elbeyli* та *M. dogramacii* до найбільших *M. hartingi із Західної Анатолії.* Збільшення величини слухової капсули спостерігається у напрямку від *M. hartingi* до *M. qazvinensis* та *M. anatolicus*, натомість збільшення величини зубного ряду та верхньої діастеми — у протилежному напрямку, від *M. qazvinensis* до *болгарських вибірок M. hartingi*. За пропорціями черепу спостерігається збільшення відносної ширини міжорбітального проміжку при зменшенні кондилобазальної довжини у напрямі від *M. hartingi* до *M. irani.* з локалітетів Khorasan & Tehran. Основними факторами, які вплинули на виникнення краніометричної диференціації були географічна ізоляція зокрема наявність природніх бар’єрів, різний рівень фізіологічних пристосувань до високої температури та вологості середовища.

Ключові слова: полівки, мінливість, краніометрія, *Sumeriomys, Microtus*.

Вступ

Сірі полівки (триба Arvicolini) завдяки високому рівню фенотипової мінливості є вдалими об’єктами різноманітних екологічних досліджень, зокрема й вивчення пристосувань організму тварин до різноманітних факторів середовища [Mammology… 2020].

Основними адаптаціями черепа гризунів до високих температур та аридного клімату є гіпертрофія слухових барабанів, видовження та ускладнення носових ходів, квадратна форма нижніх різців [Schmidt-Nielsen & Schmidt-Nielsen 1950; Ojeda *et al.* 1999]. Збільшення лінійних та відносних розмірів слухових барабанів забезпечує краще сприйняття низькочастотних звуків у відкритому середовищі [Alhajeri & Steppan 2018].

Гуртові полівки *Sumeriomys* Argyropulo, 1933 поширені переважно у степових, напівпустельних та пустельних біотопах південно-східної Європи та центральної Азії характеризуються добре розвиненими масивними слуховими барабанами відносно широким черепом. Це може вважатися преадаптаціями до існування в умовах посушливого клімату, а з іншого боку за іншими морфологічними ознаками (малюнок жувальної поверхні, форма різців, розмір носових кісток) *Sumeriomys* не мають суттєвих відмінностей від *Microtus* s. str. [Zorenko 2012]. Яким чином вказані краніометричні ознаки варіюють в межах ареалу виду та у близьких видів? На сьогодні є велика кількість праць, присвячених таксономії та морфологічній мінливості гуртових полівок з Туреччини, Болгарії, Ірану[Kefelioğlu & Kryštufek 1999; Kryštufek & Kefelioğlu 2001; Yavuz *et al.* 2008; Yiğit *et al.* 2012; Mahmoudi *et al.* 2017] (цитовані далі), проте у них майже відсутні порівняння досліджених вибірок з ізольованими підвидами з території України, центральної Азії, Кавказу, а також видами підродів *Microtus* s. str. та *Blandfordimys*, що мають подібні екологічні вимоги до середовища існування.

Метою роботи став аналіз мінливості краніометричних ознак у видів підроду *Sumeriomys* та екологічно близьких до них видів *Microtus* s. str. та *Blandfordimys*, з'ясування особливостей морфологічної диференціації степових і напівпустельних полівок.

Особливості складу групи

Полівкові, або щурові (Arvicolinae) є однією з найбільш різноманітних за таксономічним складом груп гризунів, систематика яких до теперішнього часу залишається предметом дискусій [Ellerman & Morrison-Scott 1966; Gromov & Polyakov 1977; Chaline *et al.* 1999; Musser & Carleton 2005]. Зокрема це стосується таксономічного статус *Microtus* і зокрема *Sumeriomys* [Zagorodniuk 1990, 1993; Gromov & Erbajeva 1995; Chaline *et al.* 1999].

Наразі більшість дослідників розглядає гуртових полівок в межах роду *Microtus*, виділяючи їх в якості підроду [Zagorodniuk 1990, 1993; Musser & Carleton 2005]. Частина теріологів в розглядає видові групи 'socialis' та 'guenteri' в межах роду *Microtus*, без виокремлення їх в окремий підрід [Golenishchev *et al.* 2002; Jaarola *et al.* 2004; Steppan & Schenk 2017; Kryštufek & Shenbrot 2022].

До групи 'socialis належать *M. socialis* Pallas, 1773, *M. irani* Thomas, 1921, *M. paradoxus* (Ognev & Heptner, 1928) та *Microtus anatolicus* Kryštufek & Kefelioğlu, 2001, а до групи 'gunteri' — *M. guentheri* (Danford et Alston, 1880), *M. elbeyli* Yiğit *et al.* 2016, *M. qazvinensis* Golenishchev *et al.* 2003, *M. hartingi* Barrett-Hamilton, 1903 [Kryštufek & Shenbrot 2022].

Матеріал і методи

Для статистичної обробки використано власні дані, отримані при вимірюванні черепів та дані з опублікованих джерел (табл. 1). Назву підвиду дано лише для тих вибірок де вона точно прописано дослідниками, в інших випадках (якщо не вказано автором публікації) — видова назва. Дані для дослідження отримано при обробці колекцій ННПМ НАНУ, ІЗ НАНУ, ЗМ КНУ та ЗІН РАН та матеріалів з інших музеїв, наданих О. Зиковим (колекція Музею природної історії ім. Філда, Чикаго США — FMNH, збори іранської експедиції Д. Лея [Lay 1967]). Проаналізовано мінливість черепа за вісьмома краніометричними ознаками:

CbL — кондилобазальна довжина черепа, IW — ширина міжорбітального проміжку, HCr — найбільша висота черепа, ZW — вилична ширина черепа, CW — базальна ширина черепа (без слухових барабанів), LBull — довжина слухового барабана, M1-3 — довжина верхнього ряду корінних зубів, Dia — довжина діастеми.

Схема вимірів представлена на рисунку (рис. 1).

На першому етапі отримано матрицю абсолютних та трансформованих значень 8 ознак для 22 вибірок підроду *Sumeriomys*, 2 вибірок підроду *Blandfordimys* та 5 вибірок (видів) номінативного підроду *Microtus* s. str. (*M. obscurus, M. trancaspicus, M. mystacinus*). Нормування даних (ділення на середнє, логарифмування) є надійним способом нормалізації розподілу та усунення питання «різних вимірювачів», бо отримані матриці значень мають однакову розмірність.

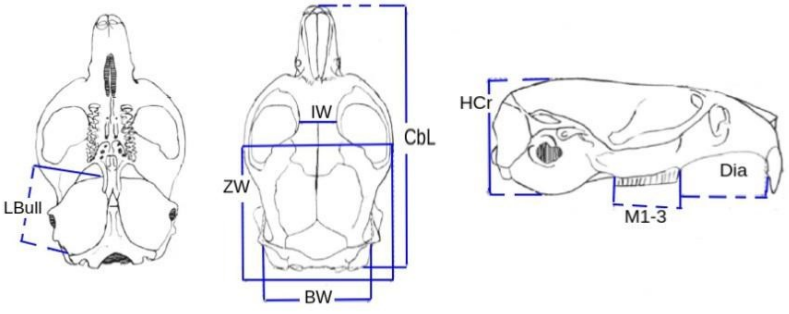


Рис. 1. Схема промірів черепа полівок, використана в цьому дослідженні.

Fig. 1. Scheme of cranial measurements of voles used in this study.

Таблиця 1. Стисла характеристика досліджених вибірок

Table 1. Brief description of the samples studied

Вибірка (таксон, за абеткою)	Код	N	Місцезнаходження	Джерело даних
***Sumeriomys* (= група '*socialis*')**				
M. anatolicus Kryštufek & Kefelioğlu, 2001	an	8	Туреччина: Konya Province, Konya, Cihanbeyli, Yapalı köyü	Kryštufek & Kefelioğlu 2001
M. dogramacii (Kefelioğlu & Kryštufek, 1999)	d	19	Туреччина: Amasya, Suluova, Boyali köyü	Kefelioğlu & Kryštufek 1999
M. irani karamani Kryštufek *et al.* 2010	i.k	13	Туреччина: Konya Province, 2 km south of Balkusan	Kryštufek *et al.* 2010
M. irani Thomas, 1921	i.1	9	Іран: Isfahan	вимірювання В. Пєскова, О. Зикова, І. Загороднюка, кол. FMNH
M. irani Thomas, 1921	i.2	9	Іран: Khorasan & Tehran)	вимірювання В. Пєскова, О. Зикова, І. Загороднюка, кол. FMNH
M. irani Thomas, 1921	i.3	25	Іран: Mamasani & Bamo Park	Mahmoudi *et al.* 2017
M. irani schidlovskii Argyropulo, 1933	i.sh	6	Вірменія: Vedi, Урцький хребет	вимірювання В. Пєскова, кол. ННПМ
M. paradoxus (Ognev et Heptner, 1928)	p.k	10	Туркменістан: Western Kopet Dag	матеріали О. Зикова, вимірювання В. Пєскова, кол. ЗМКУ
M. paradoxus (Ognev et Heptner, 1928)	p.i	29	Іран: Tandore, Shirvan, Dasht, Darkesh, Gorgan	Mahmoudi *et al.* 2017
M. socialis Pallas, 1773	s.t	12	Туреччина: Eastern Anatolia	Kefelioğlu & Kryštufek 1999
M. socialis Pallas, 1773	s.i	21	Іран: Marand, Soltanieh 1, Zanjan, Qeydar 1	Mahmoudi *et al.* 2017
M. socialis gravesi Goodwin, 1934	s.g	4	Казахстан: Ulytau region, Jetisu near lake Alakol	вимірювання В. Пєскова, кол. ЗІН
M. socialis nikolajevi Ognev 1950	s.n	60	Україна: Біосферний заповідник Асканія-Нова	вимірювання В. Пєскова, кол. ІЗАН
M. socialis parvus Satunin, 1901	s.p	8	РФ: Північний Кавказ	вимірювання В. Пєскова, кол. ЗІН
M. socialis satunini (Ognev, 1924) = *M. s. binominatus* Ellerman, 1941	s.s	7	Азербайджан: Baku, Jebrayil District, Lerik Disrict, Highland Karabakh	вимірювання В. Пєскова, кол. ЗІН
***Sumeriomys* (= група '*guentheri*')**				
M. elbeyli Yiğit *et al.* 2016	elb	14	Туреччина: пд.-сх. провінції, Karacaören village of Kilis	Yiğit *et al.* 2016
M. guentheri (Danford et Alston, 1880)	gue	50	Туреччина: Yazır, Korkuteli, Sülekler, Alibeli, Taşkesiği, Akpınar	Yavuz *et al.* 2008
M. hartingi Barrett-Hamilton, 1903	h. a	17	Туреччина: Central Anatolia	Yiğit *et al.*2012
M. hartingi Barrett-Hamilton, 1903	h.l	20	Туреччина: Izmir	Yiğit *et al.* 2012
M. hartingi Barrett-Hamilton, 1903 = *M. guentheri strandzensis* Markov, 1960	g.s	32	Болгарія: Strandzha Mountain Region	Yiğit *et al.* 2012
M. qazvinensis Golenishchev *et al.* 2003	q	41	Іран: Qeydar 2, Arak, Buin-Zahra, Sanandaj, Hamedan, Dandi 1, Kermanshah	Mahmoudi *et al.* 2017
***Blanfordimys* (=група '*afghanus*')**				
M. afghanus Thomas, 1912	B.a	3	Туркменістан: Центральний Копетдаг	вимірювання В. Пєскова, кол. ННПМ
M. bucharensis Vinogradov, 1930	B.b	2	Узбекистан	вимірювання В. Пєскова, кол. ННПМ

Вибірка (таксон, за абеткою)	Код	N	Місцезнаходження	Джерело даних
Microtus* (=група *'arvalis')				
M. mystacinus De Filippi, 1865	m	30	Іран: Lar, Golestan, Soltanieh 2, Dandi 2, Semnan	Mahmoudi *et al.* 2017
M. obscurus Eversmann, 1840	o.i	19	Іран: East Azerbaijan province	Mahmoudi *et al.* 2017
M. obscurus iphigeniae Ognev, 1950	o.c	14	Україна, Крим, Карабі-яйла	вимірювання В. Пєскова, кол. ІЗАН
M. o. obscurus Eversmann, 1840	o.b	5	РФ: Башкирія	вимірювання В. Пєскова, кол. ІЗАН
M. trancaspicus Satunin, 1905	tr	7	Іран: Chenaran, Zoshk, Fariman	Mahmoudi *et al.* 2017

Другий етап передбачав статистичну обробку матриць вибіркових значень краніометричних ознак методом головних компонент. Розрахунки здійснено у програмі Past 3.0 [Hammer *et al.* 2001].

Мінливість ознак степових та напівпустельних видів

Згідно з результатами факторного аналізу абсолютних розмірів черепа, 95 % загальної дисперсії досліджених ознак описується першими трьома головними компонентами (табл. 2). Отримані результати свідчать про високий рівень скорельованності морфометричних ознак черепу у досліджуваній вибірці полівок. Величину і знак факторних навантажень кожної компоненти подано у табл. 2. Всі морфологічні ознаки характеризуються достовірно високою позитивною кореляцією із ГК1, Кондилобазальна довжина черепа, найбільша висота черепа та вилична ширина мають сильну достовірну кореляцію в інтервалі від 0,88 до 0,93 і лише за шириною міжорбітального проміжку не виявлено достовірної кореляції з першою компонентою. Таким чином, ГК1 описує мінливість розмірів черепу, а ГК2-4 — його пропорцій.

Враховуючи величину залишкової дисперсії проаналізуємо детальніше розміщення вибірок вздовж значень першої та другої компонент. Розподіл вибірок у просторі значень першої компоненти показує головним чином міжвидові та міжродові відмінності за сукупністю досліджуваних ознак. У напрямі від найменших кримських *M. obscurus* південноукраїнських *M. socialis nikolaevi,* вибірок турецьких та іранських *M. socialis* до найбільших афганських полівок підроду *Blanfordimys* спостерігається збільшення довжини, ширини та висоти черепу. Статистично достовірні відмінності виявлені за середніми значеннями ознак Cbl, HCr, CW, LBull, M1-3, DL ($t = 2{,}96–6{,}23$, $p < 0{,}05$). Ширина міжорбітального проміжку зростає напрямі від кримських та башкірських *M. obscurus* до *M. irani* з локалітетів Хорасан і Тегеран та туркменських *M. paradoxus* (вибірки o.i, o.b, i.2, p.k; рис. 2).

Вибірки *M. irani* з різних локалітетів розрізняються за розмірами черепу: найменші з території провінції Ісфаган (CbL > 26 мм, довжина верхніх кутніх зубів менше 6 мм). Від найбільших *M. irani* зі Східного Ірану, які за величиною основних краніометричних ознак близькі до *M. paradoxus*. Вірменські *M. i. shidlowskii* є дещо менші за інші підвиди *M. irani* займають проміжне положення між кавказькими та центрально-азійськими підвидами *M. socialis.* Тобто у групі видів 'socialis' спостерігається чіткий розподіл між дрібними полівками з порівняно вузьким черепом (*M. socialis, M. irani shidlovskii*) та тваринками з крупним широким черепом з добре розвиненими масивними слуховими капсулами (*M. paradoxus*, деякі *M. irani*).

Види групи 'guenteri' менше диференційовані за розмірами черепу, і дещо більше за його пропорціями (рис. 2). Для більшості видів і підвидів величина кондилобазальної довжини черепу перевищує 26 мм. Відмінності за цією ознакою статистично достовірні ($p < 0.01$) Найменше значення кондилобазальної довжини відмічено у турецьких *M. elbeyli* та *M. dogramacii*, причому другий вид за величиною краніометричних ознак подібний до дрібних *M. irani*. Але, слід зазначити, що вказані види добре диференціюються молекулярно-генетичними (та етологічними методами [Zorenko 2013]. У всіх інших видів групи 'guenteri' величина кондилобазальної довжини черепу варіює в межах 27–28 мм, і за цією ознакою вони не відрізняються від великорозмірних *M. paradoxus* ($t < 2{,}97$; $p > 0{,}05$).

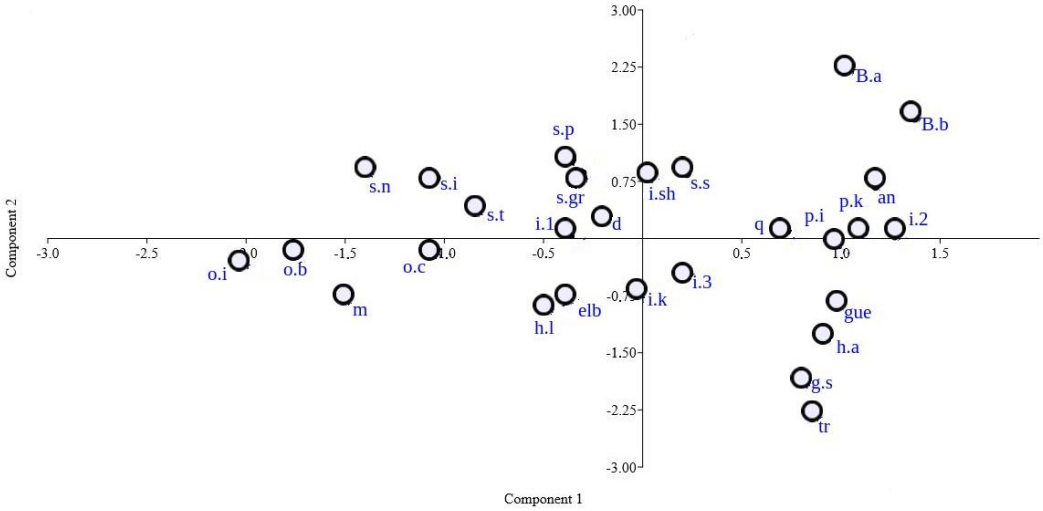


Рис. 2. Розподіл 28 вибірок євразійських полівок у просторі значень ГК1 та ГК2 (за абсолютною величиною краніометричних ознак).

Fig. 2. Distribution of 28 samples of Eurasian voles in the space of values PC1 and PC2 (by absolute value of craniometric features).

Таблиця 2. Факторні навантаження 28 вибірок євразійських полівок

Table 2. Factor loadings of the 28 samples of Eurasian voles

Ознака	PC 1	PC 2	PC 3	PC 4
CbL	0,9368	-0,315	-0,088	-0,113
IW	0,6779	0,2961	-0,138	0,4075
Hcr	0,8989	0,1867	0,2119	-0,050
ZW	0,8887	-0,330	0,1762	0,2453
CW	0,7901	0,5776	-0,191	0,0716
LBull	0,8423	0,4051	0,2988	-0,113
M1-3	0,7914	-0,215	-0,265	-0,161
DL	0,8173	-0,430	-0,12	0,2112
% дисперсії	76,024	15,818	3,312	2,026

Ширина міжорбітального проміжку зростає в напрямку від *M. hartingi* до *M. qazvinensis* (від 3,7 мм до 4,0 мм, $t = 3,52$, $p < 0,05$). Статистичних відмінностей за величиною цієї ознаки між іншими видами не виявлено (IW ~ 3,7–3,9; $p > 0,05$). Відносні розміри слухової капсули та верхнього зубного ряду змінюються у двох напрямках. Збільшення величини слухової капсули спостерігається у напрямку від *M. hartingi до M. qazvinensis* та *M. anatolicus.* А збільшення величини зубного ряду від *M. qazvinensis* до турецьких та болгарських *M. hartingi* (вибірки q, g.s, h.a на рис. 2).

Друга компонента чітко розділяє вибірки *M. obscurus* та *M, mystacinus* з дрібним (CbL = 23,9–25,0 мм, див. табл. 5) черепом та невеликими слуховими барабанами від крупних *M. trancaspicus* (CbL = 29 мм). Статистично достовірні відмінності виявлені за середніми значеннями ознак 7 з 8 краніометричних ознак ($t > 3,40–6,23$, $p < 0,01$).

Ширина міжорбітального проміжку, розмір слухових барабанів, ширина черепу, та довжина зубного ряду зростає у напрямі від іранських та башкирських *M. obscurus* до афганських полівок. Довжина носових кісток та діастеми змінюється від найменших значень у іранських *M. socialis* до *M. paradoxus* та *M. guenteri strandzensis* (вибірки s.i, p.i, g.s на рис. 2).

За пропорціями черепу можна виділити чотири групи полівок (див. рис. 2). До першої групи належать *M. obscurus, M. mystacinus, M. elbeyli* із невеликим вузьким черепом, слабо

розвиненими слуховими барабанами. Другу групу утворюють полівки з масивним крупним черепом, та вузьким міжорбітальним проміжком (два підвиди *M. guenteri*, *M. hartingi*. До третьої групи належать полівки з дрібним сплощеним, відносно широким черепом та добре розвиненими слуховими барабанами (всі підвиди *M. socialis, M. dogramacii*, *M. shidlowskii,* частина *M. irani*) міжорбітальний проміжок може як порівняно вузьким так і відносно широким. Четверту групу утворюють полівки з широким у міжоробітальній частині черепом з масивними слуховими барабанами (*M. paradoxus, M. qazvinensis, M. anatolicus,* частково *M. irani*).

Особливе становище у морфопросторі ГК2 займають вибірки *Blandfordimys* та *M. transcaspicus* (вибірки B.a, B.b, tr на рис. 2) Афганські полівки вирізняються крупним черепом з добре розвиненою виличною частиною — співвідношення ZW/CbL = 0.57–0.64 [Kryštufek & Shenbrot 2022], слухові барабани та дуже широкий міжочний проміжок. Закаспійська полівка при дуже довгому та відносно вузькому черепі має не великі слухові барабани та вузький міжорбітальний проміжок. На думку деяких дослідників [Mahmoudi *et al.* 2017] сукупність цих ознак характеризують череп *M. transcaspicus* як гіперморфний.

Окремо нами проаналізовано диференціацію вибірок всередині груп видів ‘socialis’ та ‘guentheri’ за лінійними розмірами та пропорціями черепа.

Як видно з таблиці 3, перші чотири компоненти описують 94% загальної дисперсії. На ГК1 припадає 59 %, кожна з наступних компонент пояснює лише 6 до 20% загальної дисперсії, але деякі ознаки мають високу позитивну кореляцію з ГК2 та ГК3, тому їх слід розглядати окремо. Перша компонента пов’язана з лінійними розмірами CbL, Hcr, ZW, LBull, DL. Наведені ознаки характеризуються позитивною кореляцією із ГК1, в інтервалі 0,77–0,92.

Розподіл вибірок у просторі значень ГК1 та ГК2 показує збільшення довжини, ширини та висоти черепу в напрямку від *M. socialis nikolajevi* до хорасанських *M. irani*.

У підвидів *M. socialis* лінійні розміри збільшуються від у просторі значень ГК1 від найдрібніших *M. socialis nikolajevi* до найбільших *M. s. satunini.*

За лінійними розмірами черепу чітко виділяються дві групи (рис. 3).

До першої групи належать полівки з крупним черепом, широкими виличними дугами та масивним потиличним відділом з добре розвиненими слуховими капсулами (*M. guenteri*, *M. hartingi, M. paradoxus* та *M. qazvinensis, M. anatolicus*).

До другої групи відносяться більшість *M. socialis, M. irani, M. elbeyli, M. dogramacii* — тварини з невеликим черепом. Основні відмінності виявлені між *M. socialis* та *M. paradoxus,* останні мають більш розвинену потиличну частину за рахунок масивної і великої слухової капсули та відносно більшу довжину верхнього зубного ряду. У випадку цієї пари видів одонтологічні ознаки є добрим маркером морфологічних відмінностей, зокрема це присутність/відсутність додаткового кута на верхньому другому кутньому зубі [Ognev 1950; Zykov & Zagorodniuk 1988; Golenishchev *et al.* 2002].

Таблиця 3. Факторні навантаження 22 вибірок *Sumeriomys* за лінійними розмірами черепа

Table 3. Factor loadings of the 22 *Sumeriomys* samples based on linear skull measurements

Ознака	PC 1	PC 2	PC 3	PC 4
CbL	0,929	0,247	-0,050	0,054
IW	0,456	-0,162	0,838	0,129
Hcr	0,852	-0,102	-0,322	-0,063
ZW	0,883	0,340	0,108	-0,214
CW	0,690	-0,508	0,210	0,371
LBull	0,779	-0,575	-0,132	-0,151
M1-3	0,683	0,388	-0,316	0,506
DL	0,799	0,533	0,158	-0,179
% дисперсії	59,337	18,575	10,933	5,965

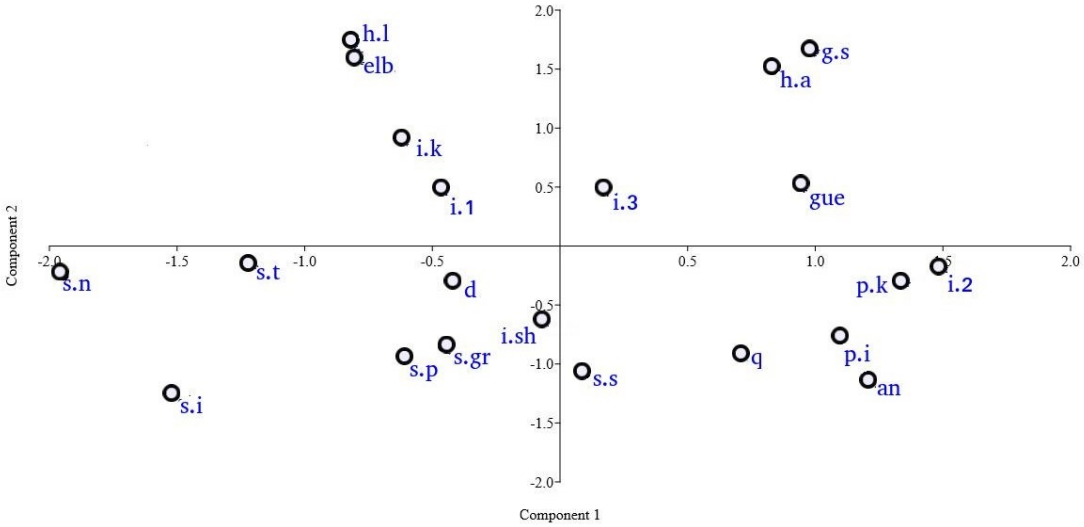


Рис. 3. Розподіл вибірок гуртових полівок у просторі першої та другої головних компонент за лінійними розмірами черепу.

Fig. 3. Distribution of samples of social voles in the space of the first and second principal components according to linear skull dimensions.

Друга головна компонента характеризується від'ємною кореляцією з лінійними розмірами слухової капсули. В напрямку від *M. s. parvus* до *M. elbeyli* та турецьких *M. hartingi* з Ізміру(вибірки s.p, elb, h.l; див. рис. 3) відмічається зменшення розмірів слухових барабанів. Лінійні розміри діастеми зростають від *M. anatolicus* до болгарських *M. hartingi* (вибірки an, g.s; див. рис. 3).

Згідно з результатами аналізу пропорцій черепу (табл. 4) перші чотири компоненти описують 93,28 % від загальної дисперсії. Основну частину загальної мінливості беруть на себе перші три компоненти.

Перша головна компонента пояснює мінливість пропорцій виличної частини черепу, мозкового відділу, діастеми та слухових барабанів (CW, ZW, LBull, DL). В області позитивних значень ГК1 знаходиться більшість вибірок полівок групи 'guenteri', а більшість вибірок групи 'socialis', навпаки, в області негативних значень.

У полівок першої групи (вибірки gue, h.a, h.l, g.s, h.l; див. рис. 4) при великому черепі добре розвинені масивні слухові барабани, а у другої групи великі слухові барабани при меншому черепі.

Таблиця 4. Факторні навантаження 22 вибірок *Sumeriomys* за пропорціями черепу

Table 4. Factor loadings of the 22 *Sumeriomys* samples according to skull proportions

Ознака	PC 1	PC 2	PC 3	PC 4
CbL	0,622	0,297	-0,079	-0,433
IW	-0,118	-0,968	0,030	0,130
Hcr	-0,221	0,650	-0,039	0,719
ZW	0,695	-0,005	0,487	0,061
CW	-0,688	-0,391	-0,408	-0,138
LBull	-0,880	0,339	0,259	-0,160
M1-3	0,518	0,326	-0,755	-0,114
DL	0,833	0,049	0,488	-0,106
% дисперсії	42,958	27,478	16,331	6,513

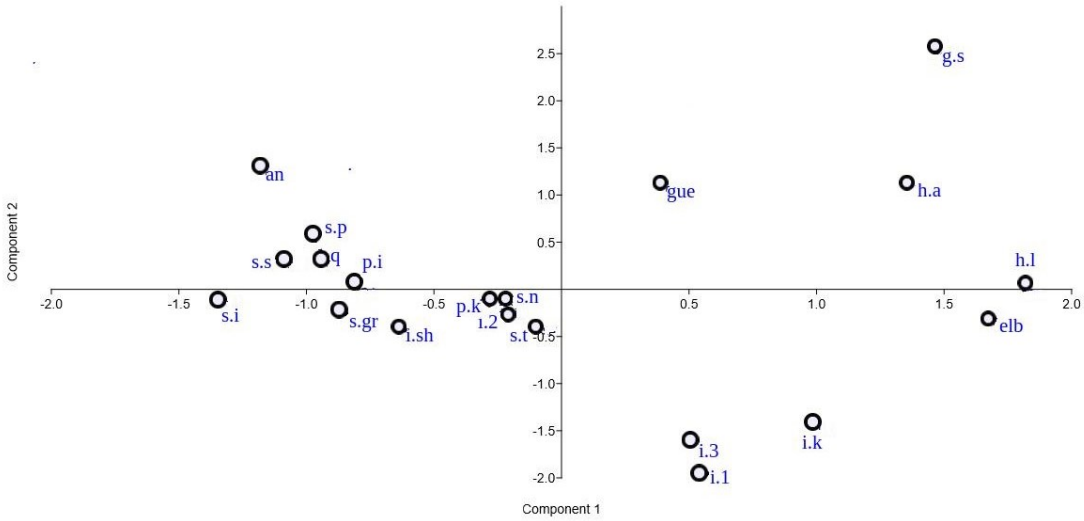


Рис. 4. Розподіл вибірок гуртових полівок у просторі першої та другої головних компонент за пропорціями черепу.

Fig. 4. Distribution of samples of social voles in the space of the first and second principal components according to skull proportions.

Таблиця 5. Середні значення краніометричних ознак у досліджених вибірках полівок

Table 5. Mean values of craniometric characters of the studied vole samples

Код	Вибірка	CbL	IW	Hcr	ZW	CW	LBull	M1-3	DL
s.p	*Microtus socialis parvus*	25,55	3,75	9,80	14,95	13,66	9,11	6,20	7,35
p.k	*M. paradoxus*	27,90	4,28	10,60	16,26	14,51	9,72	6,72	8,54
s.n	*M. socialis nikolajevi*	24,08	3,58	9,16	14,09	12,72	8,08	5,63	7,25
i.1	*M. irani*	25,58	4,27	9,57	15,60	13,23	8,37	5,81	8,34
i.2	*M. irani*	28,11	4,27	10,56	16,70	14,72	9,76	6,61	8,72
p.i	*M. paradoxus*	27,78	4,21	10,64	16,45	13,92	10,01	6,07	8,46
s.i	*M. socialis*	24,63	3,76	9,36	14,64	12,54	8,95	5,48	7,01
q	*M. qazvinensis*	27,37	4,04	10,48	16,32	13,87	9,88	5,97	8,20
i.3	*M. irani*	26,65	4,30	9,77	16,37	13,42	8,80	5,77	8,68
d	*M. dogramacii*	25,99	3,97	10,05	15,50	13,24	8,81	6,15	7,59
h.l	*M. hartingi*	26,22	3,83	9,84	15,19	12,49	7,66	6,49	8,03
h.a	*M. hartingi*	28,42	3,84	10,61	16,45	13,49	8,77	6,74	8,79
g.s	*M. guentheri strandzensis*	28,00	3,61	10,58	17,00	12,36	9,42	6,67	9,10
elb	*M. elbeyli*	25,89	3,78	9,74	16,07	12,78	7,72	5,96	8,26
an	*M. anatolicus*	27,91	3,89	11,11	16,13	14,84	10,01	6,44	8,13
gue	*M. guenteri*	28,43	3,85	10,43	16,27	13,61	9,50	6,32	8,84
i.k	*M. irani karamani*	27,21	4,02	8,64	15,60	13,45	8,26	6,29	8,04
s.t	*M. socialis*	25,07	3,88	9,71	14,72	12,75	8,30	6,00	7,32
s.gr	*M. socialis gravesi*	25,65	3,95	9,725	14,98	13,58	9,15	6,08	7,63
s.s	*M. socialis satunini*	26,41	3,89	10,07	15,46	14,10	9,54	6,04	7,87
i.sh	*M. irani schidlovskii*	26,02	4,02	9,98	15,38	14,03	9,12	6,08	7,95
B.a	*M. afghanus*	27,22	4,25	10,93	14,95	16,29	9,82	6,38	8,38
B.b	*M. bucharensis*	27,29	4,36	11,23	16,54	15,73	10,43	6,51	8,39
o.c	*M. obscurus*	25,01	3,63	8,99	14,72	12,60	7,60	6,13	7,75
o.i	*M. obscurus*	23,93	3,51	8,74	13,75	10,99	7,52	5,40	7,05
o.b	*M. obscurus*	24,36	3,57	8,34	13,62	11,73	7,46	5,7	7,63
tr	*M.trancaspicus*	29,03	3,94	10,06	16,60	12,72	8,49	6,63	8,86
m	*M. mystacinus*	24,87	3,73	9,00	14,39	11,42	7,22	5,66	7,43

Друга головна компонента має високо достовірну негативну кореляцію з розмірами міжорбітальної частини черепа. Отриманий розподіл чітко демонструє збільшення відносної ширини орбітальної ділянки при зменшенні кондилобазальної довжини черепа у напрямі від *M. hartingi* до *M. irani.* Особини вірменського підвиду *M. irani* за пропорціями черепу виявились ближчими до крупних казахських *M. socialis* та *M. paradoxus* ніж до інших вибірок вказаного виду (вибірка i.sh, s.gr, p.i, p.k; див. рис. 4).

Обговорення

Гуртові полівки одні з небагатьох представників Arvicolidae, що досить чітко розрізняються за каріологічними та репродуктивними критеріями. Окрім цього види і підвиди чітко розділені географічно. Отримані результати демонструють досить високий ступень морфологічної диференціації за розмірами та пропорціями черепу всередині групи видів *Sumeriomys*.

Морфометричний аналіз полівок з різних локалітетів Ірану [Mahmoudi *et al.* 2017] показав значний рівень видових відмінностей між найкрупнішими *M. transcaspicus* та *найменший M. obscurus*. Серед іранських популяцій полівок групи ‘socialis’ *M. socialis* характеризується найменшою величиною краніометричних ознак, порівняно з крупнішими *M. paradoxus* та *M. irani* ($p < 0,05$). Основні таксономічні відмінності між *Microtus* та *Sumeriomys* полягають у більшій довжині носової кістки та зубного ряду у сірих полівок, але величина слухових барабанів та черепної коробки достовірно більша.

Згідно з нашими даними, *M. transcaspicus* та *M. obscurus* демонструють високий рівень таксономічних відмінностей ($p < 0,01$, табл. 5). Вибірки *M. obscurus* з різних частин ареалу характеризуються статистично достовірними відмінностями величини деяких ознак ($p < 0,05$, табл. 5). Зокрема особини кримського підвиду *M. obscurus iphigeniae* мають найбільшу кондилобазальну довжину, виличну та базальну ширину черепа у порівнянні з башкирськими та іранськими вибірками ($p < 0,05$; табл. 5). Це свідчить про вплив тривалої географічної ізоляції та острівного ефекту.

Гуртові полівки групи ‘guentheri’ займають великий географічний ареал, з великою кількістю географічно ізольованих популяцій. Природніми бар’єрами, які ділять азійську та європейську частини ареалу вказаних видів є Босфор та Дарданелли, які розмежовують Балканській півострів від Туреччини [Yiğit *et al.* 2012]. Палеонтологічні дані свідчать про те, що ці протоки утворилися в кінці пліоцену та з'єднували Чорне море із Середземним [Tortonese 1985; Yaltirak *et al.* 2000].

У європейській частині ареалу мешкає кілька географічно ізольованих популяцій *M. hartingi*. Найбільші з яких знаходяться у долині Вардар у Північній Македонії, грецьких Фессалії та, Стерея Еллада, горах Странджа на території Болгарії. [Kryštufek & Shenbrot 2022]. У турецькій частині ареалу тваринки частіше обирають поля конюшини, посіви зернових культур, рідше степові біотопи з переважно трав’янистою рослинністю [Yavuz *et al.* 2010].

Ключовим факторів, що сприяв диференціації видів є географічна ізоляція [Zorenko 2013] внаслідок тривалої еволюції ксерофітних ландшафтів, а саме типчаково-ковилового та типчакового степу, який і зараз є оптимальним для популяцій середземноморських, причорноморських та малоазійських гуртових полівок [Vereshchagin 1959]. Поява морфо-фізіологічних адаптацій до посушливого клімату сприяла проникненню видів у зону напівпустель та пустель та зниженню конкуренції з більш вологолюбними звичайними полівками *Microtus obscurus*, *M. transcaspicus* та *M. arvalis’*.

Полівки підродів *Sumeriomys*, *Microtus* та *Blandfordimys*, досить чітко розрізняються за екологічними нішами, вертикальним та біотопним розподілом, мають різну ступінь морфо-фізіологічних адаптацій до посушливого клімату. Види номінативного підроду *Microtus* надають перевагу добре зволоженим ділянкам з великою кількістю трав’янистих рослин через більшу потребу у вологих кормах та меншу сприятливість до високих температур. Гуртові полівки *Sumeriomys* добре переносять спеку завдяки зниженню потребі у кисні, та зменшенню

активності, вони найбільш чисельні у цілинному степу чи на посівах зернових культур, частіше використовують постійні нори.

Аналізуючи мінливість краніометричних ознак можна припустити наявність зв'язку — збільшення розмірів черепа зі зростанням рівня адаптації до екстремальних умов середовища. Полівки з найменшими розмірами черепу поширені або на периферії ареалу це зокрема іранські *M. obscurus*, українські *M. socialis*. Найбільш пристосовані до екстремальних умов середовища — копетдазькі *M. paradoxus*, *M. afghanus* що мають найбільші ширину міжочного проміжку та крупні добре розвинені слухові капсули з широким у виличній зоні черепом, що сприяє кращому пристосованості на висоті (до 3500 м н. р. м.).

Прослідковується зростання лінійних розмірів у ряду *Microtus-Sumeriomys-Blandfordimys* Серед гуртових полівок *socialis-irani-paradoxus* та *anatolicus-guenteri-hartingi*. Основними факторами, які вплинули на виникнення краніометричної диференціації були географічна ізоляція, зокрема наявність природніх бар'єрів (Анатолійська діагональ, проливи Босфор, Дарданели) у полівок груп 'socialis' та 'guenteri' [Kefelioğlu & Kryštufek 1999; Yiğit *et al.* 2016] Переміщення гуртових полівок у пустелі сприяла толерантність до високих температур середовища, знижена потреба у кисні та вологому кормі та схильність до філопатрії.

Висновки

Полівки групи 'socialis' добре диференціюються за розмірами черепу від найменших південноукраїнських *M. socialis nikolajevi* до найбільших *M. paradoxus*. За рядом краніометричних ознак виявлено чіткий розподіл між дрібними полівками з порівняно вузьким черепом (*M. socialis, M. irani* з провінції Ісфаган) та тваринками з крупним широким черепом з добре розвиненими масивними слуховими капсулами (*M. paradoxus*, *M. irani* зі Східного Ірану та пров. Північний Хорасан). Вірменські *M. shidlowskii* за розмірами і пропорціями черепу займають проміжне положення між *M. socialis* та *M. irani.*

Види групи 'guenteri' менше диференційовані за розмірами черепу, і дещо більше за його пропорціями. Збільшення величини слухової капсули спостерігається у напрямку від *M. hartingi* до *M. qazvinensis* та *M. anatolicus.* А збільшення величини зубного ряду у протилежному напрямку від *M. qazvinensis до M. hartingi.*

Декларації

Фінансування. Дослідження проведено в рамках виконання НДР «Просторово-часова організація популяцій та угруповань хребетних тварин в природних і антропогенних ландшафтах України» (№ держреєстрації 0116U003066, Інституту зоології НАНУ, 2016–2020) та теми «Аналіз зоологічних колекцій ННПМ НАН України з метою оцінки різноманіття фауністичних комплексів та їхньої стійкості за умов трансформації екосистем під впливом природних та антропогенних чинників (№ держреєстрації 0125U000218, ННПМ НАН України, 2025–2029).

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 колекційним матеріалом.

References

Alhajeri, B. H., S. J. Steppan. 2018. A phylogenetic test of adaptation to deserts and aridity in skull and dental morphology across rodents. *Journal of Mammalogy*, **99**: 1197–1216. CrossRef

Chaline, J., P. Brunet-Lecomte, S. Montuire, L. Viriot, F. Courant. 1999. Anatomy of the arvicoline radiation (Rodentia): palaeogeographical, palaeoecological history and evolutionary data. *Annales Zoologici Fennici*, **36**: 239–267.

Golenishchev, F. N., O. V. Sablina, P. M. Borodin, S. Gerasimov. 2002. Taxonomy of voles of the subgenus Sumeriomys Argyropulo, 1933 (Rodentia, Arvicolinae, Microtus). *Russian Journal of Theriology*, **245** (1): 43–55. CrossRef

Gromov, I. M., I. Y. Polyakov. 1977. *Voles (Microtinae).* Nauka, Leningrad, 1–504. (Series: Fauna of the USSR; Vol. 3, Is. 8). [Russian]

Gromov, I. M., M. A. Erbaeva. 1995. *Mammals of Russia and Adjacent Territories. Lagomorphs and Rodents.* Saint Petersburg, 1–239. (Series: Trudy ZIN RAN; Vol. 167). [Russian]

Hammer, Ø. Harper, D. A. T. Ryan, P. D. 2001. PAST: palaeontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, **4**: 1–9.

Ellerman, J. R., T. C. S. Morrison-Scott, 1966. *Checklist of Palaearctic and Indian mammals 1758 to 1946, 2nd ed.* British Museum of Natural History, London, 1–810.

Feldhamer, G. A., J. F. Merritt, C. Krajewski, J. L. Rachow, K. M. Stewart. 2020. *Mammology. Adaptation, Diversity, Ecology,* 5th edn. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, 1–742. e-ISBN 9781421436531.

Jaarola, M., N. Martínková, I. Gündüz, C. Brunhoff, J. Zima, [et al.]. 2004. Molecular phylogeny of the speciose vole genus Microtus (Arvicolinae, Rodentia) inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **33**: 647–663. CrossRef

Kefelioğlu, V, Kryštufek, B. 1999. The taxonomy of Microtus socialis group (Rodentia: Microtinae) in Turkey, with the description of a new species. *Journal of Natural History*, **33**: 289–303. CrossRef

Kryštufek, B., V. E. Buzan, V. Vohralík, R. Zareie, B. Ozkan. 2009. Mitochondrial cytochrome *b* sequence yields new insight into the speciation of social voles in south-west Asia. *Biological Journal of the Linnean Society*, **98**: 121–128. CrossRef

Kryštufek, B., G. Shenbrot. 2022. *Voles and Lemmings (Arvicolinae) of the Palaearctic Region*. University of Maribor, University Press, 1–449. CrossRef

Lay, D. M., 1967. A study of the mammals of Iran, resulting from the Street Expedition of 1962–63. *Fieldiana Zoology*, **54**: 1–282.

Musser, G. G, Carleton, M. D. 2005. Superfamily Muroidae. *In:* Wilson, D. E., D. A. M. Reeder (eds). *Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference, vol. 2, 3rd ed.* John Hopkins Univ. Press, Baltimore, 894–1531.

Ognev, S. I. 1950. *Mammals of the USSR and neighbouring countries. Volume 7. Rodents.* Published by the Academy of Sciences of the USSR, Moscow, Leningrad, 1–706. [Russian]

Ojeda, R. A., C. E. Borghi, G. B. Diaz, S. M. Giannoni, M. A. Mares, J. K. Braun. 1999. Evolutionary convergence of the highly adapted desert rodent Tympanoctomys barrerae (Octodontidae). *Journal of Arid Environments* **41**: 443–452. CrossRef

Schmidt-Nielsen, B., K. Schmidt-Nielsen. 1950. Pulmonary water loss in desert rodents. *American Journal of Physiology,* **162**: 31–36. CrossRef

Şekeroğlu, Z. A., H. Kefelioğlu, V. Şekeroğlu. 2009. The Comparison with several Microtus species of morphological features of Microtus dogramacii (Mammalia Rodentia). *Journal of Applied Biological Sciences*, **3** (2): 164–168. URL

Steppan S. J., Schenk J. J. 2017. Muroid rodent phylogenetics: 900-species tree reveals increasing diversification rates. *PLoS ONE,* **12** (8): e0183070. CrossRef

Tabur, M., E. Uğur. İ. Albayrak. 2015. Taxonomical and karyological features of Microtus hartingi (Barrett-Hamilton, 1903) (Mammalia: Rodentia) with some biological and ecological features. *Pakistan journal of zoology*, **47**: 691–698.

Tortonese, E. 1985. Distribution and ecology of endemic elements in the Mediterranean fauna (fishes and echinoderms). *In:* M. Moraitou-Apostolopoulou, V. Kiortsis (eds). *Mediterranean Marine Ecosystems.* Plenum Press, New York, 57–83. CrossRef

Vereshchagin, N. K. 1959. *Mammals of Caucasus. History of forming of the fauna.* AN SSSR, Moscow, Leningrad, 1–704. [Russian]

Yaltırak, C., B. Alpar, M. Sakınç, H. Yüce. 2000. Origin of the Strait of Çanakkale (Dardanelles): regional tectonics and the Mediterranean–Marmara incursion. *Marine Geology*, **164** (3): 139–156. CrossRef

Yiğit, N., G. Markov, E. Çolak, M. Kocheva, F. Saygılı, [et al.]. 2012. Phenotypic features of the 'guentheri' group vole (Mammalia: Rodentia) in Turkey and Southeast Bulgaria: Evidence for its taxonomic detachment. *Acta Zoologica Bulgarica*, **64**: 23–32.

Yiğit, N., E. Çolak, M. Sözen. 2016. A new species of voles, Microtus elbeyli sp. nov., from Turkey with taxonomic overview of social voles distributed in southeastern Anatolia. *Turkish Journal of Zoology,* **40**: 73–79. CrossRef

Yiğit, N., Çolak, E. 2001. On the distribution and taxonomic status of Microtus guentheri (Danford and Alston, 1880) and Microtus lydius Blackler, 1916 (Mammalia: Rodentia) in Turkey. *Turkish Journal of Zoology,* **26**: 197–204.

Zagorodniuk, I. V. 1990. Karyotypic variability and systematics of the Arvicolini (Rodentia). Communication 1. Species composition and chromosomal numbers. *Vestnik zoologii*, (2): 26–37. [Russian]

Zagorodniuk, I. V. 1993. Taxonomy and distribution of the grey voles (Rodentiformes: Arvicolini) in Ukraine. *In:* Topachevsky, V. A. (ed.). *Mammals of Ukraine*. Naukova Dumka. Kyiv, 63–76. [Russian]

Zorenko, T. A. 2013. Social Voles of the Subgenus Sumeriomys: Systematics, Biology, and Behaviour. Palmarium Acad. Publ., Saarbrücken, 1–548. [Russian]

Zykov, A. E., I. V. Zagorodniuk. 1988. On a systematic position of a social vole (Mammalia, Rodentia) from Kopetdagh. *Vestnik. zoologii*, (5): 46–52. [Russian] URL

Theriologia Ukrainica, **30**: 43–54 (2025)
p-ISSN 2616-7379 • e-ISSN 2617-1120
DOI: 10.53452/TU3006

DISTRIBUTION FEATURES OF CARNIVORANS INTRODUCED IN THE LEFT-BANK UKRAINE (*NEOGALE* & *NYCTEREUTES*)

Denys Lazariev

Key words

introduced species, carnivorous mammals, Left-bank Ukraine, distribution, naturalization

doi

http://doi.org/10.53452/TU3006

Article info

submitted 23.09.2025
revised 20.12.2025
accepted 30.12.2025

Language

English, Ukrainian summary

Affiliations

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

Correspondence

Denys Lazariev; National Museum of Natural History, NAS of Ukraine; 15 Bogdan Khmelnitsky Street, Kyiv, 01054, Ukraine; Email: lazarevden@ukr.net; orcid: 0000-0002-8663-747X

Abstract

The study examines the distribution patterns of two introduced carnivorous mammals—the American mink (*Neogale vison*) and the raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*)—in the left bank region of Ukraine. The study material included data from open sources, published literature, hunting statistics, zoological collections, and field observations. The history of the species' distribution, population dynamics, current population status, and habitat associations of the introduced carnivores within the main river basins of the region are described. The current distribution of *Neogale vison* is closely associated with the extensive river network and the availability of food resources, primarily in the valleys of large and medium-sized rivers. In contrast, *Nyctereutes procyonoides* exhibits much higher ecological plasticity, manifested in its ability to utilise both natural and anthropogenically transformed habitats, and in its weak dependence on the presence of water bodies. Both species have rapidly colonised a variety of habitat types, including forest-steppe, steppe, and transformed landscapes, and have established stable populations in the basins of the Siversky Donets, Dnipro, Desna, and their tributaries. It was found that, at the present stage, the studied introduced species show signs of stable naturalisation and are permanent components of the fauna of the Left-bank Ukraine. They demonstrate different distribution patterns: *N. vison* remains closely linked to wetland complexes, whereas *N. procyonoides* is an opportunistic omnivore capable of inhabiting a much wider range of habitats. Both species potentially exert a noticeable impact on local ecosystems: *N. vison* competes with native semi-aquatic predators, while *N. procyonoides* may act as a vector of rabies and exert pressure on local terrestrial fauna. The results obtained highlight the need for further monitoring of the population size and spatial structure of introduced carnivores, as their distribution is an important factor in the transformation of biotic communities and has indicative value for assessing ecosystem status and the degree of their transformation.

Cite as

Lazariev, D. 2025. Distribution features of carnivorans introduced in the Left-bank Ukraine (*Neogale* & *Nyctereutes*). *Theriologia Ukrainica*, **30**: 43–54. [In English, with Ukrainian summary]

Особливості поширення видів-інтродуцентів хижих ссавців на лівобережній Україні (*Neogale* & *Nyctereutes*)

Денис Лазарєв

Резюме. У статті розглянуто особливості поширення двох інтродукованих видів хижих ссавців — візона річкового (*Neogale vison*) та єнота уссурійського (*Nyctereutes procyonoides*) — на території лівобережної України. Матеріалом для дослідження слугували дані з відкритих джерел, літератури, дані мисливської статистики, матеріали зоологічних колекцій, а також польові спостереження. Описано історію поширення досліджених видів, динаміку чисельності, сучасний стан популяцій та біотопну приуроченість інтродукованих хижих ссавців у межах основних річкових басейнів регіону. Сучасне поширення *Neogale vison* тісно пов'язане з розгалуженою системою річкових мереж і станом кормової бази, насамперед у долинах великих і середніх річок. Натомість *Nyctereutes procyonoides*, характеризується значно вищою екологічною пластичністю, що проявляється у здатності використовувати як природні, так і антропогенно трансформовані біотопи та слабкій залежності від наявності водних об'єктів. Обидва види швидко опанували різноманітні типи біотопів, зокрема лісостепові, степові, трансформовані ландшафти, та сформували стабільні популяції в басейнах Сіверського Дінця, Дніпра, Десни та їхніх притоків. Встановлено, що досліджені інтродуковані види на сучасному етапі мають ознаки сталої натуралізації та є постійними компонентами фауни лівобережної України. Вони демонструють різні особливості поширення: *N. vison* залишається тісно пов'язаним із водно-болотними комплексами, тоді як *N. procyonoides* є всеїдним опортуністом, здатним заселяти значно ширший спектр біотопів. Обидва види потенційно чинять помітний вплив на місцеві екосистеми: *N. vison* конкурує з аборигенними напівводяними хижаками, тоді як *N. procyonoides* може виступати переносником сказу та здійснювати тиск на місцеву наземну фауну. Отримані результати підтверджують необхідність подальшого моніторингу чисельності та просторової структури популяцій інтродукованих хижих ссавців, оскільки їх поширення є важливим чинником трансформації біотичних угруповань і має індикаційне значення для оцінки стану екосистем та ступеню їх трансформації.

Ключові слова: інтродуковані види, хижі ссавці, поширення, натуралізація, лівобережна Україна.

Introduction

Alien mammal species are the focus of modern zoological and ecological research due to their impact on community structure, the dynamics of native populations, and ecosystem functioning [Kolar & Lodge 2001; Bonesi 2004; Pyšek *et al*. 2020]. In the first half of the 20th century, significant changes occurred in the mammal fauna of Ukraine, largely driven by the introduction of fur-bearing mammals [Sokur 1961; Zagorodniuk 2001; Sakhno 2015].

Predatory introduced species, primarily the American mink (*Neogale vison* Schreber 1777) and the raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides* Gray 1834), exert a decisive influence on the composition of the regional fauna. These species actively colonise transformed landscapes and river basins and substantially affect local ecosystems and biodiversity, which underscores the need for coordinated monitoring and invasion risk assessment [Vada *et al*. 2023].

Despite numerous studies on the distribution of these species in Europe and Ukraine [Kauhala 2009; Novytskyi *et al*. 2017; Schley *et al*. 2021], regional analyses in Left-bank Ukraine remain fragmented. The specific natural conditions, hydrographic network, and anthropogenically transformed landscapes of the region create prerequisites for the naturalisation of both species; however, these patterns remain insufficiently studied. Given the impact of the studied mammal species on native fauna and ecosystem structure, investigating their current dispersal is necessary for zoogeographical analysis and for substantiating conservation decisions.

The aim of this article is to summarise data from open sources on the spatial distribution of *Neogale vison* and *Nyctereutes procyonoides* in Left-bank Ukraine and to identify key features of their current range.

Materials and Methods

The study utilised diverse sources on the distribution of *Neogale vison* and *Nyctereutes procyonoides* in the Left-bank regions of Ukraine, including open online observation databases (GBIF), scientific publications, official statistics—form 2-TP (hunting), surveys of specialists and hunters, data from natural history forums, and regional reviews of zoological collections.

The spatial structuring of the material was carried out at administrative (oblasts and raions), river-basin (Dnipro, Desna, Sula, Psel, Vorskla, Siversky Donets, etc.), and landscape-geographical levels (riparian-aquatic, forest, open natural, agricultural, and anthropogenically transformed habitats). Left-bank Ukraine was defined as the territories on the left bank of the Dnipro River, its left tributaries, and adjacent areas, which administratively cover Chernihiv, Sumy, Kharkiv, Poltava, Luhansk, and Donetsk oblasts, and the Autonomous Republic of Crimea, as well as the Left-bank parts of Kyiv, Cherkasy, Dnipropetrovsk, Zaporizhzhia, and Kherson oblasts.

For the analysis, cartographic modelling, spatial grouping, and assessment of temporal dynamics were applied, along with a comparative analysis of the two species to identify common and distinct distribution trends. Data were used on 70 records of *N. vison* and 102 records of *N. procyonoides*. For mapping species distributions, data from GBIF were used:

for *N. vison* (*Neogale* Gray, 1865 in GBIF Secretariat (2023). GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset https://doi.org/10.15468/39omei accessed via GBIF.org on 20251214),

for *N. procyonoides* (*Nyctereutes procyonoides* (Gray, 1834) in GBIF Secretariat (2023). GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset https://doi.org/10.15468/39omei accessed via GBIF.org on 20251214).

Additionally, records from open sources were considered, including publications on social networks (Facebook—FB, YouTube—YT), personal communications, and data from zoological collections (collection abbreviations are used, e.g., ZMLU—Zoological Museum of Taras Shevchenko Luhansk National University) [Zagorodniuk & Shydlovskyy 2014]. Data on such records are presented as lists within the text of the article. A number of records were obtained from the Facebook group Animal World of Ukraine ('Tvarynnyi svit Ukrainy').

In connection with the 2020 administrative-territorial reform and the consolidation of raions, the administrative affiliation of localities in the lists of records is given according to the current raion division, with the name of the former raion (prior to the amalgamation) indicated in parentheses, within the territory of which the respective record was made.

As a result, a consolidated database of *N. vison* and *N. procyonoides* records was created, which served as the basis for further analysis of their regional distribution. All data used were verified according to several criteria: reliability of the information source, observer expertise, species identification, location accuracy, repeatability, and the presence of photographic or video documentation.

Results

The study focused on the formation of the current range, spatial population structure, and temporal dynamics of abundance of two introduced carnivorans—*Neogale vison* and *Nyctereutes procyonoides*—in the Left-bank regions of Ukraine. The analysis accounted for the history of introduction, data recording specifics, and regional distribution differences.

Historical background

The American mink (*Neogale vison*) appeared in the fauna of Ukraine as a result of fur farming and escapes from farms after the 1950s, which led to the formation of wild populations. In the 1960s, the species was recorded in Chernihiv Oblast, and by the 1980s—in the Kyiv and Kremenchuk reservoirs [Panov 2002]. The source population in Belarus is numerous and exhibits high morphological variability [Savarin 2023].

In the 1950s, populations also formed in the Siversky Donets basin in the northern Donetsk Oblast due to farm escapes [Panov 2002]. Following the start of breeding at the Nyzhniodniprovsk farm in 1969, a stable population also emerged in the southern Dnipro region; from 1968 to 1987, the

American mink was regularly recorded in Skadovsk Raion (territory of the former Hola Prystan Raion) of Kherson Oblast, and in 2008—in Melitopol Raion (territory of the former Yakymivka Raion) of Zaporizhzhia Oblast [Volokh 2016].

The probable presence of populations in Dnipropetrovsk Oblast is linked to the activities of the Lychkivskyi farm, while large farms operated until 2014 in Poltava, Kharkiv, and Donetsk oblasts as well [Volokh 2016]. Thus, the current distribution of *N. vison* in the study area is determined by multiple farm escapes followed by natural dispersal.

The raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*), a canid mammal, was introduced to Ukraine beginning in 1928, when it was first released in Poltava Oblast. More intensive introduction efforts occurred in 1935–1936, when the species was released into the eastern regions of Ukraine (Luhansk, Donetsk, Zaporizhzhia, and Kharkiv oblasts) as well as Kyiv Oblast. Introduction efforts continued until the 1960s in the remaining oblasts of the study area [Kolosov & Lavrov 1968]. At the beginning of World War II, releases of animals from farms into the wild in connection with the advancing front line played an important role in shaping the distribution of *N. procyonoides* in Ukraine [Korneev 1954]. By the 1960s, Kyiv, Chernihiv, Sumy, Kharkiv, Poltava, and Cherkasy oblasts had become the main areas for hunting *N. procyonoides* [Sokur 1961].

Hunting statistics and data from open sources often indicate that the raccoon dog is neither numerous nor widely distributed in mountainous areas. However, literature sources report possible penetration of the species into the Crimean Mountains. For instance, between 1980 and 2004, three *N. procyonoides* were harvested in the Sevastopol area, confirming the species' presence in the mountainous regions of Crimea [Volokh 2014], based on oral communication from the hunting expert S. Samokhin. The success of this introduced species is attributed to its adaptability, high reproductive potential, omnivory, and multiple introductions [Kauhala & Kowalczyk 2011].

Thus, the formation of contemporary populations of the studied species in Ukraine resulted from multiple farm escapes in the case of *N. vison*, and purposeful 'game fauna enrichment' programmes in the case of *N. procyonoides*. Their subsequent dispersal was determined by a combination of anthropogenic factors and natural processes.

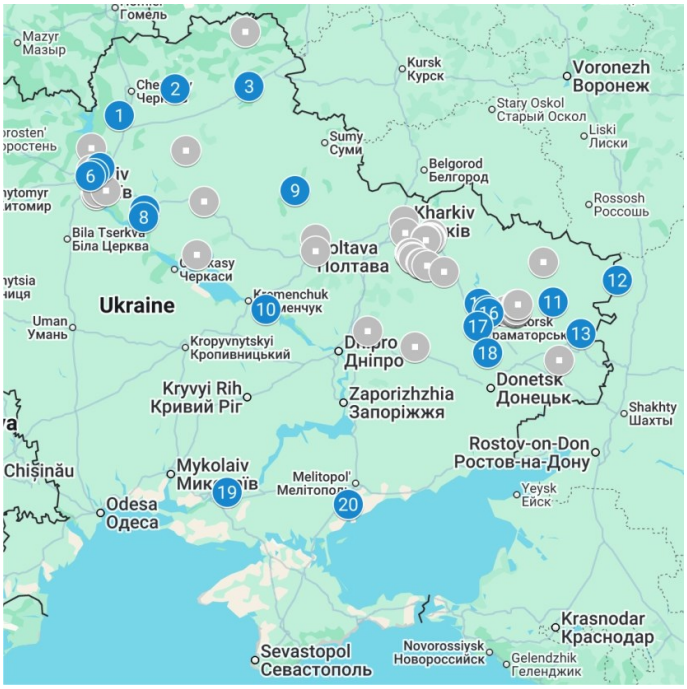
Spatial structure of the range

The analysis of the spatial structure of the studied species' ranges is based on hunting statistics, literature, and open databases, allowing identification of current distribution patterns in Left-bank Ukraine. Hunting statistics suggest that *Neogale vison* is absent from most southern districts, which is inaccurate. The species is now distributed throughout the region; in particular, *N. vison* occurs in the wetlands of the Dnipro, Oril, and Samara rivers [Volokh 2022], and is relatively numerous in Cherkasy Oblast due to regular escapes from a large fur farm[1].

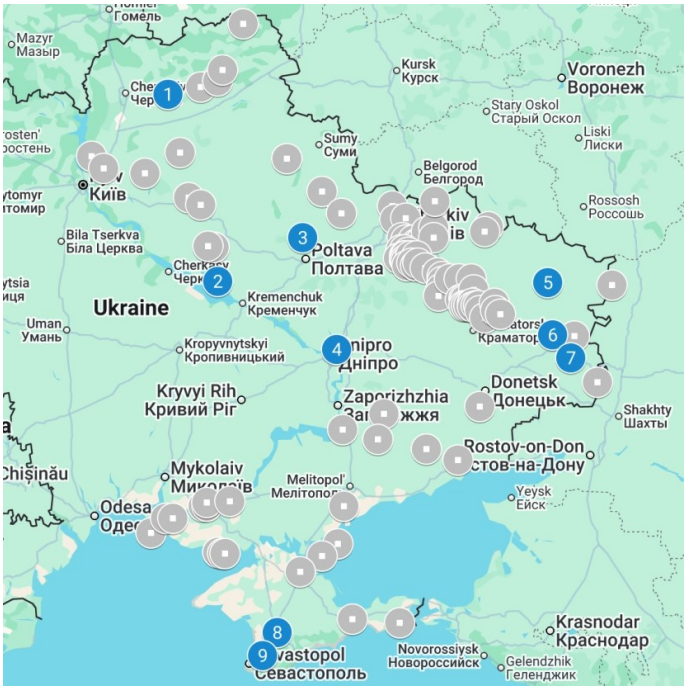
Data on *N. vison* records obtained from open sources indicate its presence across most of Ukraine, including the northern oblasts (Fig. 1). Literature sources confirm that by the late 20th–early 21st centuries, the species was recorded in the southern part of the region, notably in Kherson and Zaporizhzhia oblasts [Volokh 2004]. Although in the early 2000s the species was not reported for Dnipropetrovsk Oblast [Bulakhov & Pakhomov 2006], over the last two decades *N. vison* has spread throughout the Left-bank regions of Ukraine, without reaching the Crimean Peninsula. At the same time, media reports indicate the operation of fur farms breeding *N. vison* in the Ichkinska community of Feodosia Raion. Cases of escapes of individuals kept as pets by local residents have also been reported. Taken together, these facts indicate a high likelihood of the formation of wild populations in the Crimea—if not at present, then in the near future.

Since 1972, the species has been recorded in most tributaries of the Dnipro in the area of the Kremenchuk Reservoir [Volokh & Rozhenko 2011]. From 1985 onwards, *N. vison* has also been recorded in hunting grounds of Poltava Oblast, particularly in the area of the Dykanka Regional Landscape Park, as a result of escapes from one of the fur farms (hunter data).

[1] Data on the population status of the studied mammal species in part of the region are presented in the PhD thesis by N. Ruzhilenko titled '*Modern state of the predatory mammals populations of the Middle Dnipro*', 2010.



a



b

Fig. 1. Distribution of the studied species: (*a*) *Neogale vison*, (*b*) *Nyctereutes procyonoides*. The symbols indicate: records based on GBIF data (grey symbols) and records based on other sources (blue symbols with numbers corresponding to those in the lists of records).

Рис. 1. Поширення досліджених видів: (*a*) *Neogale vison*, (*b*) *Nyctereutes procyonoides*. Значками позначено: знахідки за даними GBIF (сірі значки) та знахідки за даними інших джерел (сині значки з номерами відповідними до номерів у переліках знахідок).

The American mink utilises riparian-aquatic habitats within anthropogenically transformed river valleys, reflecting its ecological plasticity in modified landscapes. This is further supported by observations in Luhansk Oblast, where most collection specimens and sightings concern reservoirs, large fish farms, and anthropogenically modified water bodies.

Below are data on the localities of *N. vison* based on open sources:

Chernihiv Oblast: • (1) Chernihiv Raion (former Kozelets Raion), outskirts of Nadynivka village, confluence of the Nadynivska Starukha River and the Desna River, 51.215586, 31.044309, 26.08.2017 (FB: 'Animal World of Ukraine' group, O. Lazarenko); • (2) Koriukivka Raion (former Mena Raion), 51.517942, 32.047227, 2021 (specimen from the collection of NNHM-z, No. 8664, leg. D. Lazariev).

Sumy Oblast: • (3) Konotop Raion, Lake Svydnia, 51.547535, 33.402245, 26.09.2021 (FB: 'Animal World of Ukraine' group, A. Kovtun).

Kyiv Oblast: • (4) Brovary Raion, outskirts of Pukhivka village, Desna River, 50.627256, 30.685077, 2015 (FB: 'Wildlife of Ukraine' group, O. Lazarenko); • (5) Brovary Raion, Desna River, 50.559689, 30.577450, 19.08.2023 (FB: 'Wildlife of Ukraine' group, S. Romanenko); • (6) Kyiv, Obolon District, Sobache Hyrlo Bay, 50.528780, 30.521459, 10.02.2023 (FB: 'Wildlife of Ukraine' group, K. Erfolh); • (7) Brovary Raion, Trubizh River, 50.134440, 31.506338, 12.2022 (FB: 'Wildlife of Ukraine' group, T. Derevianko); • (8) Brovary Raion, bypass canal in Pereiaslav City, 50.048048, 31.492790, 22.03.2021 (FB: 'Wildlife of Ukraine' group, T. Derevianko).

Poltava Oblast: • (9) Myrhorod Raion (former Hadiiach Raion), pond between Vepryk and Martynivka villages, animal caught in a trap, 50.358219, 34.235699, 12.1989 and 1997 [Lazariev *et al*. 2024]; • (10) Kremenchuk Raion, Keleberda village, visual observation, 48.961600, 33.708880, 2020–2021 [Lazariev *et al*. 2024].

Luhansk Oblast: • (11) Shchastia Raion (former Novoaidar Raion), Spivakivka village, Aidar River, 49.052504; 38.913369, 10.01.2013 (FB: 'Wildlife of Ukraine' group, V. Holovanov); • (12) Starobilsk Raion (former Milove Raion), branch of the Luhansk Nature Reserve 'Striltsivsky Steppe', Cherepakha River, 49.307623, 40.085317, 5.09.2019 (author's observation); • (13) Shchastia Raion, Stanytsia Luhanska settlement, Lake Hlyboke, 48.678177, 39.428038, 08.05.2021 (FB: 'Wildlife of Ukraine' group, V. Holovko).

Donetsk Oblast: • (14) Kramatorsk Raion, Sviatohirsk City, Siversky Donets River, 49.035881, 37.577538, 2020 (FB: 'Wildlife of Ukraine' group, E. Prokhorin); • (15) Lyman Raion, Shchurove village, Siversky Donets River, 48.955227, 37.719344, 2020 (FB: 'Wildlife of Ukraine' group, E. Prokhorin); • (16) Kramatorsk Raion, Brusino railway station, floodplain lakes of the Siversky Donets River, 48.928882, 37.754416, 2020 (FB: 'Wildlife of Ukraine' group, E. Prokhorin); • (17) Kramatorsk Raion, Kazennyi Torets River, 48.765753; 37.560586, 31.08.2020 (FB: 'Wildlife of Ukraine' group, E. Prokhorin); • (18) Kleban-Byk Regional Landscape Park, det. I. Zagorodniuk, 48.441061, 37.733401, 18.02.2020 (YT: 'Kleban-Byk Regional Landscape Park' channel).

Kherson Oblast: • (19) Kherson Raion (former Oleshky Raion), between Kozachi Laheri and Krynky villages, Dnipro River, 12.10.2013 [Volokh 2016].

Zaporizhzhia Oblast: • (20) Melitopol Raion, road between Mala Ternivka and Kosykh villages, two juveniles found dead on the road, 09.2008 [Volokh 2016].

Nyctereutes procyonoides is distributed throughout all oblasts of Left-bank Ukraine. Calculations based on hunting statistics indicate that the highest abundance and density values (individuals/km²) are recorded in Chernihiv, Sumy, Kharkiv, and Poltava oblasts, while medium values are characteristic of the central, southern, and eastern regions (Fig. 1). However, the species remains scarce in mountainous areas and adjacent districts, despite the fact that animal releases were carried out in these regions in the 1950s [Kolosov & Lavrov 1968].

As of 2013, *N. procyonoides* was being introduced into the territory of the Crimea, where eight individuals were released. It has been suggested that mountainous landscapes may act as a barrier to the spread of the raccoon dog, as dispersal may be influenced by climatic factors (snow depth, duration of snow cover, winter precipitation, and mean annual temperature) [Duscher & Nopp-Mayr 2017]. However, as noted earlier, there are records of individuals of this species being harvested near Sevastopol, which may indicate either the penetration of the species into mountainous areas [Volokh 2014], or alternative pathways of animal arrival (introduction) into the region.

Based on the above data, the key factor is not so much species detection (or the number of such records), but rather the degree of establishment of alien animals in the area [Gómez-Suárez *et al*. 2025]. To assess establishment levels within individual districts and biotopes, we analysed their use of different habitat types. Records were grouped into the following biotope categories: riparian–aquatic, forest, open natural, agricultural landscapes, and anthropogenically transformed territories. The percentage composition of records for each species is presented below (Fig. 2), reflecting ecological affinity and spatial distribution structure.

Most *N. procyonoides* records shown on the map are based on GBIF data; however, it is advisable to supplement these with records from areas where GBIF data are insufficient to represent the species' continuous range. Additional records are provided in the list below:

Chernihiv Oblast: • (1) Koriukivka Raion (former Mena Raion), 51.481850, 32.033507, 05.2021, skull in a hunter's collection (hunter's data).

Poltava Oblast: • (2) Kremenchuk Reservoir, 49.329644, 32.939690, 2005 [Ruzhilenko 2005]; • (3) Dykanka Forestry and Hunting Enterprise, 49.837812, 34.485358, 02.2025 (hunters' data).

Dnipropetrovsk Oblast: • (4) Dnipro City, Industrialnyi District, the animal was observed within the city, on Yaskrava Street, 48.513481, 35.080874, 25.12.2024 (media data: dnepr.info).

Luhansk Oblast: • (5) Starobilsk Raion, outskirts of Starobilsk City, 49.310137, 38.919095, 2012 (local residents' data); • (6) Alchevsk Raion (former Slovianoserbsk Raion), 20.10.2012 and 28.10.2013, two skulls in the collection of ZMLU

[Lazariev & Filipenko 2023]; • (7) Luhansk Raion (former Lutuhyne Raion), outskirts of Luhansk Airport, 48.408802, 39.340647, 10.2012 and 20.03.2013, two skulls in the collection of ZMLU [Lazariev & Filipenko 2023].

Autonomous Republic of Crimea: • (8) Simferopol Raion, two individuals entered private agricultural land in one of the villages of Simferopol Raion, the animals were captured and transferred to the petting zoo of the Simferopol Children's Zoo, 05.02.2014 (according to the 'Ukraina' TV channel); • (9) Near Sevastopol City, 1980–2004, three individuals of the studied species were taken [Volokh 2014, citing an oral communication by game expert S. Samokhin].

The limited distribution of the raccoon dog in the south-western part of the Crimean Peninsula, particularly near Sevastopol, is likely caused by a combination of unfavourable landscape and climatic factors: mountainous-plateau relief, arid climate, lack of permanent watercourses and floodplain habitats, as well as low representation of dense shrub–reed associations necessary for shelter and reproduction of the species.

Based on an analysis of known *Nyctereutes procyonoides* record localities, the species is characterised by a wide range of utilised habitats (Fig. 2*b*). The largest proportion of records occurs in riparian–aquatic habitats (33.33 %) and forest habitats (27.45%), indicating the predominant role of floodplain and forest ecosystems in the spatial structure of the species' distribution.

The distribution of *Neogale vison* records by habitat type (Fig. 2*a*) demonstrates a clear preference for riparian–aquatic ecosystems within the spatial structure of the species' occurrence. Most records are associated with riparian–aquatic habitats (72.86%), and a similar habitat distribution is characteristic of other European regions, where almost two-thirds of records are linked to watercourses or riparian habitats [Galanaki & Kominos 2021]. The remaining records in Left-bank Ukraine occur in other habitats, with forest habitats accounting for 18.57%, records in open natural habitats—2.86%, agrolandscapes—1.43%, and anthropogenically transformed habitats—4.29%. This distribution indicates the species' narrow ecological specialisation and close association with aquatic ecosystems.

Data analysis showed that the American mink more frequently uses areas along riverbanks and lakes with dense shrub vegetation and rocky shelters. It is also predominantly found in landscapes with a high density of medium-sized rivers, reflecting its need for vegetation cover and access to water and food resources, as previously described for southern Europe [Bakaloudis *et al*. 2024]. A similar pattern is observed in Left-bank Ukraine, where approximately 70% of records are associated with shrub-covered and rocky riverbanks.

Riparian–aquatic habitats indeed play a significant role in the distribution of this species. Studies from other regions of Europe particularly confirm the dispersal of the raccoon dog along large river systems [Popova *et al*. 2017], as well as its active use of wetland habitats in search of food [Pagh 2025]. A considerable proportion of habitat-type records also correspond to open natural habitats (23.53%). Additionally, the raccoon dog frequently penetrates transformed habitats (9.80 %) and agrolandscapes (5.88%).

This distribution of raccoon dog records by habitat type reflects the species' high ecological plasticity and its ability to utilise human-altered landscapes. Such evidence indicates further expansion and population increase, posing challenges for nature conservation [Schally *et al*. 2024].

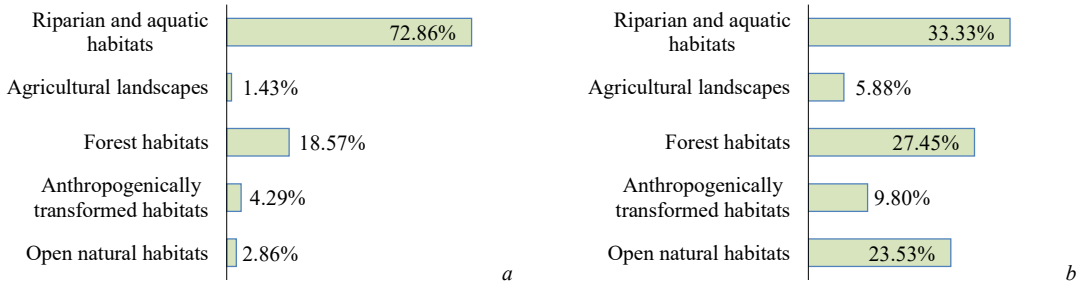


Fig. 2. Distribution of records of the studied species among the main habitat types (percentages): (*a*) *Neogale vison*, (*b*) *Nyctereutes procyonoides*.

Рис. 2. Розподіл знахідок досліджених видів за основними типами біотопів (у відсотках): (*a*) *Neogale vison*, (*b*) *Nyctereutes procyonoides*.

Although most records of the raccoon dog in Ukraine are from natural landscapes, it is noteworthy that the species periodically enters anthropogenically modified areas. Similar behaviour was observed in a study of the species in Shanghai, where spatial distribution modelling showed that the animal actively uses urbanised and human-altered environments [Diao *et al*. 2022]. Such incursions into human settlements increase the likelihood of human–animal contacts, which may have implications for safety and disease transmission.

Thus, the spatial structure of the ranges of *N. vison* and *N. procyonoides* in Left-bank Ukraine differs markedly: the former is characterised by continuous distribution along wetland systems and narrow habitat specificity, whereas the latter exhibits an almost continuous regional range, high ecological plasticity, and the ability to efficiently exploit a variety of natural and anthropogenically transformed landscapes.

Temporal dynamics

The dynamics of abundance and distribution of the studied species were analysed on the basis of official hunting statistics, published literature, and the author's own observations, which made it possible to trace the main stages in the formation and transformation of their populations in Left-bank Ukraine.

Official hunting statistics do not cover all administrative regions where *Neogale vison* populations actually exist. Population data calculated by the author based on form 2-TP (hunting) reports for 2021 are available for Kyiv, Chernihiv, Kharkiv, Donetsk, Luhansk, and Poltava oblasts. For the remaining oblasts, data are either not provided or the population is recorded as 'zero' throughout the observation period.

According to the State Statistics Service of Ukraine, until 2011, the two mink species—the native *M. lutreola* and the introduced *N. vison*—were recorded as a single species under the common name 'free-living mink' ('norka vilna') [Zagorodniuk & Kharchuk 2020]. Given that by that time the introduced species had displaced *M. lutreola* from many areas or the native species' numbers had significantly declined, it can be concluded that the majority of animals recorded under the 'free-living mink' category belonged to *N. vison*.

The rate of *N. vison* expansion proved to be lower than that of several other alien species whose spread occurred through deliberate releases into the wild. A combination of publications [Panov 2002; Volokh & Rozhenko 2011; etc.] and data on the acquisition of 'minks' in museum collections indicate an extremely low abundance of *Mustela lutreola*, confirming the dominance of *N. vison* in the so-called 'free-living mink' category at least since the early 1990s. Previous reviews of alien species distribution showed that expansion continues, at least in the eastern regions [Lazariev 2023].

Since 2011, *N. vison* has been recorded separately from the European mink, but the population dynamics of the 'free-living mink' prior to 2011 and the current dynamics of *N. vison* indicate a stable trend of increasing abundance (Fig. 4*a*). Among the few confirmed records of *M. lutreola* in recent decades are registrations in the early 2000s within the Black Sea Biosphere Reserve [Selyunina 2017], and in Luhansk Oblast, Derkul river region [Melezhyk 2015].

As in other regions of Ukraine, population dynamics of *Nyctereutes procyonoides* exhibit a wave-like pattern with a moderate amplitude of fluctuations occurring in 5–10-year cycles. During the period 1982–2012, a gradual increase in the species' abundance was recorded.

According to historical data, in 1966 the population size of *N. procyonoides* in Ukraine reached 13 700 individuals, of which 7515 occurred in Left-bank Ukraine[2]. At the same time, during the 1950s–1970s, annual harvest levels may have reached up to 7000 individuals [Sokur 1961], which had resulted in a substantial decline in abundance by the 1980s [Yevtushevsky 1985]. Subsequent population growth coincided with a decline in demand for fur, creating favourable conditions for population recovery.

[2] Data from the dissertation abstract by Y. Krainev, 'Game animals of Ukraine, ways of their protection and rational use'. Abstract of a Candidate of Biological Sciences dissertation, 1971.

The main population centres of *N. procyonoides* formed in several stages: a north-eastern centre was established in 1935–1941, encompassing Kyiv, Chernihiv, and Kharkiv oblasts, while the southern centre was reinforced in 1948–1953, particularly through the introduction of the species in northern Crimea. By 1949, *N. procyonoides* had colonised river systems and coastal areas of the Sea of Azov region [Woloch & Roženko 2007], and the main directions of introduction and subsequent spread are shown in Fig. 3 [Kolosov & Lavrov 1968].

Analysis of data for the period 1982–2021 [Yevtushevsky 1985; 2-TP (hunting) data] confirms the wave-like dynamics of *Nyctereutes procyonoides* abundance, with peaks occurring every 5–10 years (Fig. 4*b*), a general increase during the 1990s, and subsequent stabilisation throughout the 2000s. In the following decades, no significant fluctuations in the species' abundance were recorded. The positive population trend of *N. procyonoides* is likely associated with its low dietary requirements and its particular position within the guild with *Vulpes vulpes*, *Canis lupus*, and *Canis aureus*, where the latter two species exhibit low levels of distribution and abundance. At the same time, natural conditions and food availability in southern Ukraine are more favourable for *N. procyonoides* compared to the species' native range [Woloch & Roženko 2007].

As noted above, literature data indicate that *Neogale vison* is distributed throughout Left-bank Ukraine [Volokh 2016]. At the same time, there is no confirmed evidence of wild populations of this species in the Crimea. In contrast, *Nyctereutes procyonoides* records have been documented in most raions within the study region; however, analysis of habitat preferences and mapping data indicate that, while individuals of this species favour riparian and forested habitats, they are considerably less common in open landscapes, particularly in dry steppe habitats and semi-deserts (Kherson Oblast, Autonomous Republic of Crimea), as evidenced by the low number of records and reduced abundance in areas dominated by such landscapes.

In summary, both studied species have long established stable, self-sustaining populations in Left-bank Ukraine. The current distribution of *N. vison* is primarily the result of multiple escapes from fur farms and secondary populations, whereas the dynamics of *N. procyonoides* reflect the outcomes of intentional introductions, wave-like fluctuations in abundance, and subsequent population stabilisation. Taken together, these data indicate different mechanisms of range formation and the current status of both introduced species in the region.

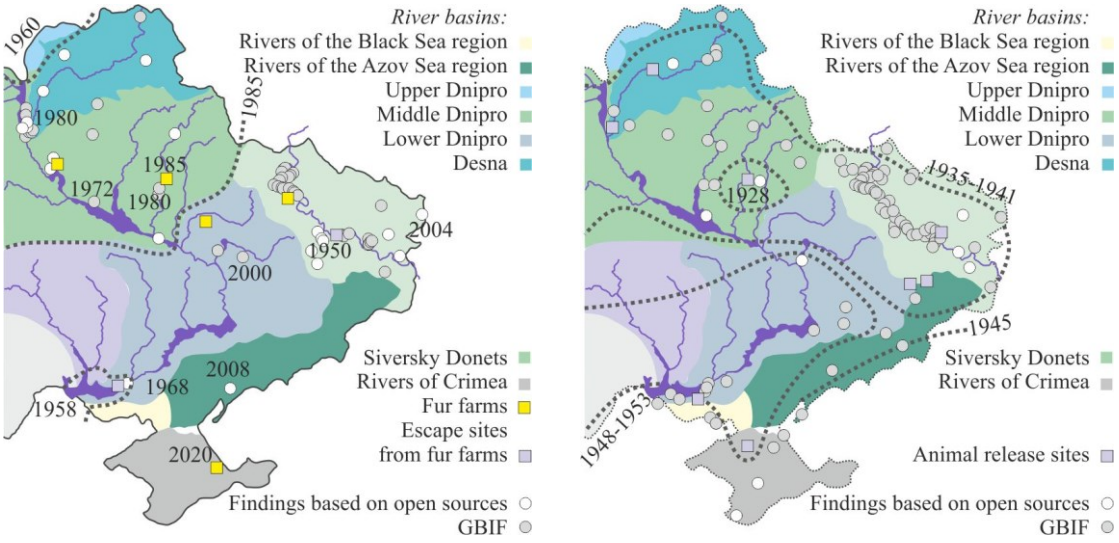
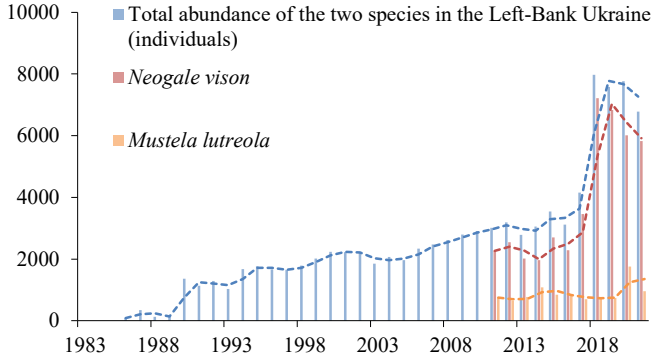
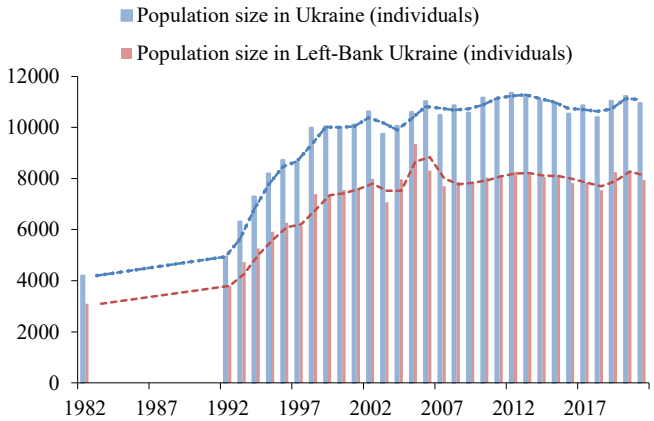


Fig. 3. Temporal dynamics of the distribution of the studied species with consideration of watershed boundaries and major river basins of the region: *Neogale vison* (left), *Nyctereutes procyonoides* (right).

Рис. 3. Динаміка поширення досліджених видів у часі з врахуванням вододілів та основних річкових басейнів регіону: *Neogale vison* (ліворуч), *Nyctereutes procyonoides* (праворуч).



a



b

Fig. 4. Population dynamics of the studied species based on hunting statistics: *Neogale vison* (*a*), *Nyctereutes procyonoides* (*b*).

Рис. 4. Динаміка чисельності досліджених видів за даними мисливської статистики: *Neogale vison* (*a*), *Nyctereutes procyonoides* (*b*).

Discussion

Both studied species entered the fauna of Left-bank Ukraine either through escapes, as in the case of *Neogale vison*, or through deliberate releases from farms, as in the case of *Nyctereutes procyonoides*, and subsequently expanded their ranges independently. For *N. vison*, the key factor driving its spread has been escapes from fur farms combined with the species' high ecological plasticity, which allows it to colonise anthropogenically transformed riparian wetland ecosystems. In addition, the observed rate of range expansion in the 2000s–2010s indicates the species' ability to actively colonise new territories even within transformed landscapes.

The raccoon dog uses a wide range of habitats (forested, open natural, agricultural landscapes, and partly anthropogenic areas), whereas *N. vison* is predominantly associated with riparian environments. These differences reflect distinct landscape-use strategies: *N. vison* exhibits narrow specialisation, ensuring efficient exploitation of resources in river valleys, whereas *N. procyonoides* is characterised by a generalist ability to adapt to diverse food resources and shelter conditions.

Temporal population dynamics reflect different mechanisms of population formation and stabilisation. *N. vison* is characterised by a gradual but stable increase in abundance in many regions, indicating effective colonisation of new wetland territories and secondary foci following escapes from farms. At the same time, *N. procyonoides* demonstrates wave-like population dynamics with periodic peaks every 5–10 years, likely driven by fluctuations in food availability, climatic factors, and the impact of hunting activity. The overall increase in abundance of this species observed in the 1990s–2000s is associated with a decline in fur demand, which led to reduced harvesting pressure and created favourable conditions for population recovery.

From an ecological perspective, *N. vison* exerts competitive pressure on native species, particularly the European mink (*Mustela lutreola*), potentially causing local displacement, population declines, and impacts on waterfowl assemblages in wetland habitats. In turn, *N. procyonoides*, through

its penetration into anthropogenic landscapes and urban ecosystems, potentially increases the risk of human contact and disease transmission, posing a significant epidemiological threat.

The projected dynamics for both studied species suggest stabilisation of abundance under the persistence of current anthropogenic and natural conditions; however, local fluctuations may occur due to climate change, habitat transformations, and interactions with native fauna.

Thus, the current status of *N. vison* and *N. procyonoides* in Left-bank Ukraine reflects a combination of historical anthropogenic interventions, natural expansion processes, and species-specific ecological strategies. The results of this study underscore the importance of monitoring alien species, especially those that may affect local fauna or create epidemiological risks, as well as the need to assess the long-term consequences of their integration into regional ecosystems.

Conclusions

The American mink demonstrates a close association with riverine and riparian–aquatic ecosystems and spreads predominantly along water corridors with rocky banks or banks covered with herbaceous and woody vegetation that provide shelter, whereas the raccoon dog forms an almost continuous range across a variety of habitats, showing a preference for riparian–aquatic biotopes, including both natural and anthropogenically transformed environments.

Analysis of the habitat distribution of animal records confirmed the narrow ecological specialisation of *N. vison* in riparian–aquatic habitats and the high ecological plasticity of *N. procyonoides*, which ensures its ability to effectively colonise diverse landscapes.

For *N. vison*, no confirmed natural populations are known from Crimea; however, the presence of large fur farms and private keeping, with documented cases of escapes, indicates the possible formation of wild populations in the near future.

Although *N. procyonoides* is distributed across all regions, the species avoids dry steppe and semi-desert areas, as evidenced by low abundance or the absence of records in such habitats in Autonomous Republic of Crimea and the Kherson Oblast.

Acknowledgements

The author expresses sincere gratitude to colleagues and respondents who shared their observations or published them in open sources, as well as to the two anonymous reviewers for their comments and recommendations aimed at improving the manuscript.

Declarations

Funding. This study was carried out within the framework of the planned state-funded research projects of the National Museum of Natural History: 'Scientific collection holdings and the exhibition of natural history museums as a source for studying the formation, developmental history, and changes in biotic diversity under the conditions of war in Ukraine' and 'Faunal changes and ecomorphological adaptations in model groups of vertebrate and invertebrate animals of Ukraine and certain other territories of Eurasia.'

Conflict of interests. The author has no conflicts of interest relevant to the content of the article.

Handing of materials. The study was conducted in compliance with the requirements of the current legislation of Ukraine regarding work with live and collection material.

References

Bakaloudis, D. E., C. T. Thoma, K. N. Makridou, [et al.]. 2024. Occupancy dynamics of free ranging American mink (Neogale vison) in Greece. *Scientific Reports,* **14**: 9973. CrossRef

Bonesi, L., D. W. Macdonald. 2004. Impact of released Eurasian otters on a population of American mink: a test using an experimental approach. Oikos, **106**: 9–18. CrossRef

Bulakhov, V. L., A. E. Pakhomov. 2006. *Biological Diversity of Ukraine. The Dnipropetrovsk region. Mammals (Mammalia)*. Dnipropetrovsk Univ. Press, Dnipro, 1–356. [Ukrainian]

Diao, Y., Q. Zhao, Y. Weng, [et al.]. 2022. Predicting current and future species distribution of the raccoon dog (Nyctereutes procyonoides) in Shanghai, China. *Landscape and Urban Planning*, **228**: 104581. CrossRef

Drygala, F., H. Zoller, N. Stier, M. Roth. 2010. Dispersal of the raccoon dog Nyctereutes procyonoides into a newly invaded area in Central Europe. *Wildlife Biology*, **16** (2): 150–161. CrossRef

Duscher, T., U. Nopp-Mayr. 2017. Species distribution modeling for the invasive raccoon dog (Nyctereutes procyonoides) in Austria and first range predictions for alpine environments. *Archives of Biological Sciences*, **69**: 9. CrossRef

Galanaki, A., T. Kominos. 2021. The distribution of American

mink (Neovison vison) in Greece. *Mammalia*, **86** (1): 57–65. CrossRef

Gómez Suárez, M., P. Laeseke, H. Seebens. 2025. A global dataset of native and alien distributions of alien species. *Scientific Data*, **12** (1): 1914. CrossRef

Kauhala, K. 2009. Raccoon dog Nyctereutes procyonoides. *CABI Compendium*, 136–142. CrossRef

Kauhala, K., R. Kowalczyk. 2011. Invasion of the raccoon dog Nyctereutes procyonoides in Europe: History of colonization, features behind its success, and threats to native fauna. *Current Zoology*, **57** (5): 584–598. CrossRef

Kolar, C. S., D. M. Lodge. 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology & Evolution*, **16** (4): 199–204. CrossRef

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

Korneev, O. P. 1954. Raccoon dog in Ukraine (results of acclimatization efforts). *Acta musei zoologici (Kyiv University),* No. 4: 13–72. [Russian]

Lazariev, D. 2023. Alien mammal species in floodplain habitats of the Siversky Donets basin (Ukraine). *Theriologia Ukrainica*, **25**: 15–33. CrossRef

Lazariev, D., S. Filipenko. 2023. Alien mammal species in the collection of the Zoological Museum of Luhansk Taras Shevchenko National University. *Visnyk of Lviv University Biological series*, **90**: 61–69. [Ukrainian] CrossRef

Lazariev, D., S. Litvinenko, V. Kyz, E. Ulyura, G. Yevtushenko. 2024. The fauna of carnivorans of the family Mustelidae in Poltava region, Ukraine: history and current status. *Scientific Bulletin of Uzhhorod University. Series Biology*, **56**: 24–33. [Ukrainian] CrossRef

Melezhyk, O. 2015. Rare species of medium-sized mammals of the Derkul river region (Luhansk Oblast) and the state of their populations. *Novitates Theriologicae*, **9**: 154–159. [Ukrainian]

Novytskyi, V., K. Maievskyi, S. Hryshchenko. 2017. Raccoon dog (Nyctereutes procyonoides): ecological aspects of species existence in the Ukrainian Forest-steppe. *Sustainable Use of Natural Resources*, **4**: 70–74. CrossRef

Pagh, S., N., de Jonge, S. K. Østergaard, [et al.]. 2025. Diet of raccoon dogs (Nyctereutes procyonoides) in Danish wetlands with focus on ground-nesting birds and amphibians. *European Journal of Wildlife Research*, **71**: 14. CrossRef

Panov, G. 2002. Dynamics of ranges and of abundances of semi-water fur-bearing mammals in Ukraine during second part of the 20th century. *Visnyk of Lviv University. Biology Series*, **30**: 119–132. [Ukrainian]

Popova, E., D. Zlatanova. 2017. The invasive raccoon dog (Nyctereutes procyonoides Gray) — an update of its distribution on the Balkans. *Transylvanian Review of Systematical and Ecological Research*, **19** (2): 77–82. CrossRef

Pyšek, P., P. E. Hulme, D. Simberloff, [et al.]. 2020. Scientists' warning on invasive alien species. *Biological Reviews*, **95** (6), 1511–1534. CrossRef

Ruzhilenko, N. 2005. Experience of the quantitative account of a raccoon dog (Nyctereutes procyonoides Gray) in conditions floodplain of the Dnipro. *Scientific Bulletin of Uzhhorod University. Series Biology,* **17**: 169–172. [Ukrainian]

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

Savarin, A. 2023. Craniological features of the American mink in south-eastern Belarus. *Theriologia Ukrainica*, **26**: 87–95. CrossRef

Schally, G., H. Bijl, B. Kashyap. 2024. Analysis of the raccoon (Procyon lotor) and common raccoon dog (Nyctereutes procyonoides) spatiotemporal changes based on hunting bag data in Hungary. *Diversity*, **16** (9): 532. CrossRef

Schley, L., M. Jacobs, T. De Sousa, J. Hatlauf. 2021. First record of the raccoon dog Nyctereutes procyonoides (Gray, 1834) in Luxembourg. *Belgian Journal of Zoology*, **151**: 57–61. CrossRef

Selyunina, Z. V. 2017. Review of the family Mustelidae in the region of the Black Sea Biosphere Reserve. *Proceedings of the Theriological School*, **15**: 49–57. [Ukrainian] CrossRef

Sokur, I. 1961. *Historical changes and exploitation of the mammal fauna of Ukraine*. Publishing of the Academy of Sciences of the Ukrainian SSR, Kyiv, 1–84. [Ukrainian]

Vada, R., S. Illanas, P. Acevedo, [et al.]. 2023. Feral American mink Neogale vison continues to expand its European range: Time to harmonise population monitoring and coordinate control. *Mammal Review*, **53** (3): 158–176. CrossRef

Volokh, A. M. 2004. Distribution and amount of the European mink (Mustela lutreola L., 1766) in Ukraine. *Visnyk of Lviv University. Biological series*, **38**: 118–128. [Ukrainian]

Volokh, A. M. 2014. *Mammals Hunted in Steppe Ukraine. Book 1*. FLP Grin D. S., Kherson, 1–412. [Russian]

Volokh, A. M. 2016. *Mammals Hunted in Steppe Ukraine. Book 2*. FLP Grin D. S., Kherson, 1–572. [Russian]

Volokh, A. M. 2022. *Determination of Age of Game Mammals. Scientific and Methodological Guide*. Oldi plus, Odesa, 1–374. [Ukrainian]

Volokh, A., N. Rozhenko. 2011. Dynamics of the range and population of the European Mink (Mustela lutreola L., 1761) in Ukraine. *Beiträge zur Jagd und Wildforschung*, **36**: 425–435.

Woloch, A., N. Roženko. 2007. Die Aklimatisation des Marderhundes in der Südukraine. *Beiträge zur Jagd- & Wildforschung*, **32**: 409–422.

Yevtushevsky, N. N. 1985. Resources and use of game animals of Ukraine. *In:* Dezhkin, V. (ed.). *Resources of Game Animals and Commercial Hunting Management and Forecast of Their Use: collection of articles*, Moskva, 24–28. [Russian]

Zagorodniuk, I. 2001. Composition and historical changes of carnivore fauna of Ukraine. *Novitates Theriologicae*, **4**: 14–17. [Ukrainian]

Zagorodniuk, I. 2006. Adventive mammal fauna of Ukraine and a significance of invasions in historical changes of fauna and communities. *Proceedings of Theriological School*, **8**: 18–47. [Ukrainian]

Zagorodniuk, I., I. Dykyy. 2012. Game mammal fauna of Ukraine: Species list and vernacular names. *Visnyk of Lviv University. Biological series*, **58**: 21–44. [Ukrainian]

Zagorodniuk, I., I. Shydlovskyy. 2014. Acronyms for zoological collections of Ukraine. *In:* Zagorodniuk, I. (ed.). *Zoological Collections and Museums: Collection of articles*. NMNH, Kyiv, 33–43. [Ukrainian]

Zagorodniuk, I., S. Kharchuk. 2020. List of mammals of Ukraine 2020: additions and clarifications. *Theriologia Ukrainica*, **20**: 10–28. [Ukrainian] CrossRef

Theriologia Ukrainica, **30**: 55–66 (2025)
p-ISSN 2616-7379 • e-ISSN 2617-1120
DOI: 10.53452/TU3007

UNVEILING THE ECOLOGICAL DRIVERS OF THE GREAT JERBOA'S RANGE: A SPECIES DISTRIBUTION MODEL WITH IMPLICATIONS FOR PLAGUE RISK

Sergiy Mezhzherin[1], Volodymyr Tytar[1], Hanna Rashevska[2], Alina Potopa[2]

Key words

Allactaga major, species distribution modelling (SDM), ecological niche, phenological synchrony, zoonotic risk

doi

http://doi.org/10.53452/TU3007

Article info

submitted 04.12.2025
revised 20.12.2025
published 30.12.2025

Language

English, Ukrainian summary

Affiliations

[1]I. I. Schmalhausen Institute of Zoology, NAS of Ukraine (Kyiv, Ukraine); [2]Kryvyi Rih State Pedagogical University (Kryvyi Rih, Ukraine)

Correspondence

Dr. Volodymyr Tytar;
I. I. Schmalhausen Institute of Zoology, NAS of Ukraine, 15 Bohdan Khmelnytsky Street, Kyiv, 01054 Ukraine;
Email: vtytar@gmail.com;
orcid: 0000-0002-0864-2548

Abstract

The great jerboa (*Allactaga major*), a keystone rodent of Eurasian deserts and steppes, is of dual conservation and epidemiological concern, being Near Threatened and a natural reservoir of plague. To understand the fundamental drivers of its distribution and identify potential plague reservoir zones, we developed a robust Species Distribution Model (SDM) using a comprehensive set of climatic, soil, and vegetation variables across its Eurasian range. Occurrence data were refined and modelled using the Maxent algorithm within the 'flexsdm' framework, with model interpretation advanced via SHAP (SHapley Additive exPlanations) values. Our model accurately predicted the species' known range from Eastern Europe to Central Asia. SHAP analysis revealed that climate, rather than soil or vegetation biomass, acts as the primary, range-defining filter. The three most influential predictors were Precipitation of the Driest Week (Bio14), Temperature Annual Range (Bio07), and Minimum Temperature of the Coldest Week (Bio06), defining thresholds for aridity tolerance, continentality, and hibernation survival, respectively. Notably, the highest-ranked variable, Bio14, which coincides with the late-winter (February–March) period preceding hibernation emergence, revealed a finely tuned ecological mechanism. The SHAP dependence plot showed a distinct non-linear optimum, where suitability peaks at approximately 6 mm of precipitation. This window likely represents the essential cue for germinating the annual ephemerals that form the critical post-hibernation food pulse, a link supported by a strong correlation (r = 0.68) between this precipitation and April vegetation greenness (NDVI). This shifts the understanding of the species' distribution from one of simple physiological tolerance to obligate ecological synchrony. Consequently, areas of high predicted suitability, particularly in southern and eastern Kazakhstan (e.g. Zhambyl, Turkistan, and Almaty oblasts), delineate a continuous ecological corridor representing potential enzootic plague reservoir zones. Our SDM thus transcends a predictive map to diagnose the core abiotic constraints and a key trophic bottleneck defining the species' niche, providing a vital evidence base for both targeted conservation strategies and proactive, risk-based public health surveillance in endemic plague regions.

Cite as

Mezhzherin, S., V. Tytar, H. Rashevska, A. Potopa. 2025. Unveiling the ecological drivers of the great jerboa's range: a species distribution model with implications for plague risk. *Theriologia Ukrainica*, **30**: 55–66. [In English, with Ukrainian summary]

Висвітлення екологічних факторів формування ареалу тушкана великого: модель поширення виду та її значення для оцінки ризиків чуми»

Сергій Межжерін, Володимир Титар, Ганна Рашевська, Аліна Потопа

Резюме. Тушкан великий (*Allactaga major*), ключовий гризун євразійських пустель і степів, має подвійне значення — як з точки зору охорони природи, так і епідеміології. Для розуміння основних чинників його поширення ми розробили за допомогою алгоритму Maxent у рамках програми 'flexsdm' модель поширення виду (SDM), використовуючи набір кліматичних, ґрунтових та рослинних змінних у межах його євразійського ареалу. Інтерпретацію моделі проводили за допомогою значень SHAP (SHapley Additive exPlanations). Модель досить точно описала відомий ареал виду у межах від Східної Європи до Центральної Азії. Аналіз SHAP показав, що клімат, а не ґрунт чи рослинна біомаса, є основним фактором, що визначає ареалу. Головними предикторами виявилися: кількість опадів найпосушливішого тижня, річний діапазон температур та мінімальна температура найхолоднішого тижня, що визначають пороги толерантності до аридності, континентальності та виживання під час сплячки, відповідно. Особливо варто відзначити перший, який у часі збігається з кінцем зими перед виходом тварин зі сплячки. Графік залежності SHAP показав виразний нелінійний оптимум, де придатність середовища за цим предиктором досягає піку приблизно при 6 мм. Це вікно, імовірно, є ключовим сигналом для проростання однорічних ефемерів, які формують критичний харчовий імпульс для тварин після сплячки. Цей зв'язок демонструється значною кореляцією (r = 0,68) між опадами найпосушливішого тижня року та вегетаційною активністю (NDVI) у квітні. Це поглиблює розуміння факторів, що формують поширення виду: крім суто фізіологічної толерантності до навколишніх умов до обов'язкової екологічної синхронізації. Отже, райони з високою передбачуваною придатністю, особливо в південному та східному Казахстані (зокрема, Жамбильська, Туркестанська та Алматинська обл.), окреслюють суцільний екологічний коридор, що представляє потенційні зони ензоотичних осередків чуми. Таким чином, створена SDM — це не лише прогностична карта, а інструмент для діагностики основних абіотичних обмежень та ключового трофічного «вузького місця», що визначає нішу виду. Вона забезпечує життєво важливу доказову базу як для цілеспрямованих стратегій охорони, так і для проактивного ризик-орієнтованого нагляду за громадським здоров'ям в ендемічних по чумі регіонах.

Ключові слова: *Allactaga major*, моделювання поширення видів (SDM), екологічна ніша, фенологічна синхронія, зоонозний ризик.

Introduction

The great jerboa (*Allactaga major*), a charismatic and ecologically significant rodent, inhabits the arid and semi-arid regions of Central Asia and Eastern Europe. The species is native to the steppes and northern deserts of eastern Ukraine and European Russia, through Kazakhstan and northern Uzbekistan to eastern Siberia and western Xinjiang. Its typical habitat is sparse grassland, sloping areas in ravines, road verges and field edges. It is also present in a range of arid and semi-arid habitats, particularly those with some succulent plant growth [Tsytsulina *et al.* 2016].

As one of the largest jerboa species, it is distinguished by its powerful hind limbs for saltatory locomotion, elongated ears, and a long tail ending in a distinctive black-and-white tuft. These morphological adaptations are quintessential for survival in open landscapes such as deserts, semi-deserts, and dry steppes, where resources are patchy and environmental pressures are extreme. Despite its remarkable adaptations, *A. major* faces growing threats from habitat fragmentation and climate change, leading to a classification of Near Threatened on the IUCN Red List and highlighting the urgent need for a deeper understanding of its distributional ecology.

A species' geographic distribution is fundamentally shaped by the interplay of its physiological tolerances and the prevailing environmental conditions [Baselga *et al.* 2012; Bozinovic & Naya 2015]. For species inhabiting extreme environments, climatic variables such as temperature, precipitation, and aridity are often the primary determinants of survival and reproduction, effectively acting as ultimate filters on their potential range [Kindlmann *et al.* 2025].

Species distribution models (SDMs) provide a powerful correlative framework to quantify these relationships by linking known species occurrence records with environmental data to predict the likelihood of suitable habitat across a landscape [Elith & Leathwick 2009; Peterson *et al.* 2011; Rathore & Sharma 2023]. When built upon climatic predictors, these models not only delineate a species' potential contemporary range but also offer critical insights into the fundamental niche—the set of conditions under which a species can persist in the absence of biotic interactions [Hutchinson 1957].

In the context of *A. major*, whose life history is so intimately tied to the challenges of aridity, a climate-based SDM is particularly well-suited. The species' burrowing behaviour, which provides refuge from diurnal heat and winter cold, its diet primarily composed of plant material and seeds, and its water-conserving physiology all suggest that specific climatic thresholds govern its presence. Key factors likely include the temperature regime during its active season, the depth and duration of winter snow cover (which affects both insulation and food accessibility), and the amount and seasonality of precipitation that drives primary productivity. By modelling these relationships, we can move beyond a simple map of occurrence points to a mechanistic understanding of the environmental factors that define the species' home range at a macroecological scale. By projecting these models onto future climate scenarios, we can forecast range shifts, contractions, or expansions, providing critical data for pre-emptive conservation strategies. This study aims to construct a robust SDM for A. major to accurately model its contemporary home range and elucidate the key climatic factors that are the primary determinants of its distribution.

Beyond its value for conservation, understanding the distribution of A. major is crucial due to its significant ecological role. In general, burrowing rodents in arid and semi-arid environments are considered ecosystem engineers due to their activities that modify soil structure and create 'fertile islands' [Mallen-Cooper *et al.* 2019]. These rodents are also highly responsive to climate change and human disturbance, making them valuable environmental indicators in ecosystems where they thrive [Dale & Beyeler 2001]. As a predominantly granivorous and herbivorous species, the greater jerboa influences plant community composition and seed dispersal. Its extensive burrowing activity aerates the soil, enhances water infiltration, and modifies the physical environment, creating microhabitats for other organisms. Furthermore, as an abundant prey item, it forms a critical trophic link for a variety of predators, including foxes, mustelids, and birds of prey (for instance, [Jánossy & Schmidt 1970; Nedyalkov *et al.* 2014]). This position within the food web underscores its importance in maintaining the structural and functional integrity of its ecosystem.

Perhaps of more immediate concern is the role of *A. major* in the epidemiology of zoonotic diseases, most notably plague, caused by the bacterium *Yersinia pestis*. Jerboas, alongside with other wild rodents, are known natural reservoirs for plague in its endemic foci [Rametov *et al.* 2023]. Their burrow systems provide an ideal environment for flea vectors, which act as the primary transmission agents. Epizootics, or outbreaks of the disease within animal populations, can lead to human cases when humans encroach upon these foci or come into contact with infected fleas or tissues. Consequently, the predicted distribution of *A. major* from an SDM can be directly overlain with known plague risk maps. Identifying areas of high climatic suitability for the jerboa can help pinpoint potential zones of sustained zoonotic transmission, thereby informing surveillance efforts and public health initiatives to mitigate the risk of spillover to human populations.

Therefore, the primary objectives of this study are twofold. First, we aim to develop a robust SDM for the jerboa species using global climate data to accurately predict its current potential distribution. Second, we seek to identify and rank the relative importance of key climatic variables in limiting the species' range, thereby elucidating the core environmental drivers of its distribution. The resulting model will serve as a vital tool for conservation planning and identifying potential habitats for future surveys. It also can contribute to a proactive framework for zoonotic disease risk assessment and establishing a baseline for assessing the future impacts of climate change on this unique and vulnerable species. This research underscores the value of SDMs not merely as cartographic exercises, but as essential instruments for unravelling the ecological narratives that shape the species' niche [Soberón & Nakamura 2009; Soberón & Arroyo-Peña 2017].

Materials and Methods

Distributional Data

We obtained presence records for *A. major* through personal systematic field surveys conducted in Ukraine, from existing literature data, and from public databases: the Global Biodiversity Information Facility (URL) and the Ukrainian Biodiversity Information Network (UkrBIN URL). Subsequently we reviewed these datasets by deleting unreliable or ambiguous and excluding those whose geographical location was not precisely defined. The initial dataset compilation contained 628 occurrence points, encompassing locations across Eurasia. In the next step duplicate occurrences were removed by implementing a spatial protocol performed in SAGA GIS using the 'Remove Duplicate Points' module [Conrad *et al.* 2015]. Further, in order to reduce autocorrelation, we adhered to the recommendation implying that data points should be at least 2–3 cells apart (URL). Following Nuñez and Medley [2011], we measured the spatial autocorrelation of occurrences by calculating Moran's I for multiple distance classes using the GeoDa software [Anselin *et al.* 2022]; values < 0.3 were considered acceptable for building meaningful SDMs [Lichstein *et al.* 2002]. Using the 'PointsThinning' module in SAGA GIS, the initial dataset was reduced to 583 record points. The longitude and latitude coordinates (WGS84 datum) of the sample records were stored in an Excel database and converted into CSV format for the establishment of the SDM models.

Modelling approach

The 'flexsdm' R (v. 3.3.3) modelling package [Velazco *et al.* 2022] was applied for projecting the potential geographic distribution of great jerboa across Eurasia. Spatial block partitioning was used to generate pseudo-absence and background points. Filtering the occurrence data was used to reduce sample bias by randomly removing points where they were dense (oversampling) in the environmental and geographical spaces. The 'flexsdm' package offers a wide range of modeling options. Here, we tested out Maximum Entropy (Maxent) [Phillips *et al.* 2006]. This is one of the most popular SDM modelling methods. Maxent can construct simple to highly complex, nonlinear species–environment relationships using various transformations of variables termed features and represented by a number of feature classes (FC) of which we tested linear, quadratic, product and hinge. To reduce overfitting, Maxent uses a regularization procedure to balance model fit with complexity, by penalising models based on the magnitude of their coefficients. Tuned models were built using regularization multiplier values ranging from 0 to 4 with increments of 0.5 and all possible FC combinations.

The model's predictive accuracy was measured using the widely recognised AUC statistic. AUC scores range from 0 to 1, with values closer to 1 reflecting strong discriminatory power in distinguishing habitat suitability [Fielding & Bell 1997] and the true skill statistic (TSS) where the value of >0.4 is considered good, with the range of 0.4–0.8 indicating 'good' performance; a score of >0.8 is considered excellent [Allouche *et al.* 2006; Zhang *et al.* 2015]. But whereas AUC remains a controversial criterion [Lobo 2008], for greater confidence we employed the continuous Boyce index, CBI [Boyce *et al.* 2002], one of the most reliable presence-only evaluation metrics, and also provided by the 'flexsdm' package. It is continuous and varies between −1 and +1. Positive values indicate a model that presents predictions that are consistent with the distribution of presences in the evaluation dataset, values close to zero mean that the model is not different from a random model [Hirzel *et al.* 2006].

Maps of habitat suitability in the GeoTIFF format were processed and visualised in SAGA GIS. Statistical data was analysed using the PAST software package [Hammer *et al.* 2001] and the R environment (https://www.r-project.org).

Environmental variables

Environmental variables focusing primarily on aspects of climate and soil were prepared to summarise important potential drivers of the jerboa's ecological niche. Climate is one of the most

influential environmental factors shaping species distributions. This is particularly true in dry regions, where precipitation and temperature directly determine vegetation growth and water availability, and consequently exert indirect effects on food resources and habitat conditions for rodents [Elith & Leathwick 2009]. Derivatives of temperature, precipitation, solar radiation and soil moisture index were obtained from the CliMond archive [Kriticos *et al.* 2012]; http://www.climond.org. The CliMond dataset contains gridded historical climate data used at a 10′ resolution.

Physical and chemical properties of soil (edaphic variation) can play an important role in predicting plant species occurrences [Liu *et al.* 2019; Shabani *et al.* 2025] and thus may indirectly influence jerboa distribution. In addition, it is recommended to incorporate abiotic factors (for example, soil covariates) into predictive frameworks of species responses to build a more accurate picture of its potential home range [Houlahan *et al.* 2016]. Therefore, we incorporated soil explanatory variables in our model from the SoilGrids database (version 2.0; https://soilgrids.org); [Poggio *et al.* 2021]. Initially these were downloaded at a 250 m resolution but resampled for this analysis to match the climatic input layers.

Our initial rationale identifies climate and soil as primary indirect drivers of the jerboa's distribution, although vegetation largely acts as the crucial proximate factor that translates those abiotic conditions into actual suitable or non-suitable habitat. On that account we considered to include such vegetation-related covariates as net primary productivity (NPP) (downloaded from the Socioeconomic Data and Applications Center (SEDAC), http://sedac.ciesin.columbia.edu/es/hanpp.html) and greenness based on the normalised difference vegetation index (NDVI) (downloaded from the EDIT Geoplatform, [Lobo 2007]; URL). The first one directly measures the base of the food web, correlates with overall ecosystem productivity and thus potential food and resource abundance available for the animals [Rodal *et al.* 2025]. The second one is a direct measure of vegetation vigour and cover, has proven extremely useful in predicting herbivore and non-herbivore distribution; previously thought to be most useful in temperate environments, the utility of this satellite-derived index has been demonstrated even in sparsely vegetated areas [Pettorelli *et al.* 2011].

Above these, in order to link the climate data to the ecological reality experienced by the jerboa and its food sources, we decided to employ growing degree days (GDD), one of the key metrics for understanding temperature-plant interactions and fundamental tool that quantifies thermal energy accumulation for predicting the timing of various plant development stages [Baskerville & Emin 1969; Hatfield & Prueger 2015]. GDD is considered crucial for defining the growing season in temperate and arid systems, determines plant growth periods and thus the timing of food availability [Boutin & Lane 2014]. Gridded GDD was downloaded from the Center for Sustainability and the Global Environment site, https://sage.nelson.wisc.edu/).

To ensure consistency across datasets, all considered environmental variables were standardised to a 10′ resolution.

Conditioning factors

Commonly used approaches recommend removing correlated predictor variables before modeling to avoid multicollinearity, which is considered to affect model projections [Zhao *et al.* 2022]. There are several statistical packages offering functions that reduce collinearity in predictors.

In one case we carried out a stepwise selection of environmental variables by calculating the variance inflation factor (VIF) using the library usdm in R [Naimi *et al.* 2014]. VIF values higher than 10 are considered to lead to problematic levels of multi-collinearity [Craney & Surles 2002], therefore factors with VIF values that exceeded 10 were not used in the model.

In the second case we ignored removing correlated predictor variables because the benefits of using all available variables may outweigh the drawbacks of collinearity. Latest research indicates that modeling with correlated climate variables increases accuracy of predictions [Hanberry 2023]. Moreover, complex models such as Maxent take advantage of existing collinearity in finding the best set of parameters [De Marco & Nóbrega 2018].

To further explore the impact of the considered above environmental factors, we employed a SHAP framework from XAI (i.e. eXplainable artificial intelligence) to rank and uncover the most influential drivers [Lundberg *et al.* 2018; Farooq *et al.* 2022]. With a SHAP approach there is no need to consider only uncorrelated environmental drivers [Nikraftar *et al.* 2025]. SHAP (SHapley Additive exPlanations) is a unified framework in explainable artificial intelligence used to interpret the output of any machine learning model by assigning each feature an importance value for a particular prediction. We post-processed the best model results with SHAP by comparing what a model predicts with and without the predictor for all possible combinations of predictors at every single observation. The predictors are then ranked according to their contribution for each observation and averaged across observations. Another useful item are dependence plots. In our case, the R package 'shap-values' (https://github.com/pablo14/; author Pablo Casas) in a modified version was used to perform the SHAP analysis. The application of SHAP for understanding the influence of environmental factors on species distribution has, until today, seen limited exploration, but is now being investigated more widely [e.g. Scavuzzo *et al.* 2022; Song & Estes 2023; Li *et al.* 2025; Buebos-Esteve & Dagamac 2025].

Results and Discussion

Eventually, we considered 46 environmental variables: 35 climate-related, 8 soil covariates, and 3 related to plant biomass. Using this full dataset, we projected the potential geographic distribution of *A. major* across Eurasia (FC hinge, regularisation multiplier 2.0), with means ± standard deviations of AUC and TSS reaching 0.73 ± 0.05 and 0.44 ± 0.06, respectively, and a continuous Boyce index of 0.85±0.19. Also, a selection of environmental variables was carried out by calculating the variance inflation factor (VIF) and factors with VIF values that exceeded 10 were not used in the model. The remaining factors included 8 climate-related, 7 soil covariates, and 2 related to plant biomass.

Repeatedly we projected the potential geographic distribution of *A. major* across Eurasia (FC linear, quadratic, hinge, product, regularisation multiplier 3.0); however, the performance of this particular model was poorer: AUC and TSS reaching only 0.63 ± 0.04 and 0.31 ± 0.03, respectively, and a continuous Boyce index reduced to 0.68 ± 0.32, therefore only the first model accounting for the full set of predictors was taken into further consideration. In general, this model adequately captures the distribution of *A. major* from Ukraine and Kazakhstan through to parts of Xinjiang and Mongolia (Fig. 1).

In order to delineate species suitable and unsuitable habitats, the maximum training sensitivity plus specificity (MaxSS) threshold was used [Bharti *et al.* 2021]. Compared with other thresholds, MaxSS is a promising method for threshold selection when only presence data are available [Liu *et al.* 2013]. Under this threshold the resulting omission rate (OR) will vary but is usually in the 10–20% range. Indeed, the OR of 16.60 ± 0.02% (mean ± SE) can be seen as a sign of good performance [Liu *et al.* 2005], indicating that the used dataset and modelling algorithm effectively simulate *A. major* distribution.

As mentioned above, *A. major* is a concern in the epidemiology of plague, particularly across the arid steppe and desert regions of Central Asia. Within its home range, it serves as a reservoir host, maintaining the bacterium in natural plague foci, where its burrows and flea populations facilitate transmission cycles that pose a risk to humans and other animals. Ukraine, however, is not within the established, natural plague foci associated with the primary reservoir role of *A. major*. Specific rodent communities (primarily ground squirrels *Spermophilus* spp. and voles like *Microtus*) are responsible for maintaining *Yersinia pestis* in Ukraine's steppe regions [Kosminsky & Marinin 1975].

The core distribution of this species' involvement in plague ecology is centred further east in the steppes and deserts of Central Asia (e.g. Kazakhstan). Authors like N. I. Kalabukhov or V. V. Kucheruk explicitly delineate the Volga–Ural, Caspian, and Central Asian foci (with jerboas among the key hosts) from the separate, smaller Black Sea and Azov steppe foci of Ukraine [Kalabukhov 1960; Kucheruk 1965].

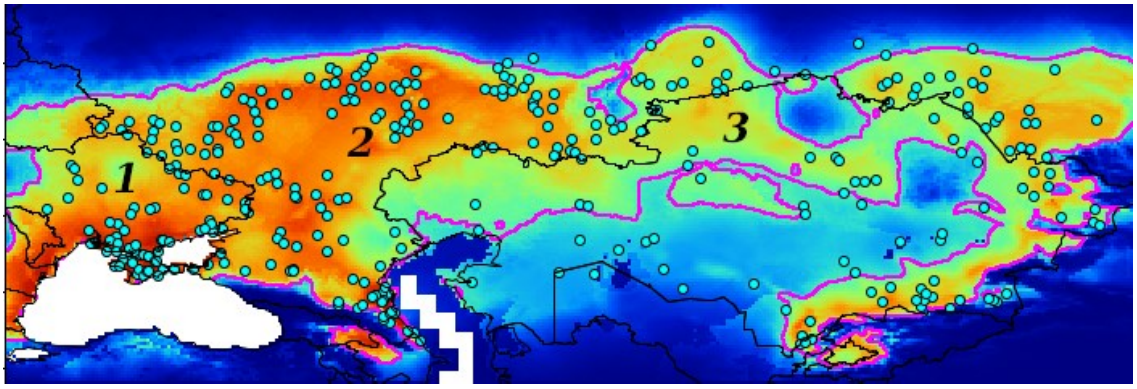


Fig. 1. The model output used to map habitat suitability for *Allactaga major* throughout Eurasia; colours show potential habitat suitability ranging from high (red) to low (blue); blue circles indicate jerboa occurrences (n = 345) filtered by the 'flexsdm' algorithm; the fuchsia-coloured line depicts the maximum training sensitivity plus specificity (MaxSS) threshold (0.44); 1—Ukraine, 2—Russian Federation, 3—Republic of Kazakhstan.

Рис. 1. Результати моделювання на основі яких складена карта придатності середовища для *Allactaga major* на території Євразії; кольори показують потенційну придатність середовища від високої (червоний) до низької (синій); сині кружечки позначають місця знахідок тварин (n=345), відфільтровані алгоритмом 'flexsdm'; фуксієва лінія відображає порогове значення максимальної чутливості навчання плюс специфічність (MaxSS) (0.44); 1 — Україна, 2 — Російська Федерація, 3 — Республіка Казахстан.

In this respect, one of the most extensive natural plague centres, or foci, is located in Central Asia, particularly in Zhambyl Oblast in southern Kazakhstan [Rametov *et al.* 2023]. The cited authors employed a similar methodological approach, using species distribution modelling with the Maxent algorithm, and identified the natural plague foci located in this particular region, notifying from their professional view the high potential risk here of plague outbreak for rural towns and villages. According to our model, in areas of suitable habitat within Zhambyl Oblast the estimated suitability for *A. major* averaged 0.59, maximum 0.77. In continuation of this, our model also points out to other affected regions in Kazakhstan primarily located in the southern, south-eastern, and eastern provinces at times mentioned in previous research reports [Aikimbayev *et al.* 2006; Koshkin *et al.* 2007; Atshabar *et al.* 2015; Abdel *et al.* 2023]. Such key endemic zones include: Turkistan Oblast, formerly South Kazakhstan Oblast (averaged suitability 0.60, maximum 0.80), Almaty Oblast (averaged suitability 0.58, maximum 0.74), Zhetisu Oblast, part of the historical Almaty region (averaged suitability 0.56, maximum 0.74), and Abai Oblast, part of the historical East Kazakhstan region (averaged suitability 0.54, maximum 0.80).

These results reveal a rather consistent pattern, with average suitability values across the identified endemic zones varying by less than 0.06, from 0.54 to 0.60. In epidemiological terms, this homogeneity suggests a continuous, high-risk ecological corridor where plague can be maintained and transmitted enzootically, with minimal geographical barriers to the spread of the bacterium among interconnected jerboa and other rodent populations. The consistency in habitat suitability implies stable and widespread reservoir host availability, which supports persistent plague foci and increases the potential for epizootic events that could spill over to other mammals, including humans. For monitoring and public health strategy, this means that surveillance cannot be geographically limited to a few hotspots; a region-wide, coordinated program across southern and eastern Kazakhstan is essential, as the risk most likely is broadly distributed.

In conclusion, we can state that our model identifies potential plague reservoir zones, as high habitat suitability for *A. major* defines the ecological stage where the plague cycle can be maintained. The final step of human spillover, however, depends on additional actors—such as bridge vectors and hosts [Twigg 1978]—and human behaviour on that stage.

Species distribution modeling serves not only a predictive function but also a diagnostic one, revealing the key environmental relationships that define a species' niche. We employ SHAP (SHapley Additive exPlanations) values to interpret our final models, ranking covariates by their mean

absolute SHAP value as a measure of global importance. At the Eurasian scale, the five most influential predictors from the dataset used for model construction were (in ranked order, Fig. 2): Bio14—Precipitation of driest week (mm) [35.4], Bio07—Temperature annual range (°C) [29.7], Bio06—Minimum temperature of coldest week (°C) [19.6], Bio15—Precipitation seasonality (C of V) [7.9], and Bio12—Annual precipitation (mm) [7.4]. [In square brackets: mean absolute SHAP value × 1000].

As previously noted, our set of predictors consisted of environmental variables related to climate, soil and on the whole to plant biomass; however, climate variables (particularly extremes like Bio14 and Bio07) overwhelmingly dominate the model's top predictors, while soil and biomass variables ranked lower. This most obviously means that climate acts as a first-order, macro-scale filter. For a wide-ranging species like *A. major* climate sets across the vast Eurasian continent the absolute, non-negotiable boundaries of its fundamental niche and top variables exactly reflect this fact. In brief, Bio14 (Driest Week Precipitation) defines the absolute aridity tolerance—the physiological and food-resource bottleneck for survival; Bio07 (Temperature Annual Range) captures continentality where a high range is characteristic of the interior deserts and steppes it inhabits, excluding maritime climates with buffered temperatures; and Bio06 (Minimum Temperature of Coldest Week) defines the cold tolerance limit for hibernation survival. These are 'range-defining' constraints and if these macroclimatic conditions remain unmet, the species cannot persist, regardless of local soil or vegetation conditions.

Focusing deeper into the highest-ranked constraint, Bio14 surprisingly reveals a finely tuned ecological mechanism rather than a simple aridity filter. It should be taken into account that across the jerboa's home range, the driest week of the year typically occurs in February–March just prior to the end of hibernation (April–May), with mean precipitation averaging approximately 5.27 mm during this week period. The model's interpretation via SHAP values shows that the biological response to this climate gradient is not a simple, linear increase (Fig. 3).

Instead, the SHAP dependence plot reveals a distinct non-linear response. SHAP values are predominantly negative when Bio14 falls below a critical threshold of ~2–3 mm (indicating insufficient moisture to initiate the food pulse), rise sharply to peak positive values within the optimal of ~6 mm range, and subsequently plateauing or declining as precipitation exceeds ~6 mm (maybe reflecting detrimental effects of excessive moisture).

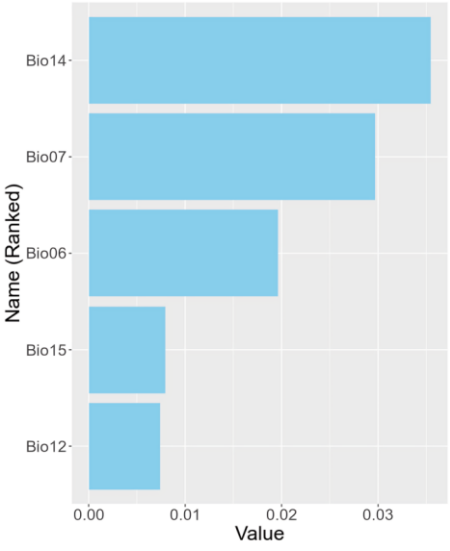


Fig. 2. Absolute summary plot of the complete dataset, where the average absolute value of the SHAP values for each variable is taken in order to obtain a bar chart as a function of the contribution of each variable to the prediction of the model. Top 5 variables are ordered from most (top) to least (bottom) important.
The x-axis represents the SHAP value×1000. The y-axis represents the variables used in the study, which refer to: Bio14—Precipitation of driest week (mm), Bio07—Temperature annual range (°C), Bio06—Minimum temperature of coldest week (°C), Bio15—Precipitation seasonality (C of V), and Bio12—Annual precipitation (mm).

Рис. 2. Зведена діаграма повного набору даних, де береться середнє абсолютне значення SHAP-значень для кожної змінної, щоб отримати стовпчикову діаграму як функцію внеску кожної змінної в прогнозування моделі. Топ-5 змінних упорядковані від найбільш (зверху) до найменш (знизу) важливих.

Вісь X представляє SHAP-значення ×1000. Вісь Y представляє змінні, використані в дослідженні, які відносяться до: Bio14 — опади найпосушливішого тижня (мм), Bio07 — річний діапазон температур (°C), Bio06 — мінімальна температура найхолоднішого тижня (°C), Bio15 — сезонність опадів (коефіцієнт варіації), io12 — річна кількість опадів (мм).

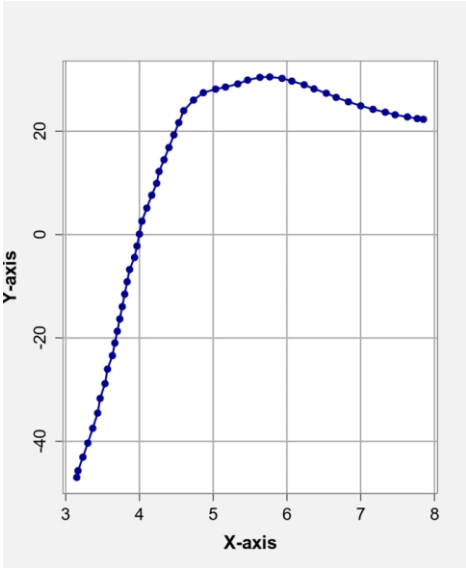


Fig. 3. SHAP Dependence Plot. X-axis: Bio14—Precipitation of Driest Week (mm); Y-axis: SHAP value (impact on habitat suitability).

Рис. 3. Графік залежності SHAP. Вісь X: Bio14 — опади найпосушливішого тижня (мм); Вісь Y: значення SHAP (вплив на показники придатності середовища існування).

The ~6 mm of precipitation in late winter is possibly the essential cue and resource for the germination and initial growth of the annual plants and ephemerals that form the bulk of the jerboa's post-hibernation diet. This mechanistic link is strongly supported by our finding of a significant positive correlation ($r = 0.68$, $p < 0.05$) between precipitation in this driest period and the satellite-derived greenness (NDVI) in April. This small but non-zero moisture window likely initiates plant growth so that fresh, nutrient-rich shoots and seeds are available precisely when jerboas emerge, emaciated and in urgent need of energy for reproduction.

Our finding that habitat suitability for the jerboa depends on precipitation during the late-winter driest week aligns with the established 'pulse-reserve' paradigm in desert ecology [Noy-Meir 1973]. This precipitation pulse subsequently triggers the germination of annual plants, providing the essential food resources required for post-hibernation survival and reproduction, a mechanism documented in other arid-adapted rodent assemblages [e.g. Ernest *et al.* 2000]. In another striking example J.H. Brown and coauthors have demonstrated that population sizes of granivorous rodents are directly driven by winter precipitation, which determines seed production of annual plants; low winter rain leads to a 'seed crash' and population declines [Brown *et al.* 1979]. The variable therefore acts as a climatic proxy for the trophic resource base critical during a key phenological bottleneck.

In conclusion, the dominance of the variable 'Precipitation of the Driest Week' reveals that the jerboa's range is not defined merely by where it can survive, but by where the climate reliably triggers its essential food supply at the most critical annual bottleneck. This shifts the conceptual understanding from one of simple physiological tolerance to a more nuanced ecological synchrony constraint. Consequently, our SDM gains greater power and ecological relevance, as it captures this vital trophic link central to the species' survival strategy.

Conclusions

This study successfully developed a robust Species Distribution Model (SDM) for the great jerboa (*Allactaga major*) across Eurasia, achieving its dual objectives of mapping potential habitat and elucidating the key climatic drivers of its range. The model, built using a comprehensive set of environmental predictors, reliably identified the species' core distribution from the dry steppes of Ukraine to the deserts of Central Asia and Mongolia. The primary outcomes and implications can be summarised as follows:

1. Climate as the Primary Range Determinant: The analysis unequivocally identified climate, rather than soil or vegetation biomass, as the principal first-order filter shaping the continental-scale

distribution of *A. major*. The top predictors—Precipitation of the Driest Week (Bio14), Temperature Annual Range (Bio07), and Minimum Temperature of the Coldest Week (Bio06)—define the non-negotiable macroclimatic thresholds of the species' fundamental niche. These variables represent critical constraints related to aridity tolerance, continentality, and hibernation survival, respectively.

2. Ecological Synchrony Over Simple Tolerance: A key finding was the specific role of Bio14 (Precipitation of the Driest Week). Its importance, coupled with its timing in late winter (February–March), reveals a mechanism more nuanced than simple aridity tolerance. The SHAP dependence plot demonstrated a distinct optimal range (~6 mm), indicating that this modest precipitation pulse acts as a 'critical ecological trigger'. It synchronises the germination of annual plants with the jerboas' post-hibernation emergence, ensuring the availability of essential food resources during a severe energetic bottleneck. This shifts the understanding of the species' distribution from a model of physiological survival to one of obligate ecological synchrony.

3. Implications for Plague Epidemiology: The model's output provides a spatially explicit map of high-probability reservoir habitat for *A. major*. The consistent, high habitat suitability predicted across southern and eastern Kazakhstan delineates a continuous ecological corridor conducive to the maintenance of enzootic plague cycles. This offers a science-based tool for prioritizing surveillance and monitoring efforts in known endemic zones, such as Zhambyl, Turkistan, and Almaty oblasts. While high jerboa suitability defines the stage for plague persistence, the final risk of human spillover remains contingent on additional local factors, including bridge vector dynamics and human activities.

4. Methodological Advance: The application of SHAP (SHapley Additive exPlanations) values proved invaluable for moving beyond prediction to diagnostic ecological insight. This explainable AI (XAI) technique allowed for the clear ranking of variable importance and, crucially, the interpretation of complex, non-linear species-environment relationships, such as the identified optimal precipitation window for Bio14.

In summary, this research demonstrates that a climate-based SDM, interpreted through advanced explanatory frameworks, can transcend cartographic exercise to uncover the core ecological narratives limiting a species' distribution. For the greater jerboa, this narrative is centred on a precise climatic cue that gates annual survival and reproduction. The resulting models serve as vital foundations for both targeted conservation strategies for this Near Threatened species and proactive, risk-based public health planning in regions where it functions as a key plague reservoir. Future work should focus on integrating these suitability maps with data on flea vector distributions and human land use to build comprehensive, dynamic risk assessment systems.

Declarations

Funding. The authors received no financial support for the research, authorship, and/or publication of this article.

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 Ukraine.

References

Abdel, Z., B. Abdeliyev, D. Yessimseit, [et al.]. 2023. Natural foci of plague in Kazakhstan in the space-time continuum. *Comparative Immunology, Microbiology and Infectious Diseases*, **100**: 102025. CrossRef

Aikimbayev, A. M., B. B. Atshabar, S. A. Aubakirov, [et al.]. 2006. *Epidemiologic Potential of Natural Plague Foci in Kazakhstan*. Almaty, 1–153. [Russian]

Allouche, O., A. Tsoar, R. Kadmon. 2006. Assessing the accuracy of species distribution models: Prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *The Journal of Applied Ecology*, **43**: 6, 1223–1232. CrossRef

Anselin, L., X. Li, J. Koschinsky. 2022. GeoDa: from the desktop to an ecosystem for exploring spatial data. *Geographical Analysis*, **54**: 439–466. CrossRef

Atshabar, B. B., L. A. Burdelov, U. A. Izbanova, [et al.]. 2015. Passport of regions of Kazakhstan on especially dangerous infections. *Quarantine and zoonotic infections in Kazakhstan*, **1.31**: 5–177. [Russian]

Baselga, A., J. Lobo, J.-C. Svenning, [et al.]. 2012. Global patterns in the shape of species geographic ranges reveal range determinants. *Journal of Biogeography*, **39**: 760–771. CrossRef

Baskerville, G. L. P. Emin. 1969. Rapid estimation of heat accumulation from maximum and minimum temperatures. *Ecology*, **50**: 514–521. CrossRef

Bharti, D. K., G. D. Edgecombe, K. P. Karanth, [et al.]. 2021. Spatial patterns of phylogenetic diversity and endemism in the Western Ghats, India: A case study using ancient predatory arthropods. *Ecology & Evolution*, **11** (23): 16499–16513. CrossRef

Boutin, S., J. E. Lane. 2014. Climate change and mammals: evolutionary versus plastic responses. *Evolutionary Applications*, **7**: 29-41. CrossRef

Boyce, M. S., P. R. Vernier, S. E. Nielsen, [et al.]. 2002. Evaluating resource selection functions. *Ecological Modelling*, **157** (2–3): 281–300. CrossRef

Bozinovic, F., D. Naya. 2015. Linking physiology, climate, and species distributional ranges. *Integrative Organismal Biology*, 277–290. CrossRef

Brown, J. H., O. J. Reichman, D. Davidson. 1979. Granivory in desert ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **10**: 201–227. CrossRef

Buebos-Esteve, D. E., N. H. A. Dagamac. 2025. Evaluating model-agnostic post-hoc methods in explainable artificial intelligence: augmenting species distribution models. *Biologia futura,* **76** (4): 585–595. CrossRef

Conrad, O., B. Bechtel, M. Bock, [et al.]. 2015. System for Automated Geoscientific Analyses (SAGA) v. 2.1.4. *Geoscientific Model Development*, **8**: 1991–2007. CrossRef

Craney, T. A., J. G. Surles. 2002. Model-dependent variance Inflation factor cutoff values. *Quality Engineering*, **14** (3): 391–403. CrossRef

Dale, V. H., S. C. Beyeler. 2001. Challenges in the development and use of ecological indicators. *Ecological Indicators*, **1:** 3-10. CrossRef

De Marco, P. Júnior, C. C. Nóbrega. 2018. Evaluating collinearity effects on species distribution models: An approach based on virtual species simulation. *PLoS ONE*, **13** (9): e0202403. CrossRef

Elith, J., J.R. Leathwick. 2009. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **40**: 677–697. CrossRef

Ernest, S. M., J. H. Brown, R. R. Parmenter. 2000. Rodents, plants, and precipitation: spatial and temporal dynamics of consumers and resources. *Oikos*, **88** (3): 470–482. CrossRef

Farooq, Z., J. Rocklöv, J. Wallin, [et al.]. 2022. Artificial intelligence to predict West Nile virus outbreaks with eco-climatic drivers. *The Lancet Regional Health — Europe*, **17**: e100370. CrossRef

Fielding, A. H., J. F. Bell. 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation*, **24**: 38–49. 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): art. 4 (1–9). URL

Hatfield, J. L., J. H. Prueger. 2015. Temperature extremes: effect on plant growth and development. *Weather and Climate Extremes*, **10:** 4–10. CrossRef

Hirzel, A. H., G. Le Lay, V. Helfer, [et al.]. 2006. Evaluating the ability of habitat suitability models to predict species presences. *Ecological Modelling*, **199** (2): 142–152. CrossRef

Houlahan, J., S. McKinney, T. Anderson, [et al.]. 2016. The priority of prediction in ecological understanding. *Oikos*, **126** (1): 1–7. CrossRef

Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, **22:** 415–427. CrossRef

Jánossy, D., E. Schmidt. 1970. Die Nahrung des Uhus (*Bubo bubo*). Regionale und erdzeitliche Änderungen. *Bonner zoologische Beiträge*, **21**: 25–31. URL

Kalabukhov, N. I. 1960. Ecology of Rodents and Natural Focality of Plague. *In: Natural Focality and Epidemiology of Particularly Dangerous Infectious Diseases.* Saratov, 85–95. [Russian]

Kindlmann, P., S. Tsiftsis, L. Buchbauerová, [et al.]. 2025. How will environmental conditions affect species distribution and survival in the coming decades—A Review. *Diversity*, **17:** 11, 793. CrossRef

Koshkin, A.V., L.Y. Nekrasova, V. M. Dubyanskiy. 2007. The great jerboa (Allactaga major Kerr, 1792) in the desert foci of plague in Kazakhstan]. *In: Problems of Particularly Dangerous Infections (Saratov)*, **93**: 44–47. [Russian]

Kosminsky, R. B., V. F. Marinin. 1975. Features of the natural plague focus in the North-West Priazov region]. *In: Questions of the Natural Focality of Diseases (Saratov)*, **7**: 182–189. [Russian]

Kucheruk, V. V. 1965. Rodents as inhabitants of open landscapes of the USSR and Their Epidemiological Significance. *In*: *Fauna and Ecology of Rodents (Moscow)*, **9**: 5–88. [Russian]

Li, Q., R. Hou, X. Zhang, [et al.]. 2025. Integrating explainable machine learning to predict the ecological niche distribution of Cytospora chrysosperma in Xinjiang, China. *Forest Ecology and Management*, **595**: 123031. CrossRef

Lichstein, J. W., T. R. Simons, S. A. Shriner, [et al.]. 2002. Spatial autocorrelation and autoregressive models in ecology. *Ecological Monographs*, **72**: 445–463. CrossRef

Liu X.-T., Q. Yuan, J. Ni. 2019. Research advances in modelling plant species distribution in China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, **43** (4): 273–283. URL

Liu, C., M. White, G. Newell. 2013. Selecting thresholds for the prediction of species occurrence with presence-only data. *Journal of Biogeography*, **40** (4): 778–789. CrossRef

Lobo, J. M. 2007. EDIT Geoplatform. URL

Lobo, J. M. 2008. More complex distribution models or more representative data? *Biodiversity Informatics*, **5**: 15–19. CrossRef

Lundberg, S. M., B. Nair, M. S. Vavilala [et al.]. 2018. Explainable machine-learning predictions for the prevention of hypoxaemia during surgery. *Nature Biomedical Engineering*, **2** (10): 749e760. CrossRef

Mallen-Cooper, M., S. Nakagawa, D. J. Eldridge. 2019. Global meta-analysis of soil-disturbing vertebrates reveals strong effects on ecosystem patterns and processes. *Global Ecology and Biogeography*, **28**: 661–679. CrossRef

Naimi, B., N. A. S. Hamm, T. A. Groen, [et al.]. 2014. Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling. *Ecography*, **37** (2): 191–203. CrossRef

Nedyalkov, N., A. Levin, A. Dixon, [et al.]. 2014. Diet of saker falcon (Falco cherrug) and Eastern imperial eagle (Aquila heliaca) from Central Kazakhstan. *Ecologia Balkanica*, **6** (1): 25–30.

Nikraftar, Z., E. Parizi, M. Saber, [et al.]. 2025. An interpretable machine learning framework for unraveling the dynamics of surface soil moisture drivers. *Remote Sensing*, **17** (14): 2505. CrossRef

Noy-Meir, I. 1973. Desert ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **4**: 25–51. CrossRef

Nuñez, M.A., K.A. Medley. 2011. Pine invasions: climate predicts invasion success; something else predicts failure. *Diversity and Distributions*, **17**: 703–713. CrossRef

Peterson, A. T., J. Soberón, R. G. Pearson, [et al.]. 2011. *Ecological Niches and Geographic Distributions.* Princeton University Press, 1–328. CrossRef

Pettorelli, N, S. Ryan, T. Mueller, [et al.]. 2011. The Normal-

ized Difference Vegetation Index (NDVI): unforeseen successes in animal ecology. *Climate Research*, **46**: 15–27. 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

Poggio, L., L. M. de Sousa, N. H. Batjes [et al.]. 2021. SoilGrids 2.0: Producing Soil Information for the Globe with Quantified Spatial Uncertainty. *The Soil*, **7**: 217–240. CrossRef

Rametov, N. M., M. Steiner, N. A. Bizhanova, [et al.]. 2023. Mapping plague risk using Super Species Distribution Models and forecasts for rodents in the Zhambyl region, Kazakhstan. *GeoHealth*, **7**: e2023GH000853. CrossRef

Rathore, M.K., L.K. Sharma. 2023. Efficacy of species distribution models (SDMs) for ecological realms to ascertain biological conservation and practices. *Biodiversity and Conservation*, **32**: 5393053–3087. CrossRef

Rodal, M., S. Luyssaert, M. Balzarolo [et al.]. 2025. A global database of net primary production of terrestrial ecosystems. *Scientific Data*, **12**: 1534. CrossRef

Scavuzzo, C. M., J. M. Scavuzzo, M. N. Campero, [et al.]. 2022. Feature importance: Opening a soil-transmitted helminth machine learning model via SHAP. *Infectious Disease Modelling*, **7** (1): 262–276. CrossRef

Shabani, F., M. Ahmadi, N. Lorestani, [et al.]. 2025. Pedology and plant provenance can improve species distribution predictions of Australian native flora: A calibrated and validated modeling exercise on 5033 species. *Ecology and Evolution*, **24** (15, 6): e71430. CrossRef

Soberón, J, M. Nakamura. 2009. Niches and distributional areas: concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **17** (106, Suppl. 2): 19644–50. CrossRef

Soberón, J., B. Arroyo-Peña. 2017. Are fundamental niches larger than the realized? Testing a 50-year-old prediction by Hutchinson. *PLOS ONE*, **12**: CrossRef

Song, L., L. Estes. 2023. itsdm: Isolation forest-based presence-only species distribution modelling and explanation in r. *Methods in Ecology and Evolution*, **14**: 831–840. CrossRef

Tsytsulina, K., N. Formozov, I. Zagorodnyuk [et al.]. 2016. *Allactaga major* (errata version published in 2017). *The IUCN Red List of Threatened Species 2016*: e.T857A115052919. CrossRef

Twigg, G. I. 1978. The role of rodents in plague dissemination: a worldwide review. *Mammal Review*, **8**: 77–110. CrossRef

Velazco, S. J. E., M. B. Rose, A. F. A. Andrade, [et al.]. 2022. flexsdm: An R package for supporting a comprehensive and flexible species distribution modelling workflow. *Methods in Ecology and Evolution*, **13** (8): 1661–1669. CrossRef

Zhang, L., S. Liu, P. Sun, [et al.]. 2015. Consensus forecasting of species distributions: The effects of niche model performance and niche properties. *PLoS One*, **10** (3): e0120056. CrossRef

Zhao, Z., N. Xiao, M. Shen, [et al.]. 2022. Comparison between optimized MaxEnt and random forest modeling in predicting potential distribution: A case study with *Quasipaa boulengeri* in China. *Science of the Total Environment*, **842**: 156867. CrossRef

Theriologia Ukrainica, **30**: 67–74 (2025)
p-ISSN 2616-7379 • e-ISSN 2617-1120
DOI: 10.53452/TU3008

THE BROWN BEAR (*URSUS ARCTOS*) IN BUKOVYNA (UKRAINE): DISTRIBUTION, HABITATS, DIET, AND MORPHOLOGICAL FEATURES

Anatoliy Volokh [1], Yuri Tkachuk [2]

Key words

brown bear, habitats, diet, poaching, Carpathians.

doi

http://doi.org/10.53452/TU3008

Article info

submitted 01.10.2025
revised 18.12.2025
published 30.12.2025

Language

Ukrainian, English summary

Affiliations

[1] Dmytro Motorny Tavria State Agrotechnological University (Zaporizhzhia, Ukraine); [2] Ukrainian Society of Hunters and Fishers (Chernivtsi, Ukraine)

Correspondence

Anatoliy Volokh; D. Motorny Tavria State Agrotechnological University; 66 Zhukovsky Avenue, Zaporizhzhia, 72310 Ukraine;
Email: volokh50@ukr.net;
orcid: 0000-0003-1291-921X

Abstract

In Bukovyna, the brown bear is constantly present in four forest districts, where it prefers old mountainous, cluttered coniferous and mixed forests. Some individuals cross mountain pastures and are found in old abandoned plum and apple orchards. The long border between Ukraine and Romania (243.7 km), where hunting has been banned for a long time, has had a significant positive impact on the bear population. This has contributed to an increase in numbers and allowed the animals to live undisturbed in the border forests and sometimes even cross the state border. Bears very rarely hibernate—no traces of them were seen during the harsh winter of 1995–1996. During the berry ripening season, bears visit forest glades searching for raspberries, blackberries, and other fruits. They eagerly consume beech nuts and acorns, hunt wild ungulates and attack domestic animals. Among wild mammals, wild pigs dominate the bears' diet (over 80%), with deer and roe deer occasionally appearing. The bears sometimes kill cows and horses, and often feed on honey destroying apiaries. Despite the species being listed in the Red Book of Ukraine, the brown bear population in Chernivtsi Oblast continues to decline. The minimum population was recorded in 1963 (10 individuals), 1975 (16), and 2000 (17), and the maximum in 1990 (32), 1995 (35), and 2025 (36). The main reason for the decline in numbers is poaching, as evidenced by the periodic appearance of skins and bear cubs on the market. The largest brown bear population in Europe is found in the Carpathian Mountains in Romania, with an estimated population of 7500–10 000 individuals. Thanks to this, some individuals cross border fences and end up in various places in Bukovyna. Since the trophy quality of brown bears from the Carpathians is very high, limited trophy hunting has been introduced in Romania since 2016 to optimise their population. The trophy qualities of the skulls of four male brown bears from Bukovyna available to the authors were considered, three of which meet the requirements for obtaining gold medals according to the Madrid system. The bear population in Chernivtsi Oblast remains highly dependent on the rejuvenation of forests in the process of commercial logging and the abundance of wild boars.

Cite as

Volokh, A., Y. Tkachuk. 2025. The brown bear (*Ursus arctos*) in Bukovyna (Ukraine): distribution, habitats, diet, and morphological features. *Theriologia Ukrainica*, **30**: 67–74. [In Ukrainian, with English summary]

Ведмідь бурий (*Ursus arctos*) на Буковині (Україна): поширення, біотопи, живлення, морфологічні особливості

Анатолій Волох, Юрій Ткачук

Резюме. На Буковині ведмідь бурий постійно перебуває у чотирьох лісгоспах, де віддає перевагу старим гірським захаращеним листяним, хвойним та змішаним лісам. Окремі особини під час руху пересікають полонини і трапляються у кинутих сливових та яблуневих садах. Значний позитивний вплив на поголів'я ведмедя створює велика довжина кордону між Україною та Румунією (243,7 км), де тривалий час було відсутнє полювання. Це сприяло зростанню чисельності і дало змогу тваринам безперешкодно мешкати у прикордонних лісах, а іноді й проникати через державний кордон. Ведмеді дуже рідко вдаються до зимової сплячки – їх слідів не бачили під час суворої зими 1995–1996 рр. В період дозрівання ягід ведмеді відвідують лісові галявини, де шукають малину, ожину та інші рослини. Вони охоче споживають букові горішки та жолуді, добувають диких ратичних та нападають на свійських тварин. Серед диких ссавців у раціоні ведмедів домінують дикі свині (понад 80 %), іноді трапляються олені та сарни. Хижаки іноді вбивають корів та коней, а також часто живляться медом, руйнуючи пасіки. Попри занесення виду до Червоної книги України, чисельність ведмедя у Чернівецькій обл. продовжує скорочуватися. Її мінімальна величина відмічена в 1963 (10 екз.), 1975 (16) і 2000 (17) роках, а максимальна — в 1990 (32), 1995 (35) і 2025 (36). Основною причиною зменшення чисельності є браконьєрство, про що свідчить періодична поява на ринках шкір і ведмежат. Найбільшим в Європі є угруповання бурого ведмедя на території Карпат у Румунії, чисельність якого оцінюють у ~7500–10 000 особин. Завдяки цьому деякі особини долають прикордонні загорожі і потрапляють у різні місця Буковини. Оскільки трофейні якості ведмедя бурого з Карпат є дуже високими, у Румунії для оптимізації його чисельності з 2016 р. запроваджене обмежене трофейне полювання. Розглянуто трофейні якості доступних для авторів черепів від чотирьох самців ведмедя бурого з Буковини, три з яких відповідають вимогам до здобуття золотих медалей за Мадридською системою. Угруповання ведмедя у Чернівецькій обл. залишається дуже залежним від омолодження лісів у процесі рубок головного користування та чисельності свині дикої.

Ключові слова: ведмідь бурий, місцезнаходження, живлення, браконьєрство, Карпати.

Вступ

Буковина є регіоном поширення ведмедя бурого, де особливості його екології досліджувало багато вчених [Tkachuk 2000a; Skilsky & Meleshchuk 2009; Skilsky *et al*. 2010], результати яких стали важливим підґрунтям для розуміння стану карпатської популяції зазначеного хижака та прийняття важливих законодавчих рішень.

Захист ведмедя бурого передбачає дотримання міжнародних угод (CITES, Бернська конвенція), національних планів дій, збереження середовища існування (території Natura 2000), зменшення конфліктів шляхом захисту худоби, управління відходами, боротьбу з браконьєрством та підвищення обізнаності громадськості, зосереджуючись на співіснуванні та мінімізації конфліктів між людьми та хижаками на дуже фрагментованому ареалі у Європі.

Директива ЄС про оселища (Додаток II та IV) вимагає створення спеціальних природоохоронних територій та суворого захисту бурого ведмедя (Natura 2000, № 1354). Natura 2000 є найбільшою у світі мережею природоохоронних територій у Європейському Союзі, створених на суходолі та в морі для захисту рідкісних та цінних видів тварин, рослин, а також місць їхнього мешкання. У зв'язку воєнним станом полювання в Україні припинено. Зараз його проводять лише для регуляції чисельності лисиці, шакала та вовка з зв'язку з їхньою участю у зоонозах сказу, і ведмедів це не стосується. Незважаючи на це, чисельність ведмедя бурого в українських Карпатах залишається дуже низькою, а її динаміка має негативну тенденцію. Тому метою нашої роботи стало дослідження поширення, облік чисельності та збирання матеріалів з екології ведмедя бурого на Буковині. Дуже важливим є привернення уваги наукової громадськості до негативної ситуації з цим видом у регіоні.

Матеріал і методи

Під час досліджень, які ведуться з 1994 р., зібрано дані про біотопний розподіл 116 особин ведмедя, а також про 114 його жертв. Також автори проводили стеження за тваринами за слідами їхнього перебування, облік чисельності методом подвійного окладу, шляхом опитування мисливців і місцевих жителів. Для аналізу динаміки чисельності за роками використано матеріали з усіх мисливських господарств Чернівецької обл. Оскільки до адмінреформи 2020 р. територію області поділяли на 11 районів, для узагальнення давніших і сучасних даних використано цю давнішу схему поділу області.

Трофейну оцінку черепів ведмедя здійснювали за мадридською системою [Amosso & Berzieri 2014], яка у хижаків полягає у вимірювання найбільшої довжини: від зовнішньої сторони різців до зовнішнього боку потиличних кісток та виличної ширини черепа. Сума отриманих величин слугує трофейною оцінкою, яка вимірюється в балах[1]. Вік звірів автори визначали за ступенем зростання кісток черепа [Sládek 1992].

Результати та обговорення

Поширення та біотопний розподіл ведмедя

Зібрані авторами відомості щодо поширення ведмедя бурого на Буковині показують, що постійно цей звір перебуває в чотирьох лісгоспах — Чернівецькому, Карпатському, Путильському та у Берегометському державному лісомисливському господарстві. В останні роки почастішали захо́ди ведмедів на територію Буденецького, Великокучурівського, Верхньо–Петрівецького, Жадівського, Їжівського, Валя-Кузьминського, Сторожинецького та Турятського лісництв (рис. 1).

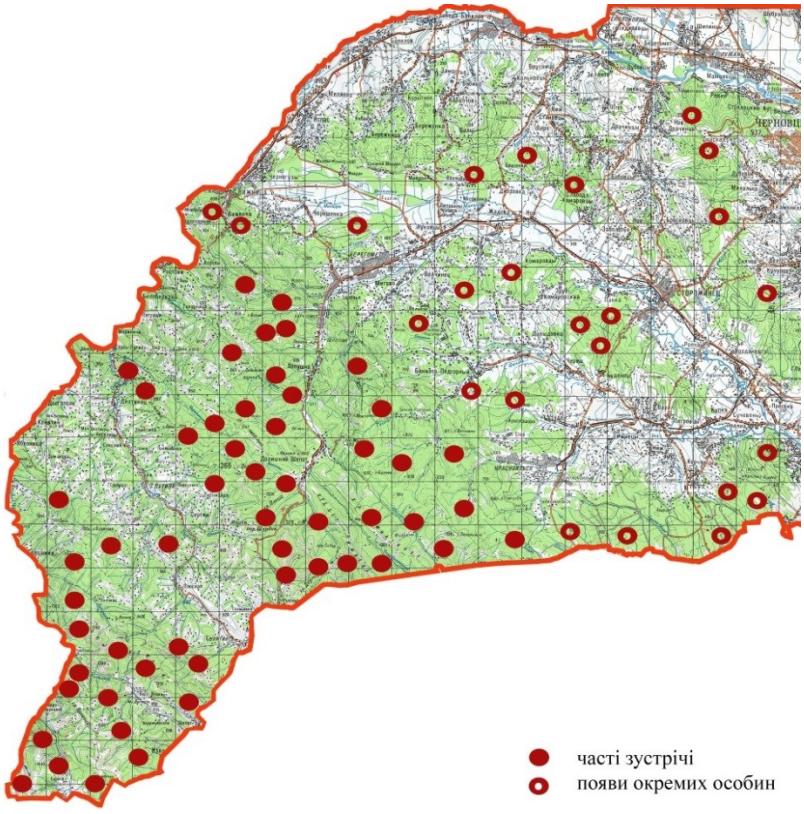


Рис. 1. Поширення ведмедя бурого на заході Чернівецької обл. (1994–2025 рр.).

Fig. 1. Distribution of brown bears in western Chernivtsi Oblast (1994–2025).

[1] Такі доробки нещодавно представлено одним із авторів цієї праці (А. Волох) в тезах конференції «Полювання, традиції, досвід, нові горизонти» (Житомир, 19.09.2025).

З роками кількість захо́дів дуже зросла. Внаслідок цього ведмеді стали періодично траплятися біля населених пунктів, як села Берегомет і Долішній Шепіт (Вижницький р-н), Будинці, Череш, Чудей і Красноїльськ (Сторожинецький р-н), Бісків, Сарата, Селятин, Шепіт і Путила (Путильський р-н), а також околиці таких міст, як Сокиряни, Чернівці, Сторожинець та ін. [Skilsky *et al*. 2010]. Скрізь зазначений хижак віддає перевагу старим захаращеним хвойним та мішаним лісам. Іноді ведмеді під час руху пересікають полонини і трапляються у покинутих сливових та яблуневих садах (рис. 2).

Значний позитивний вплив на поголів'я ведмедя створює велика довжина кордону між Україною та Румунією (243,7 км), де тривалий час було відсутнє полювання. Це сприяло зростанню чисельності популяції і дало змогу тваринам безперешкодно мешкати у прикордонних лісах, а іноді й проникати через державний кордон (рис. 3).

На Буковині ведмідь має значний територіальний консерватизм. Незважаючи на сукцесійні зміни лісових екосистем, ці звірі протягом багатьох років трапляються в одних і тих самих місцях. У Сторожинецькому районі ведмеді постійно живуть на території ДМГ «Зубровиця»; деякі особини звідси періодично переходять до сусіднього ДЛМГ — «Берегометського», що у Вижницькому районі. Окремі особини трапляються в Лаурському лісництві, де іноді залягають у барліг, проте останній раз ми фіксували це 30 років тому, під час суворої зими 1995–1996 рр.

Особливості живлення

У пошуках їжі ведмеді часто опиняються в районах, близьких до населених пунктів, де існує цілий ряд привабливих для них об'єктів живлення – фрукти в садах, худоба, їстівні залишки в смітті та сільськогосподарські продукти. В період дозрівання ягід ведмеді відвідують лісові галявини, де шукають, в першу чергу, малину й ожину, а потім й інші рослини. Вони охоче споживають букові горішки та жолуді, добувають диких ратичних та нападають на свійських тварин [Slobodian 1975].

Взимку 1998/1999 рр., які характеризувалися малими врожаями бука та дуба, ведмеді постійно полювали на свиней і винищили майже весь їхній молодняк. По високому снігу ведмедям вдалося вполювати й кількох сікачів.

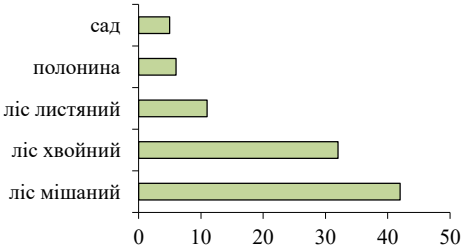


Рис. 2. Розподіл знахідок ведмедя (%) за основними типами місцезнаходжень (n = 116).

Fig. 2. Distribution of brown bear finds (%) by the main types of habitats (n = 116).

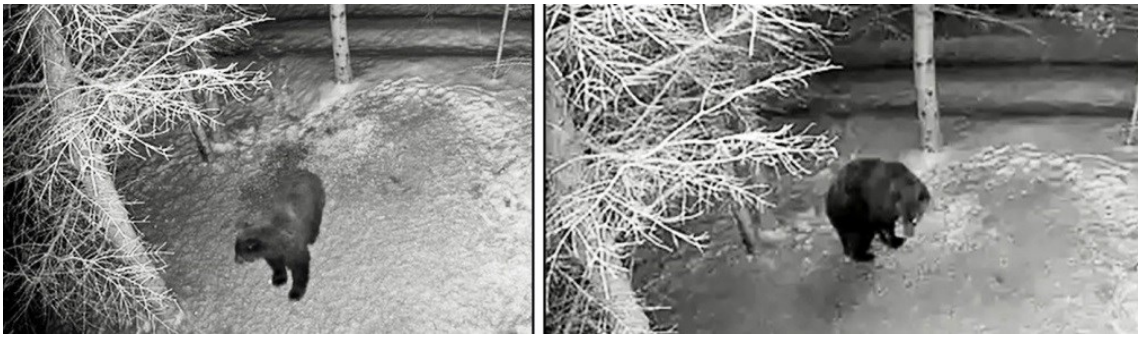


Рис. 3. Ведмідь біля державного кордону у Путильському р-ні, весна 2025 р. Фото М. Олексюка.

Fig. 3. A bear near the state border in Putyla Raion, spring 2025. Photo by M. Oleksiuk.

У лютому 1994 р., за сильних морозів (-30°), у Путильському районі в уроч. «Черепанка» ведмідь убив зубра [Tkachuk 2000b]. Загалом ведмеді нападають на ратичних за найменшої нагоди. З літератури відомо, що у вересні 1998 р. в уроч. «Плеша» хижаки загризли оленя, а у грудні 2007 р. та грудні 2008 р. полювали на молодняк сарн і свиней [Skilsky & Meleshchuk 2009]. Деякі ведмеді спеціалізуються на добуванні свійських копитних, але, попри це, їхньою улюбленою здобиччю є дикі свині (рис. 4). Натомість, за достатньої кількості рослинної їжі хижаки агресивно на них не реагують і на годівельних майданчиках можуть живитися поряд з ними (рис. 5, *a*).

У 1990 р. на полонині біля с. Лопушна (Вижницький р-н) ведмідь загриз коня; у вересні 1999 р. в угіддях Усть-Путильського лісництва поблизу Шурдинського перевалу (межа Вижницького і Путильського р-нів) та в уроч. «Бисків» (Вижницький р-н) ведмеді вбили двох корів; у червні 2001 р. біля с. Сарата та у вересні 2025 р. біля с. Ріпень в уроч. «Різа» (Путильський р-н) — двох коней, яких вони прикопали і закидали гілками (рис. 5, *b*).

Ведмеді бурі у Карпатах, як і у межах всього ареалу, завжди руйнували вулики у пошуках своєї улюбленої їжі — меду [Slobodian 1988]. Восени 2000 р. двоє дорослих особин та двоє ведмежат в уроч. «Лаура» біля с. Красноїльськ (Сторожинецький р-н) постійно відвідували місцеву пасіку і впродовж стислого часу вибрали з вуликів майже весь мед [Skilsky & Meleshchuk 2009]. За нашими відомостями, саме такі тварини є частими жертвами браконьєрів, і їх важко захистити від загибелі.

Динаміка чисельності ведмедя

Оскільки раніше ведмідь бурий в Україні належав до мисливських тварин, його регулярно добували мисливці, що негативно впливало на чисельність популяції. Зокрема, тільки у 1988 р. на Всеукраїнській виставці трофеїв було представлено 22 черепи ведмедя бурого від звірів, добутих у Карпатах. Мисливцями здобуті найбільші, статево дозрілі самці.

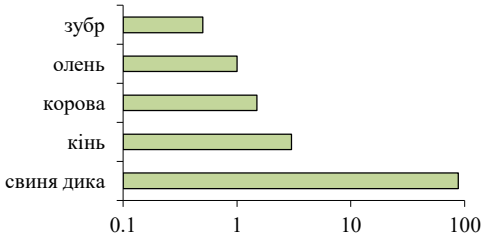


Рис. 4. Трапляння (%) різних видів ратичних (n = 114) серед жертв ведмедя бурого.

Fig. 4. Occurrence (%) of different species of ungulates (n = 114) among brown bear victims.

Рис. 5. Об’єкти живлення ведмедя на Буковині: (*a*) ведмідь бурий і свиня дика на годівельному майданчику; (*b*) вбитий ведмедями кінь, накритий ними гілками (16.09.2025, с. Ріпень, уроч. Різа). Фото М. Олексюка.

Fig. 5. Objects of the bear’s diet in Bukovyna: (*a*) brown bear and wild boar at a feeding site; (*b*) killed horse covered with tree branches (16.09.2025, Ripen, Riza tract). Photo by M. Oleksiuk.

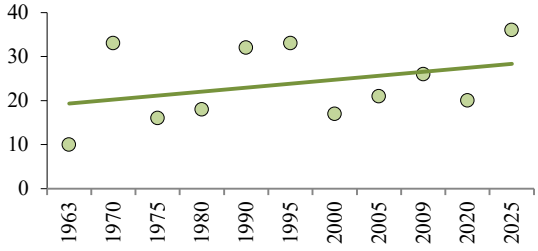


Рис. 6. Динаміка чисельності ведмедя бурого в Буковині за роками. Його мінімальна чисельність відмічена в 1963, 1975 і 2000 рр., а максимальна — у 1990, 1995 і 2025.

Fig. 6. Population dynamics of brown bears in Bukovyna by years. The minimum size of the population was recorded in 1963, 1975, and 2000, and the maximum in 1990, 1995, and 2025.

Попри занесення ведмедя бурого до «Червоної книги України», його чисельність у Карпатах скорочується, що відбувається і у Чернівецькій обл. [Tkachuk 2000a; Skilsky *et al*. 2001]. З літератури відомо, що у гірських лісах Буковини щільність популяції ведмедя бурого за 10 років (1986–2009) скоротилася з 0,36 до 0,13 особин на 1 тис. га [Skilsky *et al.* 2010]. Динаміку змін чисельності показано на графіку (рис. 6).

Занесення ведмедя бурого до Червоної книги України призвело до покращення ситуації — добування мисливцями цих звірів скоротилося. На території Івано-Франківської обл. у 1995, 2007 і у 2010 рр. було добуто лише по одному хижаку. Зокрема, у Чернівецькій обл. у січні 2007 р. поблизу с. Берегомет дорослий самець ведмедя напав на місцевого жителя і був застрелений [Skilsky & Meleshchuk 2009].

Найбільшим в Європі є угруповання ведмедя бурого на території Карпат, передусім у Румунії, чисельність якого оцінюють у ~7500–10 000 особин: завдяки суворому законодавству, вона продовжує зростати. Його значно менші осередки знаходяться в українській частині Східних Карпат (200 екз., дані 2005 р.), у Словаччині (2500–3000 екз., дані 2020 р.) та Польщі (100 особин, обліки 2009 р.)[1]. Є й інші оцінки: загальну чисельність всієї карпатської популяції ведмедя булого у 2010 р. оцінювали у ~8000 особин[2].

Трофейна цінність ведмедя бурого з Буковини

Карпатські ведмеді характеризуються високими трофейними якостями. На III Всесоюзній виставці (1980) було представлено п’ять черепів бурого ведмедя, добутих в Карпатах. Із зазначених трофеїв чотири (62,4; 57,9; 56,4; 55,5 балів) нагородили золотими і один (54,0) — срібною медалями (54,0–62,4 балів) [Catalogue ... 1980]. На III республіканській виставці трофеїв УРСР (1988) було виставлено 22 черепи ведмедя, із яких 16 отримали золоті медалі (55,5–62,34 балів), три — срібні (53,2–54,78) і три — бронзові (52,0–52,0 балів). На обох згаданих виставках не було трофеїв із Буковини.

Попри це, зразки із Чернівецької обл. мають високу трофейну якість (рис. 7).

Рис. 7. Череп ведмедя бурого із Чернівецької обл., який за трофейними оцінками (53,57 балів) може бути висунений на здобуття срібної медалі за міжнародних конкурсах.

Fig. 7. The skull of a brown bear from Chernivtsi Oblast, which, according to trophy ratings (53.57 points), may be nominated for a silver medal at international competitions.

[1] Інформація з вебсайту carpathianbear.pl: «Carpathian Brown Bear Management Plan» (2010). URL
[2] Інформація з вебсайту wwf.panda.org: «Brown Bear – Population & Distribution» (2012). URL

Таблиця 1. Трофейне оцінювання черепів ведмедів бурих, здобутих на Буковині
Table 1. Trophy assessment of brown bear skulls collected in Bukovyna

Стать	Вік, роки	Довжина черепа (найбільша), мм	Ширина черепа (вилична), мм	Сума балів	Медалі за Мадридською системою
M	6+	34,31	20,20	54,51	Золота
M	7+	36,73	19,87	56,60	Золота
M	11+	39,11	19,15	58,26	Золота
M	4+	33,68	19,89	53,57	Срібна

Авторами проаналізовано трофейні якості чотирьох черепів ведмедя, наданих для дослідження мисливцями. За виставленими нами балами (табл. 1), три з них достойні золотої, а один — срібної медалей. Це може бути підставою для проведення регіональних виставок мисливських трофеїв та створення їх державного каталогу, що суттєво полегшить формування колекції для участі України у міжнародних заходах.

Колись популяція ведмедя бурого у Карпатах зазнала радикального скорочення чисельності через діяльність людини, що призвело до її розподілу на більшу східну та меншу західну субпопуляції. У Західних Карпатах ведмеді бурі на початку 1930-х років були близькі до вимирання, але завдяки зусиллям з охорони та управління їхня чисельність почала відновлюватися. Східнокарпатська субпопуляція в Румунії ніколи не зменшувалася до менше ніж 800 особин, що дозволило зберегти високий рівень її генетичної мінливості [Kocijan 2011; Straka *et al.* 2011]. Попри охоронний статус, у Румунії можна полювати на ведмедя за наявності дозволу, який видають, якщо хижак завдав значної шкоди або становить загрозу для людей [Management ... 2005]. Часто ведмедів вилучають під час трофейного полювання, яке приносить значний дохід мисливським господарствам, і з часу заборони полювання на ведмедів у Румунії (з 2016 р.) відстріляно близько 1400 екз. Надвисока чисельність ведмедів створює проблеми для туризму через їхні напади на людей[1]. За даними на 2021 р. у Румунії мешкало 10,4–12,8 тис. ведмедів [URL], і для регуляції їхньої популяції було встановлено квоту на вилучення, яка у 2024 і 2025 рр. становила 426 особин для профілактичних заходів та 55 особин для екстрених випадків[2], що викликало дискусію між захисниками природи та прихильниками суворого контролю за ростом популяції ведмедя[3].

Висновки

1. На Буковині ведмідь бурий постійно перебуває в чотирьох лісомисливських господарствах (Чернівецькому, Карпатському, Путильському та Берегометському), хоча відомі випадки його захóдів на території кількох інших лісництв.

2. Основними біотопами ведмедя є старі листяні (12,1 %), хвойні (33,4 %) та мішані (43,8 %) ліси; рідше вони трапляються на полонині (5,6 %) та у кинутих садах (5,1 %).

3. В період дозрівання ягід ведмеді відвідують лісові галявини, де шукають, в першу чергу, малину і ожину, а потім уже й інші рослини. Вони охоче споживають букові горішки та жолуді, добувають диких ратичних та нападають на свійських тварин.

4. Серед диких ратичних основними жертвами бурого ведмедя є свиня дика (92,1 %), значно рідше — олень шляхетний (0,9 %) та зубр (0,9 %). За можливості хижаки нападають на корів (2,6 %) і коней (3,5 %), руйнують пасіки під час вилучення меду.

5. Черепи бурого ведмедя особин, добутих до встановлення заборони на його вилучення, характеризуються високими трофейними якостями, що треба врахувати під час формування колекцій для участі нашої держави у міжнародних виставках мисливських трофеїв.

[1] Інформація з newsweek.ro: «România poate ține sub control 4.000 urși...» (2024). URL
[2] Ці квоти встановлено відповідно до закону, прийнятого в 2024 р. після смертельного нападу на людей. Інформація з balkaninsight.com: «Romania relaxes rules on shooting bears near human settlements (2025). URL
[3] Інформація з euronews.com: «Data shows Romania's brown bear population higher than estimated» (2025). URL

6. Угруповання ведмедя на Буковині залишається залежним від омолодження лісів у процесі рубок головного користування та чисельності свині дикої, яка є головною його жертвою.

7. Незначне зростання чисельності і низька відтворювальна здатність угруповання ведмедя бурого та скорочення площі основних біотопів вселяють тривогу за долю цього виду.

Подяки

Дуже цінними були черепи ведмедя, надані для дослідження С. Чистовим, державним міжрайонним мисливствознавцем, В. Козловським, членом Сторожинецької райради УТМР та мисливцем М. Таріцану, за що виказуємо їм свою повагу та вдячність. Висловлюємо щиру подяку М. Олексюку, голові Путильської районної організації УТМР, за фотографії та відомості щодо екологічних особливостей ведмедя.

Декларації

Фінансування. Дослідження проведено в рамках планових дослідних тем авторів за місцями їхньої роботи в порядку власної ініціативи поза бюджетними або грантовими програмами.

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 або колекційним матеріалом.

References

Amosso, N., E. Berzieri. 2014. *Practical Guide to the CIC Handbook for the Evaluation and Measurement of Hunting Trophies*. Applied Sciences Division CIC, Budapest, 1–140.

Catalogue ... 1980. *Catalogue of trophies. III All-Union Exhibition of Hunting Trophies of the USSR.* Exhibition of National Economic Achievements of USSR, Moscow, 1–70. [Russian]

Catalogue ... 1988. *Catalogue of hunting trophies of the III Republican Exhibition*. Ukrainian Society of Hunters and Fishermen, Kyiv, 1–16. [Russian]

Kocijan, I., A. Galov, H. Ćetković, J. Kusak, T. Gomerčić, Đ. Huber. 2011. Genetic diversity of Dinaric brown bears (Ursus arctos) in Croatia with implications for bear conservation in Europe. *Mammalian Biology*, **76** (5): 615–621. CrossRef

Management... [2005]. *Management and Action Plan for the Bear Population in Romania*. Ministerul Mediului, Apelor și Pădurilor. București, 1–84. URL

Skilsky, I. V., L. I. Meleshchuk. 2009. New findings of brown bears in the Bukovinian Carpathians. *In:* Derbak, I. S. [et al.] (eds). *Functioning of protected areas in modern Ukraine. Materials of the international conference.* Synevyr, 73–74. [Ukrainian]

Skilsky, I. V., L. I. Meleshchuk, M. V. Tashchuk. 2010. The current state of the brown bear (Ursus arctos) population in the Bukovinian Carpathians. *In: Problems of Studying and Protecting the Animal World in Natural and Anthropogenic Ecosystems. Materials of the International Conference.* Chernivtsi, 195–205. [Ukrainian]

Sládek, J. 1992. Moznosti rozlišovania pohlavia a veku medvela hnedého podl'a lebkových a zubných znakov. *Folia venatoria (Czech Forestry Journal)*, **22**: 175–190.

Slobodian, A. A. 1975. On the nutrition of the Carpathian brown bear (Ursus arctos L.). *Vestnik zoologii*, (5): 11–16. [Russian]

Slobodian, A. A. 1988. Ecology and ethology of the brown bear in the Ukrainian Carpathians. *In:* Topachevsky, V. A. (ed.). *Study of the Mammal Fauna of Ukraine, Its Rational Use and Protection*. Naukova Dumka, Kyiv, 77–91. [Russian]

Straka, M., L. Paule, O. Ionescu, J. Štofík, M. Adamec. 2011. Microsatellite diversity and structure of Carpathian brown bears (Ursus arctos): consequences of human caused fragmentation. *Conservation Genetics*, **13** (1): 153–164. CrossRef

Tkachuk, Y. B. 2000a. Some materials on the ecology of bears in Bukovina. *Vestnik zoologii*, **34** (1–2): 74. [Ukrainian]

Tkachuk, Y. 2000b. Mortality of ungulates in the forests of Bukovina. *In: Large Mammals of the Carpathians. Materials of the International Ecological Conference*. Siversia, Ivano-Frankivsk, 51–52. [Ukrainian]

Theriologia Ukrainica, **30**: 75–87 (2025)
p-ISSN 2616-7379 • e-ISSN 2617-1120
DOI: 10.53452/TU3009

PRZEWALSKI'S HORSE *(EQUUS FERUS PRZEWALSKII)* IN THE CHORNOBYL BIOSPHERE RESERVE: POPULATION STATUS, BEHAVIOUR, AND SOCIAL STRUCTURE

Sergiy Zhyla

Key words

Przewalski's horse, population status, monitoring, ecology, behaviour, hybridisation, Chornobyl, Ukraine

doi

http://doi.org/10.53452/TU3009

Article info

submitted 04.08.2025
revised 24.12.2025
published 30.12.2025

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

In Ukraine, the most suitable territory for rewilding projects and the restoration of self-regulated landscapes with participation of large ungulates including Przewalski's horse (PH) is the Chornobyl Biosphere Reserve (ChBR). Studies of the PH in ChBR are also important for this is one of the few populations living in the wild for several generation without human support, gradually increasing its abundance and area of distribution. In 2025, up to 200 PHs lived in the ChBR, and up to 50 more in the territory of the neighbouring Polissky State Radioecological Reserve of Belarus. The social structure of PHs in the ChBR in 2021–2025 included: 1.7–2.4% single individuals, 4.2–7.9% pairs and triads, 72.2–79.3% harem herds, and 14.8–16.8% bachelor groups. PHs have stable yearly reproduction, foals making up 17.8–18.2% of the total population. The average size of the harem herd is 8.7 individuals (stallion, 5.4 mares, and 2.5 foals). Harems have their own territories, which are marked and guarded by the stallions. The structure and composition of the harems are rather stable. The bachelor groups are least stable, and they are the least studied because of their very careful behaviour. In 2018, a domestic mare joined one PH harem herd and since it has participated in breeding, causing a problem of hybridisation. In 2025, several individuals had already clear signs of hybrids. This situation requires urgent response measures in order to preserve the genetic purity of the species. Also, since the individuals that are not part of harems normally tend to spread, leaving the ChBR and dying beyond its area, it would be worth capturing them opportunely and return back to the ChBR. Within the PH population, some herds and individuals still display calm behaviour towards humans, indicating an incomplete rewilding of the species. However, in most cases PHs avoid contacts with humans and display a clear anti-predatory behaviour. In general, being a steppe species, PHs in Central Polissia show signs of adaptation to living in forest ecosystems. Monitoring with visual recording of PHs can be recommended as an additional measure, in particular by the reserve's protection service. The Action Plan for the Management of the Chernobyl Horse Population should include measures to overcome inbreeding and control hybridisation with domestic horses.

Cite as

Zhyla, S. 2025. Przewalski's horse *(Equus ferus przewalskii)* in the Chornobyl Biosphere Reserve: population status, behaviour, and social structure. *Theriologia Ukrainica*, **30**: 75–87. [In Ukrainian, with English summary]

Кінь Пржевальського (*Equus ferus przewalskii*) в Чорнобильському біосферному заповіднику: стан популяції, соціальна структура, поведінка

Сергій Жила

Резюме. В Україні найбільш придатною територією для проектів ревайлдингу і відновлення саморегульованих ландшафтів за участі великих копитних, в т.ч. коня Пржевальського (КПР) є Чорнобильський радіоекологічний біосферний заповідник (ЧБЗ). Дослідження КПР у ЧБЗ важливі ще й тому, що це одна з небагатьох у світі популяцій, що уже у кількох поколіннях живе у диких умовах, без підтримки з боку людини, поступово збільшує чисельність і ареал поширення. За станом на 2025 р. на території Чорнобильського біосферного заповідника мешкало до 200 особин КПР, плюс ще до 50 — на території сусіднього Поліського радіоекологічного заповідника, що з боку Білорусі. Соціальна структура коней у 2021–2025 роках включала такі чотири групи: одинаків — 1,7–2,4 %; пар і тріад — 4,2–7,9 %; гаремних табунів — 72,8–79,3 %; холостяцьких груп — 14.8–16,9 %. КПР стабільно розмножуються, лошата складають 17,8–18,2 % загального поголів'я. Середній розмір гаремної групи складав 8,7 ос. (жеребець; 5,4 кобили; 2,5 лошати). Гареми мають власні території, які маркуються і охороняються жеребцями. Структура і склад гаремів доволі стабільні. Холостяцькі групи найбільш нестабільні і найменш досліджені, по причині обережної поведінки. З 2018 р. в одному з гаремів з'явилась домашня кобила і виникла проблема гібридизації КПР, у 2025 р. вже кілька особин мають чіткі гібридні ознаки. Така ситуація вимагає прийняття термінових заходів реагування з метою збереження генетичної чистоти виду. Також у зв'язку з тим, що негаремні особини мають тенденцію до розселення, залишають ЧБЗ і там гинуть, варто їх вчасно відловлювати і повертати до ЧБЗ. Деякі табуни і особини ще демонструють спокійне ставлення до людини, що свідчить про неповне здичавіння виду, хоча у більшості випадків КПР вже уникають контакту з людиною і проявляють виразну антихижацьку поведінку. В умовах Центрального Полісся КПР, будучи степовим видом, проявляє ознаки адаптації до життя у лісових умовах. Моніторинг з візуальним обліком КПР можна рекомендувати у якості додаткового, зокрема силами служби охорони заповідника. У Плані дій з управління чорнобильською популяцією коней необхідно передбачити заходи з подолання інбридингу і контроль гібридизації зі свійськими конями.

Ключові слова: Кінь Пржевальського, стан популяції, моніторинг, екологія, поведінка, гібридизація, Чорнобиль, Україна.

Вступ

Чорнобильська українсько-білоруська популяція коня Пржевальського (*Equus ferus przewalskii* Polyakow, 1881, далі КПР) є однією з найбільш життєздатних і чисельних диких популяцій цього виду в світі. Вони майже не досліджувалися до їх зникнення в дикій природі, і залишились лише окремі відомості про їх екологію, соціальну структуру та поведінку [Cochran 2023]. Разом з тим, у Європі і світі зростає інтерес до збереження КПР і передусім у національних парках і резерватах. Визнається їх роль у туризмі, ландшафтному менеджменті та у проектах з відновлення природи, особливо в Європі, де людський вплив на ландшафти є давнім [Negro *et al*. 2021; Rodríguez-Rodríguez *et al.* 2022].

У Чорнобильському біосферному заповіднику (ЧБЗ) кінь Пржевальського є одним із найбільш вивчених видів, але більшість публікацій є давніми [Zharkykh *et al*. 2002; Vyshnevskyi 2005; Zharkikh & Yasynetska 2009; Yasynetskaia & Zvehyntsova 2013]. Дослідження включали оцінку демографічних показників [Zharkykh & Yasynetskaia 2008a], обліки з автомобіля [Zharkykh & Yasynetskaia 2008b], оцінку потенціалу кормових угідь [Slivinska & Balashov 2006]. Інтенсивні дослідження щодо КПР в ЧБЗ проводили й останнім часом [Gashchak & Paskevich 2019; Slivinska 2020; Schlichting *et al.* 2020; Paskevych 2021]. Проте чимало питань, пов'язаних з КПР у регіоні, і досі залишаються слабо вивченими. Зокрема: питання управління поголів'ям КПР, їх маркувальної і антихижацької поведінки, питання гібридизації з домашніми конями, впливу війни, і передусім скорочення площі придатних територій, зростання небезпеки від оборонних рубежів, колючих дротів, мін та ризиків відстрілу.

Ця робота присвячена обговоренню результатів власних польових спостережень за КПР у ЧБЗ у 2021–2025 роках з оцінкою особливостей цієї вільної популяції відносно КПР, що знаходяться в інших місцях вільного і напіввільного утримання у світі.

Методика

У даній роботі представлені результати досліджень за 2021–2025 рр. Вони включали візуальні піші і автомобільні маршрутні обліки, дослідження слідів, куп екскрементів, спостереження за поведінкою КПР. Проводилась фотофіксація окремих особин, табунів та слідів життєдіяльності. Чисельність КПР встановлювалась як при прямих спостереженнях, так і за слідами на прооранних мінералізованих протипожежних смугах з екстраполяцією.

Для вивчення соціальної структури поголів'я КПР оцінювали статево-віковий склад, а також частоту реєстрації одинаків, пар, тріад, гаремних табунів, холостяцьких груп. У 2021–2024 рр. візуальний облік переважно проводився на автомобільному маршруті Чорнобиль-Діброва, а у 2025 р. — переважно у Корогодському ПНДВ.

В Чорнобильському біосферному заповіднику також започатковано моніторинг коня Пржевальського з використанням геоінформаційних технологій [Melnychuk *et al.* 2025].

Методика маршрутних візуальних обліків коней Пржевальського упродовж короткого часу [Zharkykh, Yasynetskaia 2008a] при апробації автором давала значні розбіжності в результатах і навряд чи може бути рекомендована для використання. Найбільш доцільно використовувати річні дані по зустрічах за період від дати розмноження (середина травня). Було б доцільно наводити загальну чисельність українсько-білоруської популяції коня Пржевальського, з точністю до десятків особин. Проте в умовах високої лісистості території це не дуже реально [Yasynetskaia *et al*. 2019]. На думку автора ідентифікацію окремих особин необхідно проводити у межах визначених груп, недоцільно об'єднувати в результатах обліку новостворені гаремні діади і тріади з повночленними гаремними табунами.

Особливості метапопуляції КПР в ЧБЗ оцінені через порівняльний аналіз з результатами досліджень КПР в інших місцях реінтродукції. Це дозволило більш аргументовано охарактеризувати цей вид, його життєздатність, поведінку та соціальну структуру у ЧБЗ.

З причини зростання чисельності КПР в ЧБЗ, збільшення заліснення території, появи складнощів візуального виявлення КПР використано комплекс різних методик моніторингу, в тому числі, маршрутні обліки за слідами, маршрутні обліки купок екскрементів, картування територій заселення КПР з записом ГІС-координат, процеси утворення нових гаремів і ін. Автором проводилась апробація моніторингу, оцінювалась доцільність використання стежок і маркувальних куп екскрементів для картування поширення коней, і встановлення тренду зміни чисельності і соціальної структури. Візуальні і маршрутні обліки за слідами проводили у вересні-квітні, обліки куп екскрементів — в березні-квітні.

Фотоматеріали, зібрані під час польових спостережень, покладені в основу фотоархіву з текстовими поясненнями до зображень, як наукової джерельної бази. По фото оцінювалася чисельність і структура окремих гаремів, детально визначався фізіологічний стан окремих особин. Оцінка проводилася, зазвичай, один раз на місяць.

В сучасних умовах, щомісячне візуальне спостереження за кожною особиною КПР у ЧБЗ є неможливим, тому ми використовували різні методики моніторингу.

Результати

За результатами багаторічних спостережень, кількість зустрічей різних структурних груп КПР у складі метапопуляції в ЧБЗ (рис. 1): 2021 р. — 26; 2023 р. — 24; 2024 р. — 33; 2025 р. — 26. Питома вага окремих структурних груп у 2021 р. складала: одинаки — 1,7%; пари і тріади — 4,2%; гаремні табуни — 79,3 %; холостяцькі групи — 14,8 %. Відповідно, у 2025 р.: одинаки — 2,4 %; пари і тріади — 7,9 %; гаремні табуни — 72,8 %; холостяцькі групи — 16,9 %. Питома вага лошат у 2021 р. становила 18,2 %, у 2025 р. — 17,8 %.

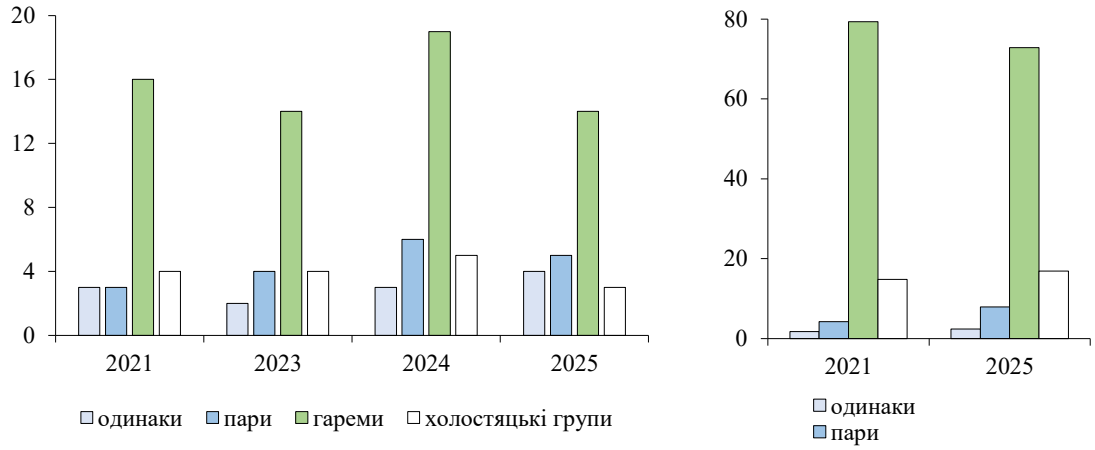


Рис. 1. Структура популяції коня Пржевальського в ЧБЗ упродовж кількох років спостережень: ліворуч — кількість візуальних зустрічей різних груп; праворуч — частка різних груп.

Fig. 1. Population structure of PH in ChBR during several years of observations: left—number of visual records of different social groups; right—ratio of different social groups.

Схожі результати показані і в іншому дослідженні за 2018 р. [Gashchak & Paskevich 2019], де гаремні групи складали 73 % популяції, а лошата — 17,5 %. За нашими даними, пересічний розмір гаремної групи складає 8,7 ос. (4–16 ос.), середній розмір малих груп (пар або тріад) без лошат — 2,5 ос. (2–3 ос.), розмір груп холостяків — 5,6 ос. (2–16 ос.).

Аналіз зустрічей за 2021–2025 р. вказує на можливе збільшення частки пар і тріад та відповідне зменшення частки гаремів та холостяцьких груп. Зростання частки холостяцьких груп у 2025 р. пояснюється візуальною реєстрацією окремої групи чисельністю 16 ос., котра раніше реєструвалась лише за слідами. Збільшення кількості новостворених пар і тріад може вказувати на незначне зростання загальної чисельності КПР та на посилення непокоєння коней через військову активність, що впливає на їх соціальну структуру.

В ЧБЗ КПР зустрічаються переважно в межах лесового острова в центральній частині. В заплаві р. Уж та р. Прип'ять з природними часто осоковими травостанами КПР зустрічаються рідко. У 2023 р. реєструвалась група КПР, можливо холостяків між Народичами і Овручем, котрі у подальшому мабуть повернулись в ЧБЗ.

Скорочення чисельності КПР у ЧБЗ реєструвалося лише через браконьєрство, хвороби і вихід за межі ЧБЗ [Zhakykh *et al.* 2002; Zharkykh & Yasynetska 2008a], а останнім часом — і через підриви на мінах (рис. 2). Попри відносно велику чисельність вовків, факти їх хижацтва на КПР не встановлено. Проте вовки сприяли формуванню у КПР ефективної антихижацької поведінки. Більш того, відомі факти навіть агресії КПР до вовків [Zharkykh *et al.* 2008]. На відміну від Монголії і Китаю, де вовки помітно впливають на КПР, їх внесок у смертність КПР у ЧБЗ не відомий. Цьому напевно сприяє не тільки антихижацька агресивна поведінка КПР, а й висока чисельність інших копитних (олені, лосі, свині) у фауні ЧБЗ.

Рис. 2. Загибель КПР і зовнішні ознаки ураження від підриву на міні (4.11.2023, ЧБЗ, фото автора).

Fig. 2. Death of PH and external signs of damage caused by a mine (4.11.2023, ChBR, author's photo).

Соціальна структура КПР на основі гарему

Вважається, що КПР, які утримуються в неволі, мають соціальну структуру схожу з такою у вимерлої дикої популяції [Cochran 2023]. Проте інформації про екологію і поведінку КПР до їх зникнення у дикій природі майже немає. Переважно така інформація будується на спостереженнях за КПР у зоопарках, вольєрах, тобто в умовах обмежених територій.

В маленьких вольєрах коні Пржевальського витрачають менше часу на відпочинок і частіше змінюють свою поведінку [Boyd 1991]. Більші за розміром вольєри наближають умови до більш природних і сприятливіші для КПР [Tatin *et al.* 2009]. Але навіть описи поведінки КПР у великих вольєрах при мінімальній щільності не можна поширювати на дикі популяції. Безперечно сумнівним є твердження, що в умовах загінного утримання і постійного контакту з людиною і при відсутності впливу хижаків може утворитися «соціально-просторовий фенотип групи КПР в Асканії-Новій, як діяльність функціональної біологічної системи з ієрархічно-взаємозалежною структурою, відносно великою різноманітністю складу та стратегій функціонування кожної з соціальних груп» [Klimov 1988].

Для цього КПР мають бути повністю вільні і жити на великій території. Але наразі таких територій мало. Саме тому КПР, що вже у кількох поколіннях живуть у ЧБЗ, мають велике значення і для відновлення виду, і для його дослідження у дикій природі.

В умовах неволі КПР, очевидно, не можуть сформувати поведінку, необхідну для виживання в дикій природі. Так, з 13 КПР, що утримувалися у зоопарках і були випущені у зоні відчуження у 2004 р., всі швидко загинули [Zhakykh *et al.* 2002]. Засновниками чорнобильської популяції стали лише два жеребці і 15 кобил з напіввільної популяції Асканія-Нова, або 61% поголів'я (31 ос.), завезеного у 1998–1999 рр. з кількох центрів утримання КПР (Асканії-Нова, Лозовський конезавод та Центр акліматизації) [Zhakykh *et al.* 2002]. Більшість КПР, що утримувалися у неволі загинули або під час перевезення, або після випуску у зоні відчуження. З-поміж асканійської групи (28 ос.) загинула лише чверть [Zhakykh *et al.* 2002].

Більшість вчених виходить з припущення, що екологія та етологія КПР у дикій природі не дуже відрізнятиметься від такого у здичавілих коней. Еколого-етологічна адаптація здичавілих коней відбувається на 5–10 поколінні. Китайська та монгольська популяції КПР вже перевершили цей час і в них має сформуватись природна структура популяції [Gilligan & Frankham 2003; Frankham 2010], з якою можна порівнювати і чорнобильських КПР.

У КПР є два основних типи соціальних груп: гареми, що складаються з гаремного жеребця, кобил і лошат, та — окремі групи холостяків. У гаремній групі жеребець бере на себе відповідальність за захист самок від жеребців інших груп. Індивідуальні території гаремів зазвичай розділені, але в деяких випадках дещо перекриваються [Xia *et al.* 2014]. Екологія та етологія КПР в дикій природі не дуже відрізняються від здичавілих коней [Turghan *et al.* 2022; Wakefield *et al.* 2002]. На заході США здичавілі коні мустанги формують стійкі гаремні групи з домінуючим жеребцем. Холостяцькі групи займають периферію індивідуальних території. Частіше відбувається перерозподіл груп, але не зміни територіальності [Feist & McCullough 1976]. Деяку схожість соціальної структури мають і напіввільні свійські коні [Duncan 1992], хоча на відміну від здичавілих, і від КПР, вони незрівнянно менше контактують з хижаками і набагато більше — з людиною, що впливає на їх соціальний устрій і поведінку.

Жеребці більше приділяють часу на створення гарему та на його захист, що максимізує їх репродуктивний успіх, тоді як кобили — на пошук їжі, що сприяє їхньому репродуктивному успіху [Boyd 1991; Cochran 2023]. Ці статеві відмінності вказують, що у непарнокопитних, як і в інших полігінних ссавців, самці зазвичай витрачують більше часу на внутрістатеву конкуренцію за утримання самок в гаремі, а кобили — на вирощування потомства [Trivers 1972].

Проведені спостереження типів активності Коня Пржевальського у Чорнобильському біосферному заповіднику в цілому підтверджують цю залежність, разом з тим, типи активності можуть залежати від ризику нападу з боку вовків чи від непокоєння з боку людини.

Можливість гібридизації КПР з домашніми кіньми у зоні відчуження не виключалася [Zharkikh & Yasynetska 2009]. Проте, за фактом, цьому не сприяли і дуже мала кількість домашніх коней у зоні відчуження, і їх звичайне утримування у вольєрах і під наглядом. До того ж, вільні жеребці КПР завжди проявляли агресію до домашніх жеребців. Разом з тим, відомо, що самі жеребці КПР неодноразово відбивали домашніх кобил, і навіть був випадок народження гібриду від домашньої кобили, що була під наглядом людини (рис. 3).

Вперше гібридизацію диких КПР з домашніми кіньми у неконтрольованих умовах зареєстрували у 2018 р., коли домашня кобила Аза приєдналася до дикого гарему у с. Іллінці, і у 2019 р. привела перше гібридне лоша [Gashchak & Paskevich 2019] (рис. 4, *a*).

Окрім цього ознаки давньої гібридизації (білі плями на лобі, не властивий для КПР характер розвитку гриви і хвоста) відмічали і раніше [Gashchak & Paskevich 2019], і станом на 2025 р. такі особини виявлені не тільки в гаремному табуні з домашньою кобилою, а й серед груп холостяків. Можливо, поголів'я КПР-засновників чорнобильської популяції з самого початку було не «чистим», і хтось ніс гени домашнього коня. Проте попередні генетичні дослідження обмеженої вибірки КПР з ЧБЗ та білоруської зони відчуження не виявили ознак помітної гібридизації [Kheidorova *et al.* 2020].

Гібридні особини відрізняються і від КПР, і між собою. Вони можуть мати надмірно довгу і частково звисаючу гриву, відсутність білого кольору на кінці морди, наявність білої плями на лобі, малу голову і видовжену форму тіла (рис. 4, *b–c*).

Поведінка гібридних особин теж має свої особливості. Результати польових спостережень свідчать про їх більшу агресивність. Для прикладу, більш молода і менш досвідчена кобила гібридного походження поводилась більш агресивно і перемагала більш досвідчену кобилу в гаремі (рис. 4, *d*). Ця подія має негативне значення для табуна в цілому, бо гібридна особина посіла головну роль, не маючи для цього відповідного досвіду. Доросла домашня кобила Аза, котра втекла до жеребця КПР, виявилась абсолютно життєздатною в дикій природі, щорічно вирощувала лошат, а тому ще більше посилила проблему гібридизації чорнобильських КПР.

Поведінка на випасі і відпочинку

На випасі чи відпочинку частина табуна майже постійно оглядає прилеглу місцевість. При цьому обстеження полегшується різною просторовою орієнтацією коней. Гаремний жеребець тримається дещо збоку і проводить більшу частину дня, оглядаючи територію. Іноді він також здійснює її патрулювання з паралельним маркуванням. Це було і раніше відомо при дослідженнях КПР [Klimov 1988].

Особина, що першою помітила небезпеку, подає звук і насторожується. Табун насторожується, а далі — або втікає, або вишиковується в шеренгу і прискіпливо дивиться у бік небезпеки. У минулому, коли дика поведінка чорнобильських КПР ще не була сформована, вони слабо реагували на появу людини, або навіть наближалися до неї (рис. 5, *a*). Зараз у ЧБЗ така реакція табунів на людину майже відсутня, деякі табуни майже моментально втікають, проте ще чимало табунів, що просто збираються у щільну групу і спостерігають за людиною з відстані до 50 м (рис. 5, *b*).

Рис. 3. Гібридна особина від жеребця КПР і білої домашньої кобили, що знаходилася у вольєрі (фото О. Боровського, 2000 р.). Нащадки цих гібридів серед сучасних КПР ЧБЗ не простежуються.

Fig. 3. A hybrid individual from a PH stallion and a domestic white mare kept in an enclosure (photo by O. Borovsky, 2000). No descendants of this hybrid has been recorded among the present wild PH population.

Рис. 4. Ознаки гібридизації КПР у ЧБЗ: (*a*) Здичавіла кобила Аза і два її різновікові нащадки; у гібридів помітні темніший колір шерсті, менший розмір голови, відсутність білого кольору на морді (3.11.2020, ЧБЗ, фото з відкритих джерел (сайт «kyiv24.news» URL); (*b*) Зліва молода гібридна особина в холостяцькому стаді (31.01.2025, фото автора); (*c*) КПР з класичними видовими ознаками за винятком гриви і частково хвоста. Наявність надмірно розвиненої гриви у КПР ЧБЗ є найбільш частим відхиленням зовнішнього вигляду. Для таких особин потрібні генетичні дослідження для встановлення можливого гібридного походження (21.03.2025, ЧБЗ, фото автора); (*d*) Гібридна кобила КПР кусає за шию більш досвідчену кобилу в гаремі в боротьбі за право зайняти місце головної кобили табуна (03.06.2025, ЧБЗ, фото автора).

Fig. 4. Signs of hybridisation of PH in the ChBR: (*a*) Feral mare Aza and two of her descendants; the hybrids have darker hair, smaller head, no white spot on the muzzle (3.11.2020, ChBR, photo from open sources, «kyiv24.news»); (*b*) Left, a young hybrid individual in the bachelor herd (31.01.2025, author's photo); (*c*) PH with typical species-specific features except for the mane and tail. Excessively developed mane is the most often deviation from the species original features. In order to ascertain the possible hybrid origin, genetic investigations are necessary; (*d*) Hybrid mare fighting an older PH mare for a higher place in the harem hierarchy (3.06.2025, ChBR, author's photo).

На відміну від інших регіонів світу, де тиск хижаків має місце, КПР у ЧБЗ, як правило, не ведуть кругове спостереження, ані при випасі, ані при відпочинку, не дивлячись на відносно високу чисельність вовка (рис. 6). Очевидно, відношення вовка до КПР у ЧБЗ, як до жертви, ще не сформоване. Факти хижацтва не були відмічені ані раніше [Zharkikh & Yasynetska 2009], ані досі. Разом з тим, після появи лошат антихижацька поведінка КПР посилюється і табуни стають більш обережними і візуально малопомітними.

На противагу домашнім коням, КПР не змінюють своєї активності під впливом вітру. В негоду у них спостерігається підвищення кормової активності, що пояснюється кращим засвоєнням вологої трави та інстинктивним бажанням пустельної тварини накопичувати вологу [Klimov 1988]. На думку автора, посилення випасу в більш прохолодний вечірній чи вранішній час характерне і для інших копитних ЧБЗ і пояснюється більш комфортним станом та посиленням процесів перетравлювання їжі.

На денний відпочинок, особливо у спеку, КПР можуть залишатись на підвищеннях відкритої місцевості, на своєму тирлі (рис. 5, *b*), або переходять у затінок від дерев (рис. 6).

Рис. 5. Відмінності поведінки КПР при появі людини в залежності від ступені здичавіння: (*a*) КПР у вольєрі Центру розведення диких коней Сіньцзян в Китаї, вони не демонструють ознак соціальної табунної структури та напруження від присутності людини. Фото: [Jiang & Zong 2019]; (*b*) Гарем КПР у ЧБЗ під час відпочинку на тирлі, виявив наближення людини і вишикувався у лінію для колективного спостереження за об'єктом непокоєння (23.10.2024, ЧБЗ, фото автора).

Fig. 5. Differences in PHs behaviour to the appearance of humans, depending on the extent of rewilding: (*a*) PHs in an enclosure of the Xinjiang Wild Horse Breeding Centre in China; the presence of people does not cause social herd structuring and tension, photo from: [Jiang & Zong 2019]; (*b*) PH harem in the ChBR at a loafing site responding to the people approaching by lining up to observe the source of disturbance (23.10.2024, ChBR, author's photo).

Рис. 6. Гарем КПР відпочиває в тіні дерев. За відсутності ризиків нападу хижаків у табуна відсутнє кругове спостереження, що дало змогу автору наблизитись на близьку відстань (25.09.2024, ЧБЗ, фото автора).

Fig. 6. A PH harem resting in the shadow of the trees. As there is no predator danger, the herd does not display the circle control, which allowed the author to come closer (25.09.2024, ChBR, author's photo).

Як відомо, КПР використовують затінок для регулювання температури свого тіла [Mysterud & Østbye *et al*. 1999; Ganskopp & Vavra 1987], або — вітряні схили для уникнення нападу комах-кровососів [King & Gurnell 2010]. В умовах ЧБЗ КПР з такою ж метою заходять на відпочинок у кинуті фермерські будівлі [Gashchak & Paskevich 2019; Paskevich 2021].

На ночівлю КПР можуть ставати в коло головами до центру. Молодняк при цьому лишається в центрі. З розповідей колгоспних конюхів, котрі сторожували і здійснювали нічний випас коней у 1970-х роках, та з власних дитячих спостережень, автору відома така поведінка і у домашніх коней. Така форма табуна КПР в ЧБЗ спостерігається вкрай рідко і, мабуть, коли є ознаки близького перебування вовків.

Найбільш часто КПР в ЧБЗ контактують з оленем благородним (*Cervus elaphus*). Наприклад, реєструвались випадки, коли самець оленя змушував кобилу з лошам покинути його індивідуальну територію на риковиську, або навпаки табун КПР витісняв бика оленя з місця відпочинку в затінку (рис. 7).

Взимку, у пошуках корму, КПР розгрібають копитами сніг, а під час негоди і сильних вітрах, бувають, ховаються у лісі.

Характерною особливістю коня Пржевальського у ЧБЗ є відвідування кинутих ферм та інших будівель, де вони залишаються на відпочинок або вишукують мінеральну підкормку [Gashchak & Paskevich 2019; Schlichting *et al.* 2020; Paskevich 2021].

Рис. 7. Під час шлюбного періоду оленя благородного (*Cervus elaphus*) коні Пржевальського часто контактують з ним. Після випасу, стомлені КПР рухаються в тінь дерев, де відпочиває олень. Через певний час олень поступиться для них місцем (25.09.2024, ЧБЗ, фото автора).

Fig. 7. During the mating period red deer (*Cervus elaphus*) often contacts with PH. After the grazing the PH herd moves slowly to the shadow of the tree canopy where the buck is resting. After some time the deer gives up its place (25.09.2024, author's photo).

Маркувальна поведінка

Запахи грають велику роль у житті КПР, у їх взаємовідносинах, соціальній і територіальній поведінці [Boyd & Kasman 1986; Weeks *et al.* 2002]. Сечею та фекаліями жеребці маркують як свою територію (рис. 8, *a–b*), так і місця дефекації своїх кобил, а виділення кобил, особливо, сечі, інформують жеребців про їх готовність до парування [Boyd & Kasman 1986; Weeks *et al.* 2002]. Звичайно, гаремні жеребці залишають свої візуальні і запахові мітки на добре видимій, слабо зарослій рослинністю місцевості, в т. ч. — на асфальтових дорогах.

Для визначення стану кобили жеребці періодично удаються до особливого прийому «flehmen», коли задирають верхню губу, оголюючи зуби, і по кілька секунд вдихають повітря. Це сприяє передачі запахів у вомероназальний орган, розташований над піднебінням [Broman 1920; Zagorodniuk 2021]. Дякуючи такому прийому, жеребці можуть визначити готовність кобили до парування завчасно, за нашим спостереженням, ще на стадії передтічки.

Щодо мічення виділення своїх кобил, вважається, що жеребець це робить з метою демонстрації потенційним суперникам своїх прав на гарем. З іншого боку, власні запахи жеребця також можуть дещо маскувати стан охоти у кобил.

У вольєрних коней Пржевальського відсутня сезонність у поведінці маркування, вона викликається репродуктивним станом кобили, під час охоти вона частіше мочиться [Boyd & Kasman 1986]. Однак у вільних КПР у ЧБЗ інтенсивність маркування залежить від сезонів. Так, найчастіше воно відбувається у прохолодний період, а найменше — у період появи лошат. Маркування відбувається на тирлах, тропах, і особливо часто — на автошляхах ЧБЗ. В період інтенсивного руху транспорту, і під час воєнної активності у ЧБЗ, інтенсивність маркування у КПР дещо зменшилась, але з часом — знову відновилася.

Рис. 8. Маркувальна поведінка у коня Пржевальського: (*a*) жеребець після маркування узбіччя асфальтової дороги (24.06.2024, ЧБЗ, фото автора); (*b*) купа екскрементів коня Пржевальського на асфальтовій дорозі добре помітна, і за запахом, і візуально (22.02.2025, ЧБЗ, фото автора).

Fig. 8. Marking behaviour of Przewalski's horse: (*a*) a stallion after marking the side of an asphalt road (24.06.2024, ChBR, author's photo); (*b*) a pile of Przewalski's horse droppings on the asphalt road is well noticeable, both by smell and visually (22.02.2025, ChBR, author's photo).

Обговорення

В Україні статус коня Пржевальського, згідно з «Червоною книгою України», — «зниклий у природі» [Zharkikh & Yasynetska 2009a], що не відповідає дійсності, бо в умовах Чорнобильського біосферного позавідника цей вид зустрічається саме у природі, вільно, без будь якої опіки з боку людини, і поступово збільшує чисельність і поширення. Управління КПР в ЧБЗ відсутнє, і обмежувалося лише незначною підгодівлею у перші роки після випуску.

У 2018 р. чисельність КПР в межах ЧБЗ оцінювали у 137 ос. в т. ч. 47 самців, 66 кобил і 24 лошат, плюс мінімум ще 4 ос. на білоруській території, всі загалом — у складі 22 груп [Gashchak & Paskevich 2019]. За іншими даними [Yasynetska *et al.* 2019], у 2015–2018 рр. ідентифіковано від 100 до 187 КПР. Проте в цих роботах не вказані локації поширення КПР на заході ЧБЗ або на південному сході від м. Чорнобиль, де ми спостерігаємо КПР в останні роки. На нашу думку, чисельність КПР в ЧБЗ станом на 2025 р. вже перевищила 200 ос. Чисельність КПР у білоруській частині Зони відчуження у 2018–2019 роках (куди вони перейшли ще у 2007 р. [Deriabyna 2013]) сягала 50 особин [Nikiforov 2022]. Отже, загальна чисельність чорнобильської популяції за станом на 2025 р. складає біля 250 ос.

В останнє десятиріччя щорічно реєструвалось до 14 репродуктивних груп (3–22 ос.), до 5 нерепродуктивних малих груп (2–3 ос.) до 6 холостяцьких груп (2–7 ос.) та самці-одинаки [Gashchak & Paskevich 2019; Yasynetska *et al.* 2019; Slivinska 2020]. В цілому, зі збільшенням загального поголів'я спостерігалося подрібнення і гаремів, і нерепродуктивних груп, при цьому, групи жеребців-холостяків відрізнялися не стійким складом і відсутністю постійної ділянки мешкання [Gashchak & Paskevich 2019; Yasynetska *et al.* 2019].

Групи жеребців-холостяків взагалі є найменш дослідженими в ЧБЗ. Вони набагато рідше зустрічаються, звичайно, в лісовій місцевості з бідними кормовими умовами, що в решті-решт робить моніторинг КПР у ЧБЗ менш точним (рис. 9).

Гаремні групи навпаки характеризуються відносною стабільністю складу, що забезпечується домінуванням гаремних жеребців і укладеною ієрархією між всіма членами групи [Klimov 1988; Zharkikh *et al.* 2002]. Жеребці також забезпечують необхідну відстань між гаремами, маркуючи фекаліями ділянку. З появою лошат у ЧБЗ, з квітня по червень, у кобил настає післяпологовий еструс. Молодняк зазвичай вигодовується до річного віку, хоча старші лошата нерідко супроводжують матір і у наступні роки, і час від часу підгодовуються молоком разом з молодшими братами чи сестрами [Gashchak & Paskevich 2019].

Рис. 9. Холостяцький табун в 16 особин. Коні демонструють дику поведінку, характерну при зустрічах з людиною чи хижаками. Вони сходяться в тісну групу, вишикуються у лінію і дивляться у бік небезпеки. Деякі особини ще й ховаються за деревами (31.01.2025, ЧБЗ, фото автора).

Fig. 9. A bachelor herd of 16 individuals. The horses display wild behaviour, typical for encountering humans and predators. They gather in a tight group, line up and stare at the source of trouble. Some individuals hide behind the trees (31.01.2025, ChBR, author's photo).

Молоді самки приєднуються до інших гаремів приблизно у віці 2–3 років, а молоді самці приєднуються до групи холостяків.

У віці 5–7 років самці можуть стати досить сильними, щоб претендувати на власний гарем і захистити його від інших жеребців. В ЧБЗ, на перелогах з високими запасами кормів, індивідуальні території гаремних груп можуть бути як роздільними, так і спільними. Ми реєстрували перебування двох гаремів навіть в межах візуального контакту.

Зростання чисельності КПР у ЧБЗ поступово ущільнює індивідуальні ареали гаремних груп і підштовхує до подальшого розселення у маргінальні оселища.

Візуальні зустрічі КПР не є достатніми для визначення соціальної структури і чисельності. На виявлення КПР впливають особливості ландшафту, час доби, спосіб пересування (піший чи автомобільний) спостерігача. Поодинокі тварини і холостяцькі групи частіше трапляються при пішому обстеженні території. Гареми частіше виявляються при автомобільних обліках на відкритих ділянках, під час, коли вони на випасі, відпочинку або переході.

Очевидно, в майбутньому основа моніторингу КПР буде націлена на встановлення кількості гаремних табунів і новоутворених пар та тріад в ЧБЗ. Війна не дає змогу проводити обліки на всій території. Недооблік чисельності трапляється передусім через складність виявлення окремих табунів з переважно нічною активністю на відкритих ділянках, особливо холостяцьких груп та особин, котрі розселяються. Наявність куп екскрементів в можна використовувати для встановлення зайнятості території, а їх щільність купок на маршрутах для визначення щільності популяції.

У ЧБЗ, в умовах лісового ландшафту, КПР здатний змінити свою поведінку і демонструвати риси вже лісового виду: й у поведінці, й у сезонній зміні кормових стацій.

Розуміння механізмів, що впливають на демографію КПР в ЧБЗ в основному відомі. Але управління популяцією КПР у ЧБЗ фактично відсутнє, при тому що КПР є одним з найбільш вразливих видів у світі і дуже чутливий до впливу різних негативних факторів [Tatin *et al.* 2009]. Моніторинг КПР та моделювання оцінки успіху програми реінтродукції за відомим сценарієм [Slotta-Bachmayr *et al*. 2004] доцільно зробити і для ЧБЗ.

Втрати КПР в ЧБЗ відбуваються через розселення за межі ЧБЗ. Проте особини, що розселяються, не можуть створити власні табуни. Такі особини часто тримаються поблизу сіл і садиб, де є домашні коні, створюючи конфліктні ситуації, проявляють агресивну поведінку до людей, ламають огорожі вольєрів, заходять у сараї.

Таких КПР бувають люди ловлять або навіть відстрілюють. Такі особини, як правило, не можуть самостійно повернутися до ЧБЗ. Їх треба повертати силоміць, або з використанням кінних вершників (рис. 10), або — вантажити на авто і перевозити до новостворених гаремів, котрі з великою ймовірністю приймуть таких втікачів до свого складу.

Рис. 10. Коні Пржевальського, котрі покинули зону відчуження, спокійно заходять в огорожу вслід за кінним вершником (12.09.2014, фото: www.unian.ua).

Fig. 10. Przewalski's horses that had left the exclusion zone calmly follow the horse rider into the enclosure (12.09.2014, photo: www.unian.ua)

Висновки

Моніторинг за методикою візуального обліку коня Пржевальського можна рекомендувати у якості додаткового, особливо в рамках масового збору даних про фауну на території Чорнобильського біосферного заповідника силами його служби охорони.

У контексті збереження і відновлення коня Пржевальського у дикій природі, поголів'я, що живе у ЧБЗ, і спостереження за ними мають унікальну значимість при порівнянні з КПР в інших місцях випусків. Утримання в вольєрах, в антропогенному середовищі чи в степах з розвиненим конярством і вимушеною тимчасовою перетримкою коней у вольєрах під час шлюбного періоду не сприяють формуванню природної структури і поведінки, що робить цей вид більш вразливим і залежним від людини.

Для покращення генетичної структури чорнобильської популяції і зменшення інбридингу доцільно було б проводити завезення і випуск у ЧБЗ неспоріднених коней.

У зв'язку з фактами гібридизації коня Пржевальського з домашніми кіньми необхідно розробити План управління популяцією чорнобильських коней, що включатиме вилучення гібридів та запобігання гібридизації. План має бути розглянутий на рівні Національної комісії з питань ведення Червоної книги України та внесений до Проекту організації території Чорнобильського біосферного заповідника.

Подяки

Автор дякує працівникам служби охорони Чорнобильського біосферного заповідника О. Боровському, О. Му-зиченку та М. Зайцеву за отриману інформацію щодо коня Пржевальського у заповіднику.

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

Boyd, L. & L. Kasman. 1986. The marking behavior of male Przewalski's horses. *In:* Duvall, D., D. Muller-Schwarze, R. M. Silverstein (eds). *Chemical Signals in Vertebrates. Volume 4.* Springer, New York, 623–626. CrossRef

Boyd, L. 1991. The behaviour of Przewalski's horses and its importance to their management. *Applied Animal Behaviour Science*. **29**: 301–318. CrossRef

Broman, I. 1920. Das Organonvomero-Nasale Jacobsoni Ein Wassergeruchsorgan. *Anatomische Hefte (Abteilung I. Heft 174)*, **58** (1): 143–188. CrossRef

Cochran, C. 2023. Przewalski's Horse: *Characteristics of the Last Remaining Wild Equid*. URL

Deriabina, T. G. 2013. Przewalski's horse (Equus przewalskii Poljakov): observation results of an invasive species. *In:* Y. I. Bondar (ed.). *Ecosystems and Radiation: Aspects of Being and Development*: Collection of articles. Institute of Radiology, Minsk, 301–308. (In Russian)

Duncan, P. B. 1992. Zebras, Asses and Horses. *An Action Plan for the Conservation of Wild Equids*; IUCN/SSC Equid Specialist Group: Gland, Switzerland, 204. URL

Feist, J. D., D. R. McCullough. 1976. Behavior patterns and communication in feral horses. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **41** (4): 337–371. CrossRef

Frankham, R. 2010. Challenges and opportunities of genetic approaches to biological conservation. *Biological Conservation*, **143**: 1919–1927. CrossRef

Ganskopp, D., M. Vavra. 1987. Slope use by cattle, feral horses, deer, and bighorn sheep. *Northwest Science*, **61**: 74–81.

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

Gilligan, D. M., R. Frankham. 2003. Dynamics of genetic adaptation to captivity. *Conservation genetics*, **4**: 189–197. CrossRef

Jiang, Z., H. Zong. 2019. Reintroduction of the Przewalski's horse in China: status quo and outlook. *Nature Conservation Research*, **4** (Suppl. 2): 15–22. CrossRef

Kheidorova, E., M. Nikiforov, K. Homel, A. Shpak, [et al.]. 2020. Analysis of D-loop mitochondrial marker polymorphism of Przewalsky horses Equus caballus przewalskii Poljakov, 1881 and proposals for the species conservation in Belarus. *Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological Series*, **65** (3): 275–282. [Russian] CrossRef

King, S. R. B., J. Gurnell. 2010. Effects of fly disturbance on the behaviour of a population of reintroduced Przewalski horses (Equus ferus przewalskii) in Mongolia. *Applied animal behaviour science*, **125**: 22–29. CrossRef

Klimov, V. V. 1988. Spatial-ethological organization of the herd of Przewalski horses (*Equus przewalskii*) in Askania Nova. *Applied Animal Behaviour Science*, **21** (1–2): 99–115. CrossRef

Melnychuk, T., T. Fedoniuk, P. Pivovar, P. Topolnytskyi, D. Vishnevskiy. 2025. Przewalski's horse distribution analy-

sis using geospatial data within the Chernobyl Exclusion Zone habitats. *Scientific Horizons*, **28** (2): 170–183. CrossRef

Mysterud, A., E. Østbye. 1999. Cover as a habitat element for temperate ungulates: Effects on habitat selection and demography. *Wildlife Society Bulletin*, **27**: 385–394. CrossRef

Negro, J. J., M. C. Blázquez, R. Fernández-Alés, A. Martín-Vicente. 2021. Interspecific sexual selection, a new theory for an old practice: The increase of artificial biodiversity through creation of modern, standardized breeds. *Animal Biodiversity and Conservation*, **44**: 109–115. CrossRef

Nikiforov, M. Y. [ed.]. 2022. *Biodiversity of Animals in Poleski State Radioecological Reserve.* Belaruska navuka, Minsk, 1–407. [Russian]

Paskevych, S. 2021. Features of behavior of Przewalsky's horses in the conditions of abandoned urbolandscapes of the Chornobyl exclusion zone. *Chernobyl Science HUB*, **1–2** (2–3): 16–20. [Ukrainian]

Rodríguez-Rodríguez, E. J., J. Gil-Morión, J. J. Negro. 2022. Feral Animal Populations: Separating Threats from Opportunities. *Land,* **11** (8): 1370. CrossRef

Schlichting, P. E., V. Dombrovski, J. C. Beasley. 2020. Use of abandoned structures by Przewalski's wild horses and other wildlife in the Chernobyl Exclusion Zone. *Mammal Research*, **65**: 161–165. CrossRef

Slivinska, K. A., L. S. Balashov. 2006. Phytocenotic composition of forage habitats of Przewalski's horse (Equus przewalskii Poljakov, 1881) in conditions of Chornobyl exclusion zone. *Ukrainian Botanical Journal*, **63** (1): 22–30. [Ukrainian] URL

Slivinska, K. 2020. Population of Przewaslky's horses in the Chornobyl exclusion zone: Monitoring of state and reasons of the animals number changes. *Chernobyl Science HUB*, **1**: 19–24. [Ukrainian]

Slotta-Bachmayr, L., R. Boegel, P. Kaczensky, C. Stauffer, C. Walzer. 2004. Use of population viability analysis to identify management priorities and success in reintroducing Przewalski's horses to south western Mongolia. *Journal of Wildlife Management*, **68**: 790–798. CrossRef

Tatin, L., S. R. B. King, B. Munkhtuya, A. J. M. Hewison, C. Feh. 2009. Demography of a socially natural herd of Przewalski's horses: An example of a small, closed population. *Journal of Zoology*, **277**: 134–140. CrossRef

Trivers, R. L. 1972. Parental investment and sexual selection. *In:* Campbell, B. G. (ed.). *Sexual Selection and the Descent of Man 1871–1971*. Aldine, Chicago, IL, USA, 136–179. URL

Turghan, M. A., Z. Jiang, Z. Niu. 2022. An update on status and conservation of the Przewalski's horse (Equus ferus przewalskii): captive breeding and reintroduction projects. *Animals*, **12**: 3158. CrossRef

Vyshnevskii, D. 2005. Results of introduction of Przewalski's horse (Equus przewaslskii) into the ChNPP Exclusion zone. *Scientific Bulletin of Uzhhorod University. Series Biology*, **17**: 39–41. [Ukrainian] URL

Wakefield, S., J. Knowles, W. Zimmermann, M. C. Van Dierendonck. 2002. Status and action plan for the Przewalski's horse (*Equus ferus* przewalskii). *In:* Moehlman, P. (ed.). *Equids: Zebras, Asses and Horses*. IUCN/SSC Equid Specialist Group; IUCN Publications Services Unit, Cambridge, 82–92.

Weeks, J. W., S. L. Cromwell-Davis, G. Heusner. 2002. Preliminary study of the development of the Flehmen response in *Equus caballus*. *Applied Animal Behavior Science*, **78** (2): 329–335. CrossRef

Xia, C., J. Cao, H. Zhang, X. Gao, W. K. Yang, D. Blank. 2014. Reintroduction of Przewalski's horse (Equus ferus przewalskii) in Xinjiang, China: The status and experience. *Biological Conservation*, **177**: 142–147. CrossRef

Yasinetska, N. I. N. S. Zvegintsova. 2013. Structure and modern state of Przewalski's horse population in the zone of ChNPP. *Visti of Biosphere Reserve Askania-Nova*, **5**: 203–211. [Russian]

Yasynetska, N., D. Klich, K. Slivinska. 2019. Population of the Przewalski's horse in the Chernobyl exclusion zone: Monitoring on the number of animals and level of the intestinal parasites infection during 2015–2018. *Visti of Biosphere Reserve Askania-Nova*, **20**: 269–275. [Ukrainian]

Zagorodniuk, I. 2021. The incisive foramen as character in distinguishing morphologically similar species of mammals. *Theriologia Ukrainica*, **22**: 63–68. CrossRef

Zharkikh, T. L., N. I. Yasynetska. 2008b. Demographic parameters of a Przewalski horse (Equus przewalskii Polj., 1981) population in the exclusive zone of the Chernobyl power plant. *Bulletin of Moscow Society of Nature Investigators. Division of Biology*, **113** (5): 3–9. (In Russian)

Zharkikh, T. L., N. I. Yasynetska. 2009a. Tarpan Equus caballus Boddaert, 1785. *In:* Akimov, I. A. (ed.). *The Red Data Book of Ukraine. Animals.* HlobalKonsaltynh, Kyiv, 552. [Ukrainian]

Zharkikh, T. L., N. I. Yasynetska. 2009b. Ten years of development of the Przewalski's horse population in the Chernobyl Exclusive Zone. *In: Equus*. Zoo Praha, 139–156. URL

Zharkikh, T. N., N. I. Yasinetska, A. N. Borovsky, N. S. Zvegintsova. 2002. Study of Przewalski's horse population in the zone of the Chernobyl NPP. *Bulletin of Moscow Society of Nature Investigators. Division of Biology*, **107** (5): 9–16. [Russian]

Zharkikh, T., N. Yasynetska. 2008a. Route surveys of ungulates in the Chornobyl Exclusion Zone. *Rarity Theriofauna and Its Conservation*. Luhansk, 219–222. (Proceedings of the Theriological School. Vol. **9**) [Ukrainian] CrossRef

Theriologia Ukrainica, **30**: 88–96 (2025)
p-ISSN 2616-7379 • e-ISSN 2617-1120
DOI: 10.53452/TU3010

POPULATION DENSITIES AND HABITAT SELECTION OF THE YELLOW MONGOOSE (*CYNICTIS PENICILLATA*) UNDER SAVANNA CONDITIONS

Grzegorz Kopij

Key words

Carnivora, *Cinictis penicillata*, population ecology, habitat selection, savanna

doi

http://doi.org/10.53452/TU3010

Article info

submitted 23.10.2025
revised 05.11.2025
published 30.12.2025

Language

English, Ukrainian summary

Affiliations

Wrocław University of Environmental and Life Sciences (Wrocław, Poland); Department of Environmental Science, Ogongo Campus, University of Namibia (Oshakati, Namibia)

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

The yellow mongoose population density was assessed by counting its dens. The study was conducted on the UNAM Ogongo campus. It is situated in the Cuvelai Drainage System, c. 50 km north-west of Oshakati, Outapi district, Omusati region, north-central Namibia (17º700 S, 15º310 E).The Cuvelai Drainage System is a unique ecosystem comprising a network of water canals (oshanas), mopane and acacia savannas. Four habitats were distinguished in the study area: pure acacia savanna (c. 380 ha); transformed acacia savanna mixed with human habitations, gardens, orchards, and arable fields (c. 200 ha); mopane savanna stocked with game (c. 1000 ha); and mopane savanna with livestock (c. 2000 ha). In total, 16 dens were identified in the pure acacia Savanna, 10 dens in transformed, but none in mopane savanna, neither in the one stocked with game, nor in the one with livestock. In the pure acacia savanna, the highest density was recorded at *Combretum*-dominated place, and none in *Acacia nilotica* dominated belt. Only two dens were located in the portion dominated by *Mopane colophospermum*. In general, the population density in the pure acacia savanna was assessed at 16.8–25.3 individuals per 100 ha, whereas in the human-modified acacia savanna at 20.5–30.0 ind./100 ha. The most important reason for the absence of the yellow mongoose in the mopane savanna is the soil type, not suitable for digging dens. Less important is the presence of oshanas flooded almost on a yearly basis, as the yellow mongoose often inhabit places close to water. Also, insects, especially termites, are common in mopane savanna, although population densities of small vertebrates are much lower here than in the acacia savanna. The land covered with the acacia savanna has a sandy soil, suitable for digging. Higher preferences for *Combretum* vegetation and outskirts of arable field can be explained probably by higher concentrations of small rodents (gerbils), which live there abundantly in burrow colonies. The overall population density of the yellow mongoose in pure acacia savanna at Ogongo was higher than in any other sites in southern Africa, where its density was assessed.

Cite as

Kopij, G. 2025. Population densities and habitat selection of the yellow mongoose (*Cynictis penicillata*) under savanna conditions. *Theriologia Ukrainica*, **30**: 88–96. [In English, with Ukrainian summary]

Щільність популяції та вибір місця проживання мангуста жовтого (*Cynictis penicillata*) в умовах савани

Гжегож Копій

Резюме. Щільність популяції мангуста жовтого оцінювалася шляхом підрахунку його нір. Дослідження проводилося на території кампусу UNAM Ogongo. Він розташований у дренажній системі Кувелай, приблизно за 50 км на північний захід від Ошакаті, район Оутапі, регіон Омусаті, північно-центральна Намібія (17º700S, 15º310E). Дренажна система Кувелай — це унікальна екосистема, що складається з мережі водних каналів (ошана), саван мопане та акації. У досліджуваній області виділено чотири типи середовищ існування: чиста акацієва савана (близько 380 га); трансформована акацієва савана, змішана з людськими поселеннями, садами, фруктовими садами та орними полями (близько 200 га); савана мопане, заселена дикими тваринами (близько 1000 га); савана мопане з худобою (близько 2000 га). Всього було виявлено 16 сховищ у чистій савані акації, 10 сховищ у трансформованій савані, але жодного у савані мопане, ні в заселеній дикими тваринами, ні в заселеній худобою. У чистій савані акації найвища щільність була зафіксована в місці, де переважав *Combretum*, і жодної — в поясі, де переважала *Acacia nilotica*. Лише дві нори були розташовані в частині, де переважав *Mopane colophospermum*. Загалом щільність популяції в чистій савані акації була оцінена в 16,8–25,3 особини на 100 га. Щільність у чистому масиві савани з акацією була розрахована як 16,8–25,3 особини/100 га, тоді як у савані з акацією, зміненій людиною, вона становила 20,5–30,0 особин/100 га. Найважливішою причиною відсутності жовтого мангуста в савані з мопане є тип ґрунту, який не підходить для риття нір. Менш важливим є наявність ошан, які затоплюються майже щороку, оскільки жовта мангуста часто мешкає в місцях, розташованих поблизу води. Крім того, в савані мопане поширені комахи, особливо терміти, хоча щільність популяції дрібних хребетних тут набагато нижча, ніж в савані акації. Земля, вкрита саваною акації, має піщаний ґрунт, придатний для риття нір. Більшу перевагу рослинності *Combretum* і околиць орних полів можна пояснити, ймовірно, більшою концентрацією дрібних гризунів (піщанок), які мешкають там у великій кількості в колоніях нір. Загальна щільність популяції жовтої мангусти в чистій савані акації в Огонго була вищою, ніж у будь-яких інших місцях на півдні Африки, де оцінювалася її щільність.

Ключові слова: хижі, *Cinictis penicillata*, екологія популяцій, вибір місця проживання, савана.

Introduction

The yellow mongoose, called also red meerkat *Cynictis penicillata* (Fig. 1) is a small carnivore from the family Herpestidae. It occurs in South Africa, Namibia, and Botswana. It lives in dens with many entrances around which it makes many latrines (Fig. 2, *a–b*). It inhabits predominately arid savanna, grasslands, and semideserts, largely corresponding to the West Arid Biotic Zone [Taylor 2013]. It is a cooperative breeder; a breeding unit (family) consists of a central breeding pair and their most recent offspring, subadults, the elderly, or adult relatives of the central pair.

The yellow mongoose is a highly opportunistic feeder, hunting mostly on small rodents, lizards, orthopterans (grasshoppers and locust), beetles, and termites (mainly *Hodotermes mossambicus*); supplementing with other insects, large arachnids, myriapods, frogs, and birds [Herzig-Straschil 1977; Avenant & Nel 1992; Nel & Kok 1999; Bizani 2014].

If settled near human habitations, it often feeds on anthropogenic food [Cronk & Pilliay 2019]. On the other hand, it is preyed upon mostly by snakes, jackals, and eagles. Its population densities were assessed in a few places in South Africa: 1) West Coast National Park [Cavallini 1993], 2) Farmland in Heidelberg area, Western Cape [Balmforth 2004], 3) Kuruman River Reserve, Northern Cape [Le Roux *et al*. 2008], 4) Great Fish River Nature Reserve, Eastern Cape [Le Roux *et al.* 2016]; and in one urbanised environment in Windhoek, Namibia [Kopij 2023a].

The present work was aimed to asses these parameters in a unique ecological area, the Cuvelai drainage System, north-central Namibia, which constitutes a subunit of the savanna biome.

Fig. 1. The yellow mongoose (Photo by W. Tarboton).

Рис. 1. Мангуст жовтий (Фото: В. Тарботон).

Fig. 2. Yellow mongoose dens (left, *a*) and latrine (right, *b*) (photos by G. Kopij).

Рис. 2. Лігва мангуста жовтого (ліворуч, *а*) та туалет (праворуч, *б*) (Фото: Г. Копій).

Study area

The study area was located on the UNAM Ogongo campus (Fig. 3). It is situated in the Cuvelai Drainage System, c. 50 km north-west of Oshakati, Outapi district, Omusati region, north-central Namibia (17º700 S, 15º310 E). The Cuvelai Drainage System is a unique ecosystem comprising a network of water canals (oshanas), mopane and acacia savannas. Ogongo has semi-arid climate. The summers are sweltering and partly cloudy; the winters are short, comfortable, and clear [Mendelsohn *et al.* 2000; Mendelsohn & Weber 2011]. The long-term annual amount of rain nearby Onguadiva was 724 mm (URL).

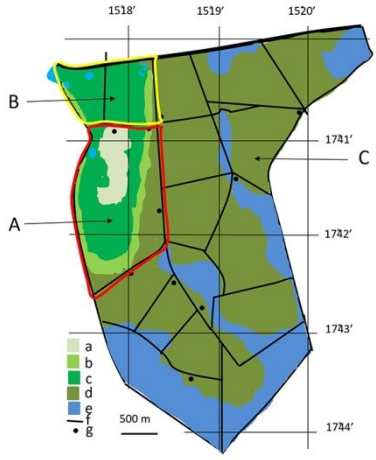


Fig. 3. The study plots: A—natural acacia savanna; B—transformed acacia savanna; C—mopane savanna. Explanation of colours: (*a*) *Combretum;* (*b*) *Acacia nilotica;* (*c*) *Acacia erioloba;* (*d*) *Mopane colophospermum;* (*e*) oshanas (flooded grassy depressions); (*f*) roads; and (*g*) water holes.

Рис. 3. Ділянки дослідження: А: природна акацієва савана, В - трансформована акацієва савана, С — мопанова савана. Пояснення кольорів: (*a*) *Combretum;* (*b*) *Acacia nilotica;* (*c*) *Acacia erioloba;* (*d*) *Mopane colophospermum;* (*e*) ошани (затоплені трав'янисті западини), (*f*) дороги; (*g*) водойми.

Four habitats were distinguished in the study area (Fig. 4–5): 1) pure acacia savanna; 2) transformed acacia savanna mixed with human habitations, gardens, orchards, and arable fields; 3) mopane savanna stocked with game (springboks *Antidorcas marsupialis*, gemsboks *Oryx gazella*, hartebeests *Alecephalus buselaphus*, giraffes *Giraffa camelparalis*, and zebras *Equus quagga*); and 4) mopane savanna with livestock (cattle, sheep and goats).

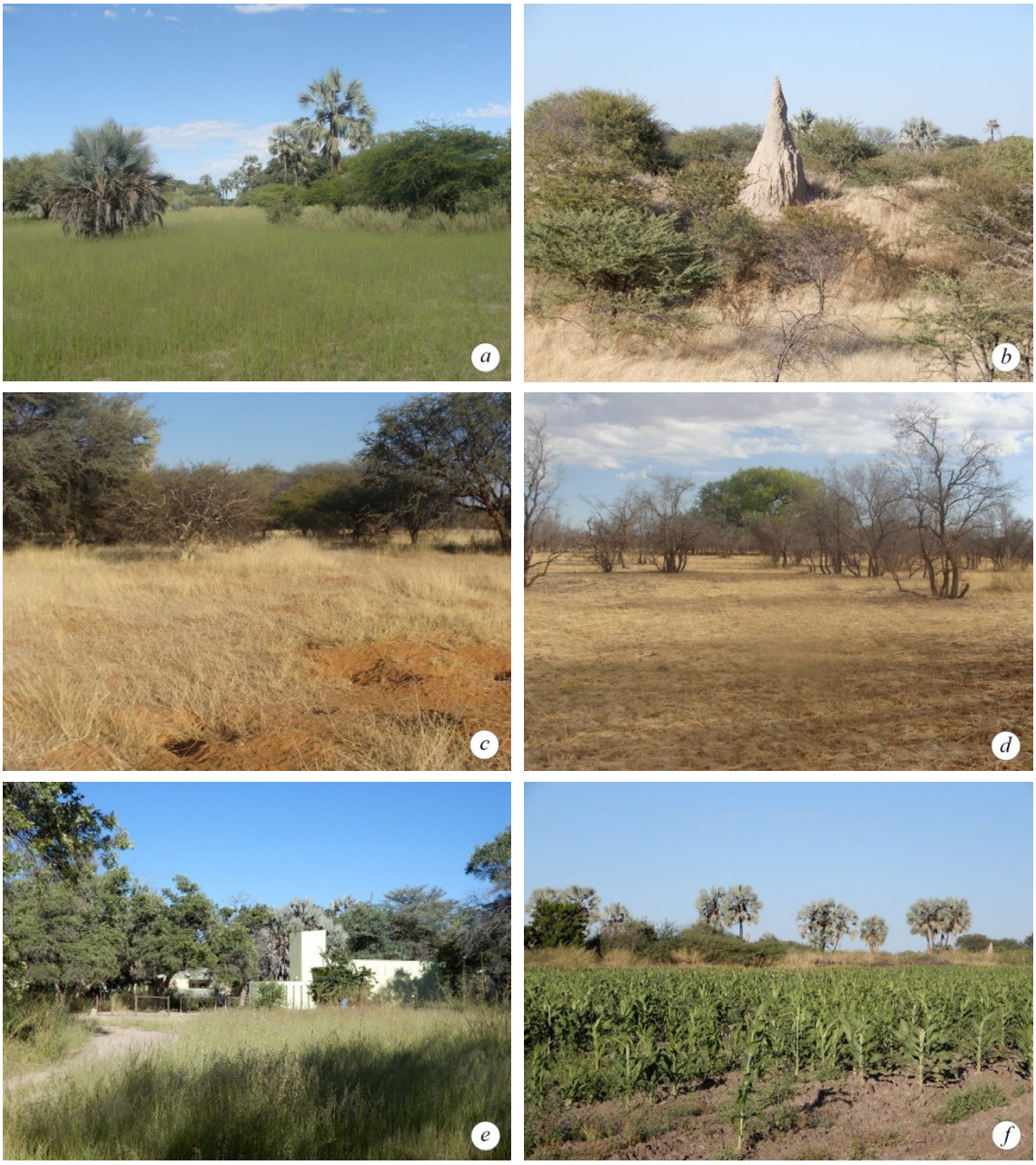


Fig. 4. Main habitats in acacia savanna in the study area: (*a*) *Acacia erioloba*; (*b*) transition from *Acacia erioloba* to *Acacia nilotica*; (*c*) dens on the outskirt of *Acacia nilotica*; (*d*) *Combretum*, (*e*) buildings within the acacia savanna; and (*f*) arable field within the acacia savanna (all photos by G. Kopij).

Рис. 4. Основні місця проживання в акацієвій савані в районі дослідження: (*a*) *Acacia erioloba*, (*b*) перехід від *Acacia erioloba* до *Acacia nilotica*; (*c*) лігва на околиці *Acacia nilotica*; (*d*) *Combretum*, (*e*) будівлі в межах акацієвої савани; (*f*) орне поле в межах акацієвої савани (всі фото: Г. Копій).

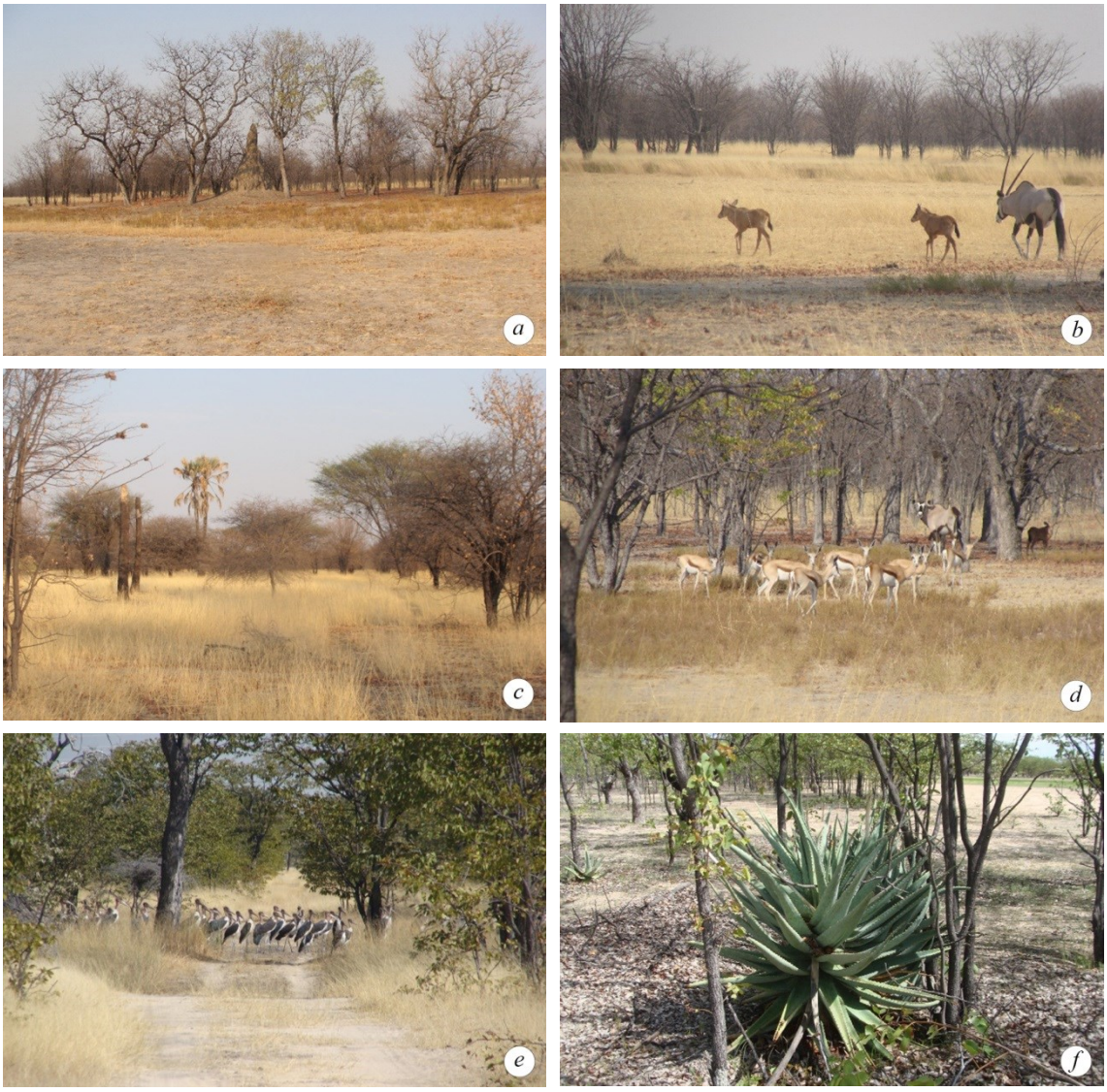


Fig. 5. Habitats in the mopane savanna: (*a*) termite mound and surrounding tree vegetation; (*b*) oshana (grassy depression flooded in wet season); (*c*) transition from *Acacia nilotica* to *Mopane colophospermum* vegetation; (*d*) mopane savanna stocked with wild game; (*e*) older stand of *Mopane colophospermum*; and (*f*) younger stage of *Mopane colophospermum* (all photos by G. Kopij).

Рис. 5. Середовища існування в савані Мопане: (*a*) термітник і навколишня деревна рослинність; (*b*) ошана (трав'яниста западина, що затоплюється в сезон дощів); (*c*) перехід від рослинності *Acacia nilotica* до *Mopane colophospermum*; (*d*) савана Мопане, заселена дикими тваринами; (*e*) старіше дерево *Mopane colophospermum*; (*f*) молоде дерево *Mopane colophospermum* (всі фотографії: Г. Копій).

The natural vegetation of the acacia savanna is composed mainly of *Acacia erioloba, A. nilotica, A. fleckii, A. mellifera, Albizia anthelmintica, Boscia albitrunca, Colophospermum mopane, Combretum* spp., *Commiphora* spp., *Dichrostachys cinerea, Ficus sycomorus, Grewia spp., Hyphaene petersiana, Sclerocarya birrea, Terminalia sericea,* and *Zyzyphus mucronata* [Kangombe 2007]. The mopane savanna is composed almost entirely of *Colophospermum mopane*. In the transformed savanna, there are also numerous exotic trees planted in and around human settlements, such as *Kigelia africana, Moringa oleifera, Melia azedarach, Dodonaea viscosa,* and *Eucalyptus camelduensis*. Both savannas are utilised as pasture for cattle, sheep, and goats.

One portion of the mopane savanna is also stocked with wild ungulates, such as springboks, gemsboks, hartebeests, zebras, and giraffes.

There are several permanent water bodies with standing water, and the area borders with an artificial water canal to the north and an extensive oshana (natural grassy depression filled with water in the rainy season) to the east.

Methods

The whole area was thoroughly traversed by walking slowly in the mornings along longitudes and latitudes separated one from another by 10 seconds, using GPS. The land was surveyed for the presence of birds (studied here by the means of the Line Transect Method), and all detected yellow mongoose dens were also plotted on the map using GPS [cf. Kopij 2018, 2023b]. Fresh latrines were examined for the presence of fresh excrements; only such sites were considered as occupied (see Figs. 2–3). Both the excrements and the animals themselves, often seen near the dens, were the best proof of what species occupied the den.

Population density was calculated for four distinguished habitats. The density was expressed as the number of groups per 100 ha and as the number of individuals per 100 ha. Mean number of individuals per group was assumed to be 4–6 (mean 5.2). This assumption was calculated as an average from the following recorded group sizes: 3.7 in Kuruman River Reserve, Northern Cape [le Roux et al. 2008]; 6.3 in Western Cape near Heidelberg [Balmfort 2004], and 6–5 individuals near the Vaal Dam in the Free State [Earle 1981].

Results

In total, 16 dens were identified in the pure acacia savanna (Table 1, Fig. 6), 10 dens in the transformed (a mosaic of natural and modified) acacia savanna (Table 2, Fig. 7), but none in the mopane savanna, neither in the one stocked with game, nor in the one with livestock. In the pure acacia savanna, the highest density was recorded at *Combretum*-dominated place, and none in *Acacia nilotica* dominated belt. Only two dens were located in the portion dominated by *Mopane colophospermum* (see Table 1). In general, the population density in the pure acacia savanna was assessed at 16.8–25.3 individuals per 100 ha.

In the transformed acacia savanna, the overall population density was even higher than in the pure stand of the acacia savanna (20.5–30.0 individuals per 100 ha). The yellow mongoose tends to locate its dens in pure acacia savanna close to built-up areas, and on the peripheries of arable grounds.

The yellow mongoose was not recorded at all both in the mopane savanna utilised as pasture for cattle, sheep, and goats, nor in the mopane savanna stocked with game mammals. It should be added that both plots were abundant in water almost throughout the year.

Table 1. Population density of the yellow mongoose in the pure acacia savanna (plot A). N = number of dens or individuals, Den. = density (den or individuals per 100 ha)

Таблиця 1. Щільність популяції мангуста жовтого в чистій акацієвій савані (ділянка A). N = кількість нір або особин, Den. = щільність (нір або особин на 100 га)

Habitat type	Area size	Dens		Individuals	
		N	Den.	N	Den.
Combretum	40 ha	4	10.0	16–24	40.0–60.0
Acacia erioloba	190 ha	10	5.3	40–60	21.1–31.6
Acacia nilotica	60 ha	0	0.0	0	0
Mopane colophospermum	90 ha	2	2.2	8–12	8.9–13.3
Total	380 ha	16	4.2	64–96	16.8–25.3

Table 2. Population density of the yellow mongoose in the transformed acacia savanna (plot B); N = number of dens or individuals, Den. = density per 100 ha

Таблиця 2. Щільність популяції мангуста жовтого в трансформованій савані Акація (ділянка B); N = кількість нір або особин, Den. = щільність на 100 га

Habitat type	Area size	Dens		Individuals	
		N	Den.	N	Den.
Pure Acacia Savanna	139 ha	6	4.3	24–36	17.3–25.9
Human-modified Acacia Savanna	26 ha	3	11.5	12–18	46.2–69.2
• Disturbed savanna	5 ha	0	0.0	0	0
• Arable fields	15 ha	3	20.0	12–18	80.0–120.0
• Orchards	5 ha	0	0.0	0	0
• Sport field	1 ha	0	0.0	0	0
Built-up areas	35 ha	1	2.6	4–6	11.4–17.1
Total	200 ha	10	5.0	40–60	20.5–30.0

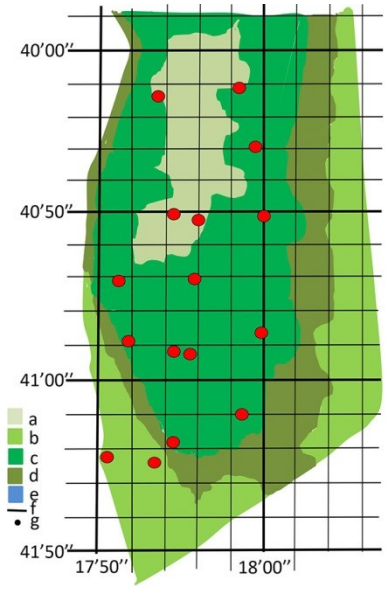


Fig. 6. Distribution of yellow mongoose dens (red dots) in the study plot A. Explanation of colours: (*a*) *Combretum*; (*b*) *Acacia nilotica*; (*c*) *Acacia erioloba*; (*d*) *Mopane colophospermum*; (*e*) oshanas (flooded grassy depressions); (*f*) roads; and (*g*) water holes.

Рис. 6. Розподіл нір мангуста жовтого (червоні крапки) на дослідній ділянці A. Пояснення кольорів: (*a*) *Combretum*; (*b*) *Acacia nilotica*; (*c*) *Acacia erioloba*; (*d*) *Mopane colophospermum*; (*e*) ошани (затоплені трав'янисті западини); (*f*) дороги; (*g*) водойми.

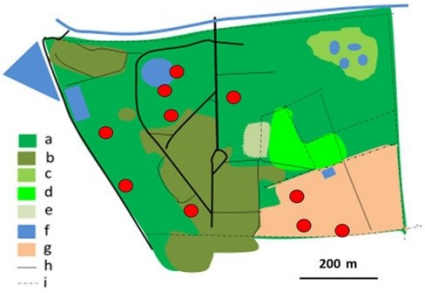


Fig. 7. Distribution of yellow mongoose dens (red dots) in the study plot B. Explanation of colours: (*a*) *Acacia erioloba*; (*b*) built-up areas with *Acacia erioloba*; (*c*) disturbed *Acacia erioloba*; (*d*) orchard; (*e*) sport field; (*f*) water bodies; (*g*) arable field; (*h*) roads; and (*i*) fences.

Рис. 7. Розподіл нір мангуста жовтого (червоні крапки) на дослідній ділянці B. Пояснення кольорів: (*a*) *Acacia erioloba*; (*b*) забудовані території з *Acacia erioloba*; (*c*) порушені *Acacia erioloba*; (*d*) сад; (*e*) спортивний майданчик; (*f*) водойми; (*g*) орні землі; (*h*) дороги; (*i*) огорожі.

Discussion

The most important reason for the absence of the yellow mongoose in the mopane savanna is the soil type, not suitable for digging dens. Less important is the presence of oshanas flooded almost on a yearly basis, as the yellow mongoose often inhabits places close to water. Also, insects, especially termites, are common in mopane savanna, although population densities of small vertebrates are much lower here than in the acacia savanna (own observ.).

The land covered with acacia savanna has a sandy soil, suitable for digging. Higher preferences for *Combretum* vegetation and outskirts of arable fields can be explained probably by higher concentrations of small rodents (gerbils), which live there abundantly in burrow colonies (own observ.).

Although yellow mongooses belong to the 'solitary' group of mongooses [Veron *et al.* 2004] and are generally regarded as solitary foragers, previous studies revealed a great deal of variation and plasticity in the socio-spatial ecology of the genus *Cynictis*. The yellow mongoose has in fact a cooperative breeding system, whereby non-breeding members of a group feed and care for the young [Rasa *et al.* 1992].

Home range sizes of the yellow mongoose have been recorded as a minimum of 26 ha [Balmforth 2004] and a maximum of 250 ha (mean 70 ha; [Taylor & Meester 1993]), with male home ranges being more than twice as large as female home ranges. Home range sizes vary seasonally, with both sexes reducing home range sizes during colder periods [Mbatyoti, 2012]. Mean group size ranges from 2 to 13 ind. 3.7 in Kuruman River Reserve, Northern Cape [le Roux *et al.* 2008]; 6.3 in Western Cape near Heidelberg [Balmfort 2004], 6–5 ind. near the Vaal Dam in the Free State [Earle 1981].

In Potsberg Nature Reserve within the West Coast National Park, with grassland/bush on a sandy coast, 16–19 ind. with seven dens were recorded in an area of 2900 ha. Population density was calculated therefore as 1.1–1.3 ind. per 100 ha, and 0.23 groups per 100 ha [Cavallini 1993]. Le Roux et al. [2008] studied another low-density population (4–14 ind./100 ha) in the Kuruman River Reserve in the Northern Cape and found that groups consisted of 2–7 animals, including offspring. In the city of Windhoek, Namibia, at least 21 dens with at least 100 individuals were recorded. The overall estimated population density was at least 2 individuals per 100 ha and at least 0.4 groups per 100 ha. It was the highest around shrubby hills [Kopij 2023b].

Finally, in a medium-density population (23–26 ind./km^2) living in a farmland near Heidelberg (Western Cape), yellow mongooses formed groups in which both males and females defended a common territory that was used equally by all group members (6.3 on average). Overlap between home ranges of group members was extensive, whereas the ranges of neighbouring groups overlapped little or were clearly distinct from one another [Balmforth 2004]. The overall population density of the yellow mongoose in pure Acacia Savanna at Ogongo (16.8–25.3 ind./100 ha) was therefore higher than all above-quoted, and it was even higher (20.5–30.5 ind./100 ha) in transformed Acacia Savanna (Table 3). The high density recorded in the Ogongo acacia savanna can be linked with high density of rodents (gerbils), termites, and other invertebrates, as well as with sandy soil suitable for digging.

Table 3. Population density of the yellow mongoose in southern Africa

Таблиця 3. Щільність популяції мангуста жовтого в південній Африці

Locality	Habitat	Area size [ha]	Density (ind./100 ha)	Source
South Africa, Western Cape	Coastal grass/bush; West Coast National Park	2,900	1.1–1.3 (0.23 group)	Cavallini [1993]
Namibia, Windhoek	Urbanised environment (Highland Savanna)	5,000	>2.0 (>0.4 group)	Kopij [2023a]
South Africa, Eastern Cape	Grassland; Great Fish River Nature Reserve	?	4–10	Le Roux *et al.* [2016]
South Africa, Northern Cape	Kuruman River Reserve	3,200	4–14	Le Roux *et al.* [2008]
South Africa, Western Cape	Farmland in Kalahari Thornveld; Heidelberg area	?	23–26	Balmforth [2004]
Namibia, Omusati Region	Pure acacia savanna	380	16.8–25.3 (4.2 group)	This study
Namibia Omusati Region	Transformed acacia savanna	200	20.5–30.5 (5.0 group)	This study

A high density of the yellow mongoose (133–200 ind./km^2) was recorded in a grassy area of c. 20 ha in size in a land of c. 70 ha, which for most part of the year became an island on the Vaal Dam, Free State, South Africa. Earlé [1981] initially described a structure of group territories defended by both males and females, with up two 13 group members sharing a common den. Territory limits were patrolled regularly and scent-marks and faeces deposited at border latrines [Earle 1981]. However, the recorded exceptionally high density cannot be taken as an example of population density. It should be considered an unusual concentration caused by artificial factors (a garbage dump on an artificial island of an artificial dam).

Declarations

Funding. No funding was allocated for this study.

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

Handling of materials: The study was conducted in compliance with the current legislation in regard to working in protected areas and with live animals.

References

Avenant, N. L., J. A. J. Nel. 1992. Comparison of the diet of the yellow mongoose in a coastal and a Karoo area. *South African Journal for Wildlife Research*, **22**: 89–93.

Balmforth, Z. E. 2004. The demographics, spatial structure and behaviour of the yellow mongoose, Cynictis penicillata, with emphasis on cooperative breeding. PhD thesis, University of Sussex, Brighton, England.

Bizani, M. 2014. Diet of the yellow mongoose (Cynictis penicillata) in the Albany Thicket Biome of South Africa. PhD thesis, University of Fort Hare, Fort Hare, South Africa.

Cavallini, P. 1993. Spatial organization of the yellow mongoose Cynictis penicillata in a coastal area. *Ethology Ecology & Evolution*, **5** (4): 501–509.

Cronk, N. E., N. Pillay. 2019. Flexible use of urban resources by the yellow mongoose Cynictis penicillata. *Animals*, **9** (7): 447. CrossRef

Cronk, N. E., N. Pillay. 2021. Home range and use of residential gardens by yellow mongoose Cynictis penicillata in an urban environment. *Urban Ecosystems*, **24** (1): 127–139. CrossRef

Earlé, R. A. 1981. Aspects of the social and feeding behaviour of the yellow mongoose *Cynictis penicillata* (G. Cuvier). *Mammalia*, **45**: 143–152. CrossRef

Herzig-Straschil, B. 1977. Notes on the feeding habits of the yellow mongoose Cynictis penicillata. *African Zoology*, **12** (1): 225–229. CrossRef

Kopij, G. 2018. Breeding bird community of Ogongo Game Reserve, north-central Namibia. *International Science & Technology Journal of Namibia*, **12**: 117–126.

Kopij, G. 2023a. Mammal diversity of an urbanised environment in an arid zone of south-west Africa. *Theriologia Ukrainica*, **25**: 3–14. CrossRef

Kopij, G. 2023b. Status, distribution and numbers of birds in the Ogongo Game Park, north-central Namibia. *Namibian Journal of Environment*, **7**: B-20. CrossRef

Le Roux, A., M. I. Cherry, M. B. Manser. 2008. The effects of population density and sociality on scent marking in the yellow mongoose. *Journal of Zoology*, **275**: 33–40. CrossRef

Le Roux, A., Z. Balmforth, O. A. Mbatyoti, M. Bizani, N. L. Avenant, [et al.]. 2016. A conservation assessment of Cynictis penicillata. *In*: M. F. Child, L. Roxburgh, E. Do Linh San, [et al.]. (eds). *The Red List of Mammals of South Africa, Swaziland and Lesotho.* South African National Biodiversity Institute and Endangered Wildlife Trust, South Africa, 1–7. URL

Mbatyoti, O. A. 2012. Spatio-temporal ecology of the yellow mongoose Cynictis penicillata in the Great Fish River Reserve. M. Sc. thesis. University of Fort Hare, South Africa

Mendelsohn, J., A. Jarvis, C. Roberts, T. Robertson. 2009. *Atlas of Namibia. A Portrait of the Land and its People*. Sunbird Publishers, Cape Town, 1–200.

Mendelsohn, J., S. el Obeid, C. Roberts. 2000. *A profile of north-central Namibia*. Gamsberg Macmillan Publishers, Windhoek, 1–170.

Mendelsohn, J., B. Weber. 2011. The Cuvelai Basin, its water and people in Angola and Namibia. *Occasional Paper* no. 8. Development Workshop, Luanda, 1–122.

Nel, J. A. J., O. B. Kok. 1999. Diet and foraging group size in the yellow mongoose: a comparison with the suricate and the bat-eared fox. *Ethology Ecology & Evolution*, **11** (1): 25–34. CrossRef

Rasa, O. A. E., B. A. Wenhold, P. Howard, A. Marais, J. Pallett. 1992. Reproduction in the yellow mongoose revisited. *South African Journal of Zoology*, **27**: 192–195. CrossRef

Taylor, P. J. 2013. *Cynictis penicillata Yellow Mongoose*. *In*: J. Kingdon, M. M. Hoffmann (eds). *Mammals of Africa*, V: Carnivores, Pangolins, Equids and Rhinoceroses. Bloomsbury, London, 334–339.

Taylor, P. J, J. Meester 1993. Cynictis penicillata. *Mammal Species*, **432**: 1–7. CrossRef

Theriologia Ukrainica, **30**: 97–108 (2025)
p-ISSN 2616-7379 • e-ISSN 2617-1120
DOI: 10.53452/TU3011

METHOD FOR ESTIMATING ANIMAL SIZE BY CAMERA TRAP IMAGES USING REFERENCE OBJECTS

Sergii Gashchak

Key words

Remote studies, camera trap, mammals, animal sizes, indirect methods of measurements, setup of the field equipment, graphics editor

doi

http://doi.org/10.53452/TU3011

Article info

submitted 21.10.2025
revised 21.12.2025
published 30.12.2025

Language

Ukrainian, English summary

Affiliation

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

Correspondence

S. Gashchak; Chornobyl Centre 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

Camera traps (CT) are increasingly used in zoological studies, primarily to identify species, estimate their abundance, distribution, behaviour, etc. However, the full potential of CTs has not been widely adopted, for instance, the opportunity to estimate animal size. This information is vital for analysing population structure and status, and for individual identification, especially in species lacking distinct external markers. This study presents an author-developed method for estimating animal size based on CT images. It is based on comparing the relative size of the animal in the image with that of reference objects with known linear dimensions, which were photographed by the CT at the same location. As reference objects, the author used a set of one-metre poles with brightly coloured 20 cm markings, installed in front of the CT, along a predefined radial grid within a sector of c. 30° and a radius up to 8 m. The key conditions for precise size estimation are: strict adherence to the grid design, visibility of the point where the pole meets the ground surface, and the presence of unchanging elements within the CT's field of view. It is also important to select images where the animal's body is positioned parallel to the frame, and the legs are vertically aligned. The grass in front of the CT is recommended to be kept at the lowest level to ensure visibility of where the legs meet the ground. All procedures with the images of the animals and the poles were carried out in Adobe Photoshop (overlapping, aligning, measuring). The precise alignment of the pole and animal positions favours an accuracy of size estimation up to a few centimetres. An error of ±1 m in determining the pole and animal positions results in an error of size estimation of ±25% at a distance of 3 m from the CT, decreasing to ±10% at 7 m. A function of the change in linear dimensions with distance from the CT helps to estimate size more precisely. All examples and calculations were made for conditions using the Browning BTC-7 camera trap in Ultra Video mode. For other CT models and modes the parameters of the grid, the dimension-distance function, and the evaluation error will vary, and they can be recalculated, though the main regularities will remain consistent.

Cite as

Gashchak, S. 2025. Method for estimating animal size by camera trap images using reference objects. *Theriologia Ukrainica*, **30**: 97–108. [In Ukrainian, with English summary]

Метод оцінки розміру тварин по світлинам з фотопасток за допомогою референтних об'єктів

Сергій Гащак

Резюме. Фотопастки все більше використовуються у зоологічних дослідженнях, переважно, для виявлення видів, оцінки їх чисельності, поширення, поведінки, і таке інше. Проте не всі їх можливості набули популярності, зокрема – можливість оцінити розмір тварини. Ця інформація дуже важлива при вивченні структури і загального стану популяції, для визначення особин, особливо, для видів з нечіткими зовнішніми ознаками. У роботі представлено власноруч розроблений метод оцінки розмірів тварин при роботі з фотопастками. Він полягає у порівнянні відносних розмірів тварини на зображенні з відносними розмірами референтних предметів відомої лінійної величини, окремо сфотографовані фотопасткою на тому самому місці. У якості референтних предметів взято набір 1 м жердин з яскравими кольоровими 20 см мітками, розміщених перед фотопасткою за певною радіальною схемою у секторі кутом 30° і радіусом до 8 м. Показано, що суворе дотримання схеми, видимість місця контакту жердин з ґрунтом, наявність незмінних елементів у полі зору камери є ключовими умовами для точної оцінки розмірів. Важливо також обирати зображення, де тіло тварини розташовано паралельно кадру, а ноги вертикально. Трав'яний покрив перед фотопасткою бажано підтримувати на найнижчому рівні, щоб було видно місце контакту ніг з ґрунтом. Всі камеральні процедури з зображеннями тварин і референтних жердин проводились у Adobe Photoshop (накладення, суміщення, вимірювання). Повний збіг місця розташування жердини і тварини сприяє точності оцінки до кількох сантиметрів. Помилка у ±1 м у визначенні місця їх положення дає помилку в оцінці розмірів до ±25% на відстані 3 м від фотопастки, і зменшується до ±10% на відстані 7 м. Розрахунок параметрів функції зміни лінійних розмірів жердин за відстанню від фотопастки допомагає точніше оцінити розміри тварини. Всі приклади і розрахунки зроблені для умов використання фотопастки Browning BTC-7 у режимі відео Ultra, для інших моделей і умов параметри референтної мережі, функції зміни лінійних розмірів і величина помилки будуть дещо іншими, їх треба розраховувати, але головні закономірності збережуться.

Ключові слова: дистанційні дослідження, фотопастка, ссавці, розміри тварин, непрямі методи вимірювань, налаштування польового обладнання, графічні редактори.

Вступ

Одне з питань, яке виникає при дистанційних дослідженнях тварин, це оцінка їхніх розмірів. Така інформація є вихідною як для вивчення структури і загального стану популяції, так і є важливою для ідентифікації особин, особливо, коли розмір і пропорції є одними з небагатьох ознак, що відрізняють одну особину від іншої чи є ознакою вікового та статевого диморфізму [Tombak *et al.* 2024; Berger 2012]. Звичайно, для цього за допомогою вимірювальної рулетки, лінійки чи іншого засобу визначають стандартні, прийняті у науковому співтоваристві довжини «від і до» якихось стандартних точок на тілі тварини [e.g. Abelentsev *et al.* 1956; Kuznetsov 1975]. Довгий час єдиним способом це зробити було вилучення тварини з природи, на цьому побудовані всі зведення минулого, що включають огляди розмірів тварин [e.g. Abelentsev *et al.* 1956; Richard-Hansen *et al.* 1999]. Проте, таке вилучення не завжди можливо, та/або не завжди прийнятне з наукових, екологічних чи етичних міркувань. Нарешті, це коштує занадто багато зусиль. Тому дослідники шукали опосередковані прийоми, один з яких полягає у порівнянні зображення тварин на світлинах з зображеннями чогось на тих самих світлинах, чиї лінійні розміри відомі.

Так, Дж. Бергер [Berger 2012] просто штангенциркулем на зображені вимірював відносні розміри лосів і вівцебиків, сфотографованих у дикій природі, і порівнював їх з розмірами лосів і вівцебиків, яких тримали у загоні. При цьому дослідник враховував і відстань до тварин, і дотримувався стандартних налаштувань фотокамери, і взагалі провів попередню методологічну роботу з оцінки надійності цього методу. Дещо схожий прийом був використаний і в іншому дослідженні [Willisch *et al.* 2013], при оцінці розмірів альпійських козлів: на світли-

нах де поруч знаходилися кілька тварин, розмір одних особин оцінювали відносно розміру інших, яких вже поміряли раніше. А першим референтним об'єктом був козел з тієї самої групи, якого іммобілізували, і це дозволило визначити всі розміри на тілі безпосередньо. До зовсім іншого підходу звернулися у дослідженні леопардів у Африці [Tarugara *et al.* 2019]. Тварин заманювали принадою на стовбур дерева, нахилений під кутом до живого дерева, перед фотопасткою, а у якості калібру використовували цвяхи, забиті у нахилений стовбур через 20 см. Виміри здійснювали вже у графічному редакторі.

Ще у одному дослідженні [CuCui *et al.* 2020] для оцінки розмірів оленів використовували 2 м жердину з яскраво розмальованими 5-см мітками. Спочатку, за допомогою фотопастки, отримували світлину з зображенням тварини, потім визначали місце, де знаходилася передня нога, ставили туди калібрувальну жердину — і робили ще один знімок з жердиною, а потім провадили порівняння і оцінку інструментаріями графічних редакторів. Нарешті, ще один і принципово відмінний підхід полягав у визначенні фокальної відстані камери у фотопастці і у використанні цього значення при розрахунках розмірів як дрібних тварин — бродячих котів [Paton *et al.* 2024], так і великих — північного оленя [Leorna *et al.* 2022]. У цих дослідженнях ключову роль грало просторове калібрування зони детекції перед фотопасткою, оскільки важливо було знати, на якій відстані від камери знаходиться тварина. До початку робіт дослідники за допомогою набору калібрувальних жердин розмічали регулярні смуги у секторі зйомки, і фотографували їх фотопасткою. Як і в інших роботах, далі дослідники накладали зображення з тваринами на зображення з калібрувальними жердинами і провадили оцінку розмірів засобами графічних редакторів.

Отже, сама ідея доволі зрозуміла, а можливість отримати велику кількість зображень живих тварин за допомогою фотопасток у їхньому природному середовищі, та ще й у динаміці, відкриває простір і для досліджень, де розмір має значення.

Автор даної статті зайнявся дослідженнями з використанням фотопасток доволі давно, ще у 2001 р. [Gashchak 2008], і майже зразу зіткнувся з проблемою визначення розміру. Незалежно від того, хто і як на той час це робив у світі, автор розробив свою власну методику, хоча і визнає, що за ключовими деталями вона нагадує методики з вище згаданих досліджень і в певній мірі являє собою їх синтез. Отже, рішення знайдено у порівнянні розмірів тварини, яку зняла фотопастка, з розмірами стандартних вимірювальних жердин, розміщених перед фотопасткою до початку робіт. Фотопастка знімала майданчик з жердинами, далі вони прибиралися, а пізніше, якщо виникала потреба, отримані фото-відео зображення тварин порівнювали з зображеннями жердин за допомогою графічного редактора. Автор ділиться власним досвідом, описує підходи, обговорює «підводні каміння», технічні проблеми, і прийоми роботи з графічними редакторами. Представлена методика оцінки розміру виявилася відносно успішною і використовується вже понад 10 років [Gashchak *et al.* 2016, 2022; Gashchak 2024].

Загальні підходи

Ще з самого початку, розуміючи, що тварин у кадрі треба з чимось порівнювати, автор використовував одну жердину з мітками через 50 см, з якою ходив перед фотопасткою. Потім з'ясувалося, що було б добре, якби жердина фотографувалася на кількох стандартних відстанях від фотопастки, а тому потрібна не одна, а кілька жердин, і вони мають бути достатньо великими, щоб їх роздивитись на знімку, і достатньо легкими, щоб можна було переносити на великі дистанції. Потім жердини були ще й пофарбовані у яскраві кольори, щоб краще було видно у різних умовах.

Розташування жердин

Відповідно до заявлених виробниками специфікацій більшість фотопасток минулого (2010–2020 роки) мали кут зору об'єктиву (FOV) близько 52–55° (якщо, звісно, вони не були широкоформатними). Попри ці величини, безпосередньо у кадр потрапляла помітно менша частина зображення: по горизонталі 40–42°, і по вертикалі 30°. У цьому неважко переконати-

ся, якщо сфотографувати дві мітки, що збігаються з краями кадру, і точно виміряти відстань між ними і відстань від міток до камери, і згадати формули тригонометрії, або просто звернутися за допомогою до он-лайн калькуляторів.

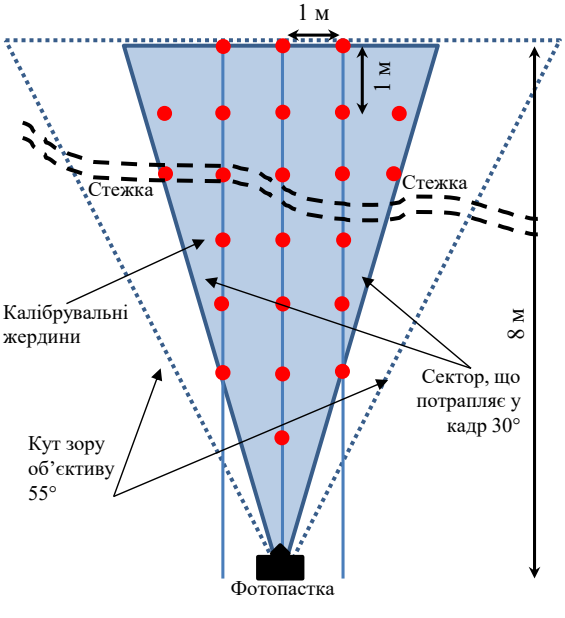
Таке не заявлене виробниками зменшення картинки, напевно пов'язане з особливостями матриці і способом обробки у прошивці. Хто мав фотопастки різних виробників, скоріше побачив, що якісь показують набагато більшу картинку (наприклад, Bushwhacker Big Eye D3N), ніж інші (наприклад, Browning BTC-7FHD-PX). Чому це важливо? Тому що, розміщуючи фотопастку на висоті 50–70 см від землі, в кадр потрапить об'єкт у повний зріст (тобто не вище 50–70 см) не ближче, як за 2–2,5 м, а може і далі (як у випадку з Browning BTC-7FHD-PX). Для більших тварин камера має бути і далі, і вище від центру зони зйомки, бо інакше від тварин залишатимуться тільки ноги.

Отже, якщо дослідник не зосередився на дослідженні тварини певного розміру, то мусить шукати компроміс між висотою розташування фотопастки і відстанню до центру зони зйомки. У власних дослідженнях автор прийшов до висновку, що оптимальна висота розташування фотопастки складає близько 60–70 см, а відстань до центру зони зйомки — не менше 4 м, щоб тварину, що біжить по стежці, камера встигла зняти.

Виходячи з цього, калібрування простору у зоні зйомки автор починав з другого метру від фотопастки, і — далі через кожний метр (рис. 1, *a–b*). Звичайно такий майданчик представляв собою сектор перед фотопасткою радіусом від 6 до 10 м. В ідеалі, калібрувальні жердини мали б стояти по більш щільній сітці, на кожному метрі, але за цим стоїть їх дуже висока кількість, що у всіх відношеннях обтяжує польової роботи.

Автор обмежив їх обсяг 20–24 жердинами, розташованими у трьох основних лініях (рис. 1): центральна — 7 жердин, починаючи з другого метру від фотопастки, і далі через кожен метр, і дві бокові лінії з шести жердин, паралельних до центральної, розташованих, починаючи з третього метру, і — додаткові жердини ще по бокам, звичайно, на стежці, якщо така є. Для визначення ліній і напрямку автор використовував товсту мотузку довжиною 10 м з мітками з чорної ізоляційної стрічки через кожен метр.

Примітка. Жердини на центральній лінії перекривають одна одну у полі зору камери, якщо їх розмістити строго по центру перед фотопасткою. Автор вирішував цю проблему або зміщенням кожної вбік на 10–40 см від центральної лінії, або зміщенням самої центральної лінії.



a

b

Рис. 1. Схема розташування калібрувальних жердин перед фотопасткою у секторі зйомки (*a*) і приклад, як це виглядає на місцевості (*b*).

Fig. 1. Layout of reference poles grid in front of the camera trap in the shooting sector (*a*) and an example of how it looks on the site (*b*).

Строге витримування метражу між жердинами для автора було не так важливе, як і знання відстані від жердини до камери. Головне — щоб було видно, де встромлена жердина, щоб на етапі порівняння зображення тварини з зобрженням жердин не було сумнівів, положення якої жердини збігається з розташуванням звіра, або є найближчим. З тією ж проблемою була пов'язана і необхідність регулярно прибирати траву, якщо вона там росла.

Дизайн жердин

Кожна жердина представляла собою дерев'яну планку довжиною 102 см і перерізом 1.5×1.5 см (можна і круглі, наприклад з бамбуку або горішника), в один кінець якої встромлено цвях без шляпки довжиною 7–10 см. Цей цвях необхідний саме для встромляння жердини у ґрунт, щоб калібрувальна частина цілком залишалася над ґрунтом.

Кожна жердина розмічена на відтінки по 20 см (плюс 2 см зверху), які пофарбовані послідовно у яскраві жовті і помаранчеві кольори (краще флуоресцентні фарби). Щоб чіткіше була видна межа між кольорами, автор обмотував межу чорною ізоляційною стрічкою. Пофарбовані останні 2 з 102 см довжини разом з чорною стрічкою дозволяли підкреслити верхній кінець жердини. Для перенесення всі жердини скріпляли бандажною стрічкою і складали у спеціально пошитий чохол з ручками. Щоб кінці зі цвяхами не пошкодили чохол, автор вставив у один кінець чохла пластикову ємність відповідного діаметра. Вага такого набору складала не більше 3,5–4,0 кг. За відсутності надзвичайних обставин і при елементарному догляді такі жердини слугуватимуть довго.

Примітка. Наявність цвяха в одному кінці жердини не гарантує, що вона буде триматися на всіх субстратах. На дуже розсипчастих або м'яких, єдиний вихід — встромити жердину глибше за рахунок повної довжини. На дуже твердих (асфальт, і таке інше) треба шукати додаткові стійкі основи (наприклад, дерев'яні шайби, заздалегідь нарізані з поліна). Важливо розуміти, що не стільки важливо спостерігати повну довжину жердини, скільки чітке уявлення, де саме вона торкається поверхні і бачення кольорових відтинків.

Додаткові дії

У природних умовах, як би досконало ми все не встановлювали і не вимірювали, немає жодних гарантій, що при поверненні знайдемо нашу фотопастку і майданчик такими самим, як залишили. Якщо фотопастка встановлена на дерево, то поява листя, дощ, вітер, опад листя або налипання снігу змінюють навантаження на стовбур і він змінює своє положення, нахиляється, або навіть трохи розгортається. Та картинка, яку бачили у кадрі, коли знімали калібрувальні жердини, за орієнтацією не буде збігатися з наступними. Це — абсолютна норма. Так само на оцінку що де знаходиться впливають свіжі пориї кабанів або трав'яний покрив, якого важливо позбавлятися.

Отже треба, щоб перед камерою були додаткові незмінні об'єкти, до яких можна було б прив'язатися під час накладання світлин з калібрувальними жердинами на світлини з твариною. У багатьох випадках, особливо в лісових угіддях, такими незмінними об'єктами стають основи стовбурів дерев (саме основи, бо вони змінюють положення менш за все). Додатково на таких стовбурах можна зробити невеличкі, але добре помітні на світлинах зарубки, якщо немає виразних природних міток (сучки, подряпини і таке інше). Якщо дерев немає, можна покласти перед камерою кілька великих каменів, або навіть забити у землю декілька невеличких кілків (на кшталт залишків стовбурів дерев).

Всі ці дії — дуже важливі, бо незначне, на кілька градусів змінення розвороту камери повністю спотворює відображення простору і, як наслідок, викликає невірні оцінки розміру тварин. Ключові точки на світлинах, що порівнюються, мають обов'язково збігатися!

Маніпуляції з світлинами за допомогою графічних редакторів

Застосунків, які дозволяють зберігати, каталогізувати та редагувати фото-відеоматеріали існує безліч. А в останнє десятиріччя — ще й багато застосунків, що спеціалізуються на

управлінні фото-відеоматеріалами з фотопасток. Автор, за давно укладеною звичкою, використовує для каталогізування, перегляду і первинної обробки фото-відео матеріалів програмний застосунок ACDSee Photo Studio Ultimate, а для порівняльних маніпуляції і оцінки розміру тварин — Adobe Photoshop. Отже, далі буде пояснене, що автор робив, оцінюючі розміри тварин за допомогою саме цих застосунків, але подібні інструментарії можна знайти і в інших застосунках. Також автор переконаний, що більшість читачів знайомі з такими застосунками і мають досвід роботи з ними, тому наведений нижче детальний опис маніпуляцій розрахований суто на пояснення власних дій, хоча і може буде корисний для тих, кому це незнайоме.

Роль ACDSee була обмежена лише зручним пошуком вихідного фото-відеоматеріалу, простим прийомом експорту фото-кадра з відео-ролика (кнопка «Extract current frame» при перегляді відео), та, за потребою, попередня обробка світлини (частіше за все, корекція яскравості і контрастності). Далі всі маніпуляції здійснювалися у Adobe Photoshop.

Наприклад, маємо один відео-ролик з ведмедем (за 13.06.2021) і один ролик з розставленими калібрувальними жердинами (за 7.05.2021) з однієї локації. З обох роликів екстрагували по відповідному бажаному кадру у форматі *.jpg (рис. 2). Далі обидві світлини відкриваємо у Photoshop. Вони доволі сильно відрізняються (з'явилася і підросла трава, з'явилося листя). Більш того, у кадрі з ведмедем зменшилося зображення стовбура дерева (у лівому нижньому куті), що колись впало і лежало перед фотопасткою. Очевидно це сталося внаслідок появи листя і сезонної зміни кількості вологи у кроні дерева з фотопасткою, тому нахил стовбура трохи змінився. Без підгонки зображень двох світлин по ключовим незмінним елементам не можливо здійснювати оцінку розмірів ведмедя.

Для узгодження світлин за розташуванням «незмінних» ключових об'єктів, світлину з жердинами автор повністю виділяв (Ctrl-A) і копіював у буфер (Ctrl-C), а потім вставляв додатковим шаром (Ctrl-V) поверх світлини з твариною[1]. Для того, щоб на зображенні шару, що зверху, проявилося зображення на шарі, що під ним, треба зробити його напівпрозорим через зміну налаштування у «Параметрах накладання», а саме: клікнути правою клавішею мишки на шарі з жердинами і вибрати опцію «Параметри накладання», у новому вікні з параметрами змінити налаштування «Непрозорість» зображення. За замовчуванням, там вказано 100 %. Треба вибрати таке значення, щоб ключові незмінні елементи і на верхньому, і на нижньому зображенні виглядали більш-менш однаково чітко (рис. 3). Неважко переконатися, що виникає «роздвоєння» ключових та інших елементів, що як раз і пов'язане з зміною орієнтації фотопастки.

Рис. 2. Вихідна світлина з твариною, розмір якої треба оцінити (*a*), і – того самого майданчика з калібрувальними жердинами (*b*). Червоними колами показані ключові незмінні елементи майданчика, які слугуватимуть для точного суміщення обох зображень.

Fig. 2. Initial picture with the animal the size of which has to be measured (*a*), and the picture of the same site with the reference poles (*b*). The red circles indicate key unchangeable elements of the site which are used for correct overlapping of both images.

[1] Важливо, щоб обидві світлини мали однаковий розмір, і попередньо ніяк не обрізалися.

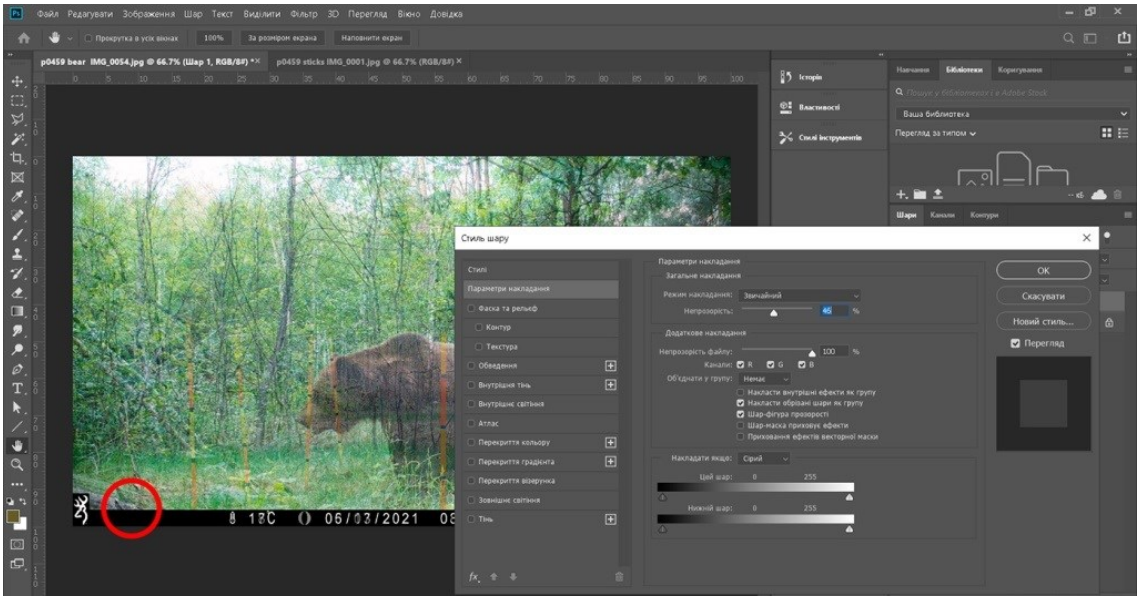


Рис. 3. Вигляд світлин у Photoshop після накладення одної на одну і налаштування напівпрозорості верхньої. Червоним колом показане «роздвоєння» ключового незмінного елементу у лівому нижньому куті.

Fig. 3. The view of the picture in Photoshop after overlapping and adjusting semi-transparency of the upper layer. Red circle indicates 'bifurcation' of the key unchangeable element in the left lower corner.

Для того, щоб ключові елементи зійшлися, треба щонайменше перемістити верхній шар у відповідний бік, доки не зійдуться. Для цього використовують кнопку «Переміщення» («хрестик»), першу у боковій панелі інструментів і маркер миші. Важливо при цьому не змінювати пропорції шару, що може статися при необережному натисканні на межі шару.

Просте переміщення може не дати бажаного результату. Якийсь ключовий елемент зійдеться на обох шарах, але інший — ні. Частіше за все це пов'язане з поворотом камери навколо горизонтальної осі (закручування). Щоб подолати і цю проблему, треба скористатися функцією «Повернути»: треба вибрати у верхньому меню «Редагувати», далі — «Трансформувати», і — «Повернути». Як правило, необхідно виконати по кілька послідовних ітерації «Переміщення» і «Повернути», щоб всі ключові елементи на обох шарах зійшлися.

Оцінка розмірів тварини

Коли ключові елементи на обох шарах збіглися, можна переходити до оцінки розмірів тварини. Для цього, перш за все, необхідно визначити, положення яких жердин збігається з положенням звіра. Від точності визначення залежить точність оцінки (див. нижче). Використання ближчих до фотопастки жердин буде зменшувати оцінку, а дальніх — збільшувати. Трава і сніг, як правило, заважають, необхідний певний досвід, відчуття, яке положення жердин найбільш збігається з положенням тварини.

Якщо необхідна жердина визначена, то далі у боковому меню інструментарію Photoshop береться «Лінійка» і вимірюється довжина у пікселях одного-двох чи навіть всіх 20-сантиметрових кольорових відтинків (якщо їх повністю видно) на жердині. Далі вимірюється у пікселях бажаний розмір тварини (наприклад, зріст у плечах).

Далі простий розрахунок:

$$x = \frac{b \times 20}{a}$$

, де x — розмір у сантиметрах тварини, який оцінюється, a — довжина 20-см відтинку калібрувальної жердини у пікселях, 20 — довжина калібрувального відтинку у см; b — довжина у пікселях того розміру тварини, який оцінюється.

Рис. 4. Приклад оцінок розмірів калібрувальних жердин і звіра за допомогою інструментарію Photoshop.

Fig. 4. An example of the animal's and pole's size estimation using tools of Photoshop.

На рисунку 4 подано приклад вимірів, а розрахована висота ведмедя у холці відповідно дорівнює: x = 435 пікс × 80 см / 325 пікс = 107 см.

Обговорення

Отже, представлений вище метод оцінки розмірів тварини за їх фотографіями відносно простий. Все що треба, це — виготовити щось (наприклад, калібрувальні жердини) відомого розміру та/або з мітками відомого розміру і розмістити перед фотопасткою, зробити кілька знімків, щоб пізніше зображення тварини можна було б з чимось порівнювати. Але, як завжди, є певні нюанси, про які варто пам'ятати.

Добре відомо, щоб визначити розміри, зрозумілі для всіх, дослідник має дотримуватися певних правил [Abelentsev *et al.* 1956; Kuznetsov 1975]. Навіть, якщо тварина нежива або іммобілізована, невірні процедури даватимуть і такі самі невірні значення. Тварину треба розправити, але не розтягувати, використовувати одні і ті самі точки на тілі, і таке інше. З живою твариною, що рухається, тим паче у кадрі, все набагато складніше. Тіло міняє своє положення, просідає, підіймається. Навіть незначні кутові помилки при оцінці положення викликають значні переоцінки або недооцінки розміру тварини [Tarugara *et al.* 2019; CuCui *et al.* 2020; Leorna *et al.* 2022; Paton *et al.* 2024]. Хутровий покрив буває різної товщини і стану, і це також заважатиме точній оцінці розмірів [Berger 2012; Tarugara *et al.* 2019]. З поміж отриманих матеріалів треба шукати такі зображення (або моменти відео), коли тварина знаходиться у позі, що найбільше відповідає «стандартній стійці», тобто: максимально уздовж кадру, щоб можна було поміряти довжину тіла, і випрямлені вертикально передні ноги (лапи), щоб можна було поміряти висоту у холці.

Точність оцінок не менше залежатиме від точності визначення місцезнаходження тварини у кадрі відносно місцезнаходження референтних калібрувальних предметів. Автор провів невеликий аналіз щодо ціни помилкового визначення на прикладі власних знімальних майданчиків перед фотопастками. Так, було взято 10 зображень розташування калібрувальних жердин перед фотопастками Browning BTC-7FHD-PX, що працювали в режим «Відео Ultra», і проведена оцінка, як змінюється кутова величина (у пікселях) 20-см відтинку на жердинах уздовж центральної лінії (див. рис. 1) від жердини у точці 2 м до точки 7 м. Далі, була побудована крива апроксимації ступеневої функції (рис. 5). Форма і параметри кривої є специфічними для даної камери, і будуть іншими для інших камер (і навіть режимів зйомки), хоча суть залишиться такою самою.

Далі, з урахуванням параметрів цієї функції було визначено, яка б була оцінка розміру, якби дослідник помилково визначив положення об'єкту (тварини, кінцівки тварини) не там, де він є, а — на один метр далі або ближче.

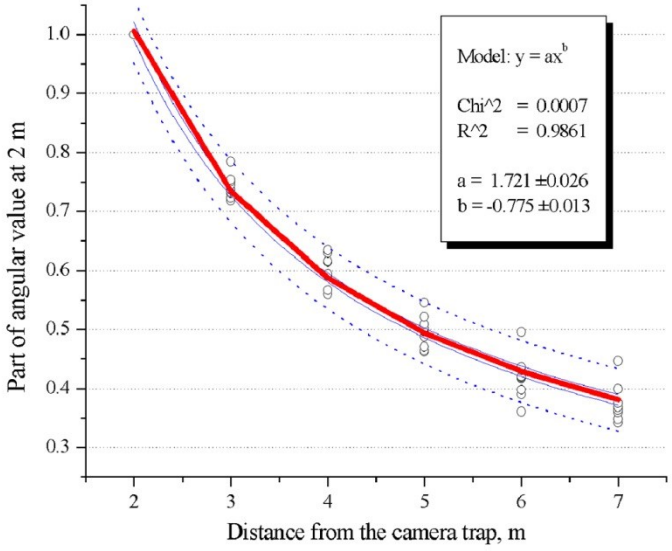


Рис. 5. Залежність відносного розміру кутової величини 20-см відтинку від відстані від фотопастки (Browning BTC-7FHD-PX, режим відео Ultra), у частках від кутової величини на відстані 2 м. Представлено вихідні дані (кружки), 95% довірчий інтервал (синя крива) та 95% прогнозований інтервал (синя пунктирна крива).

Fig. 5. Dependence of the angular value of the 20 cm mark (as a part of that at 2 m distance from the CT) on distance from the CT (Browning BTC-7FHD-PX, video mode Ultra). Original data (circles), 95% confidence limits (blue line), 95% prediction limits (blue dot line)

«Один метр» не є надмірною помилкою в умовах, коли горизонтальна поверхня розташована під кутом не більше 15° до камери, має певну кривизну, та ще й вкрита рослинністю. Виходить, що помилка в один метр коштуватиме ±25 % на 3 м відстані від фотопастки, і зменшуватиметься до ±10 % на 7 м (табл. 1). Причому, при помилці у бік до фотопастки розміри будуть недооцінюватися, а у протилежній бік — переоцінюватися. У випадку, коли розташування тварини збігається з розташуванням калібрувальної жердини, помилка буде мінімальною і залежатиме лише від того, наскільки можливо визначити точки на тілі для стандартних вимірювань. Якщо ж повного збігу не буде, дослідник має визначити, до якої жердини тварина ближче і хоча б приблизно визначити відстань від фотопастки, а далі — розрахувати кутову величину, яку мав би «калібр» у точці, де стоїть тварина, з урахуванням параметрів функції зміни кутової величини (за прикладом, як це було показано вище). Абсолютно точного визначення розміру, можливо, не буде, але оцінки стануть набагато більш обґрунтованими, ніж будь-які умоглядні «на око».

Більшу точність можна досягти лише за умов ретельного калібрування простору перед фотопасткою і такої самої ретельної стандартизації установки фотопастки (краще з орієнтуванням на один певний вид тварин). Автор даного повідомлення мав організаційно-технічні обмеження щодо польових робіт, а тому високу точність не міг досягти у принципі. Проте досвід інших дослідників показує, що якісний підхід до організації знімального майданчика і методична робота з розрахунку похибки таких вимірювань, дають точність визначення від ±1,0–1,5 см для дрібних тварин [Paton *et al.* 2024] до ±3–4 см для великих [Leorna *et al.* 2022].

Таблиця 1. Відмінність реального розміру і його оцінки, якщо помилково визначити відстань (± 1 м) між твариною і фотопасткою, % (Для умов: фотопастка Browning BTC-7FHD-PX, режим відео Ultra)

Table 1. Differences between the real size and the estimated size when distance is defined incorrectly (±1 m) between the animal and the CT, % (For the conditions: Browning BTC-7FHD-PX, video mode Ultra)

Відстань, що обирається, м	Відстань від фотопастки, що має бути, м				
	3	4	5	6	7
2	74.1				
3	100.0	81.0			
4	123.5	100.0	82.7		
5		120.9	100.0	84.4	
6			118.5	100.0	89.7
7				111.5	100.0

Поза високою точністю визначення розміру, висока точність визначення місцерозташування (відстань, кут), у момент, коли тварина вперше з'являється у кадрі, відкриває для дослідників і можливість розрахунку щільності тварин [Rowcliffe *et al.* 2008; Howe *et al.* 2017; Nakashima *et al.* 2018; Gilbert *et al.* 2021; Morin *et al.* 2022].

У зв'язку з тим, що, за даною і за схожими методиками, порівняння тварини з референтним об'єктом, як правило, відбувається не прямо, а камерально, за їх зображеннями, за допомогою графічних редакторів, дуже важливо, щоб ці зображення зійшлися настільки, наскільки це максимально важливо. Фотопастка з якихось причин може змінити положення — зміниться і поле її зору. Щоб у майбутньому була можливість звести зроблені у різний час зображення, треба подбати про пошук чи інсталяцію у полі зору камери кількох незмінних і добре видних елементів (стовбури дерев, каміння, колоди і таке інше). На важливість цього моменту звертають увагу і інші дослідники [Paton *et al.* 2024]. Так само дуже важливо і про що кажуть всі дослідники, важливо прибирати трав'яну рослинність, щоб не заважала бачити, де саме ноги тварини торкаються поверхні ґрунту.

Автор цього матеріалу багатократно оцінював розміри тварин у фото- й відеоматеріалах (рис. 6) [Gashchak *et al.* 2016, 2022; Gashchak 2024. Дякуючи даній методиці, з'ясовано, що у Чорнобильській зоні відчуження мешкає не один, а кілька особин бурого ведмедя [Gashchak *et al.* 2016], з'явились додаткові аргументи щодо розрізнення окремих особин рисі і підрахунку їх чисельності [Gashchak *et al.* 2022], та більш предметно обговорювалось яких саме котів зафіксувала фотопастка [Gashchak 2024].

Підхід до «калібрування» простору перед фотопасткою, як описано вище, виявився спрощеним. Він не тільки завдавав складнощі при оцінці розміру, а й обмежував можливості по оцінці їх щільності. Працюючи над даним повідомленням, автор прийшов до висновку, що треба приділяти ще більше уваги до якості організації зони зйомки. Більш того, автор радив би замість раніше представленої схеми (див. рис. 1), перейти до радіальної (рис. 7).

Рис. 6. Приклади оцінок розмірів тварин різних видів хижих звірів: (*a*) рись, у холці — 55–57 см; (*b*) вовк, у холці — 62–64 см; (*c*) ведмідь, у холці — 105–110 см; (*d*) кіт дикий, довжина тіла від носа до основи хвоста 60–62 см.

Fig. 6. Examples of animal size estimations for different predatory mammals: (*a*) lynx, in shoulders—55–57 cm; (*b*) wolf, in shoulders—62–64 cm; (*c*) brown bear, in shoulders—105–110 cm; (*d*) wild cat, body length from nose to tail base—60–62 cm.

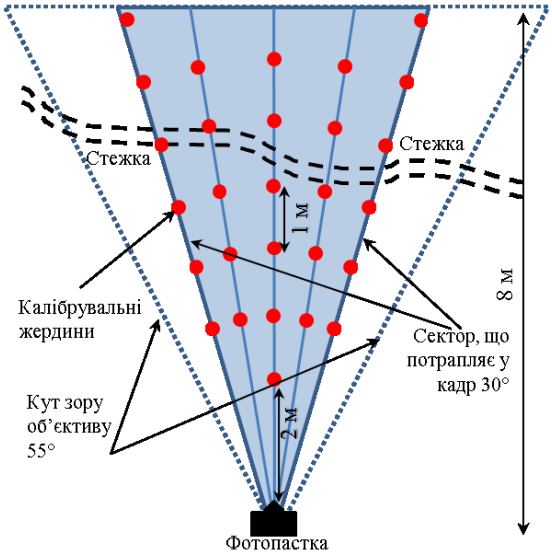


Рис. 7. Схема радіального розташування калібрувальних жердин перед фотопасткою.

Fig. 7. Layout of radial grid of the reference poles in front of the camera trap.

Для цього за допомогою мотузки і з центром у точці з фотопасткою позначити у зоні зйомки кілька дуг радіусом 2, 3 і так далі метрів (скільки потрібно). Далі, чітко визначити центральну радіальну лінію, вона має збігатися з центральною вертикальною лінією у кадрі фотопастки, а потім — так само крайні ліву і праву радіальні лінії, вони мають йти уздовж крайнього лівого і крайнього правого краю кадру (так, щоб калібрувальні жердини потрапляли у поле зору). Між центральною і боковими радіальними лініями — визначити додаткові по середині. Далі залишається лише розставити уздовж визначених радіальних ліній калібрувальні жердини, починаючи з другого чи третього метра від фотопастки, і — через метр.

При такій схемі зробити зйомку всіх жердин зразу, так щоб передні не закривали задні, не вийде. Треба або трохи змістити жердини вліво-вправо, щоб було видно всі (але при цьому, не залишаючи відповідну радіальну дугу), або поступово зняти кожну дугу з жердинами окремо (варто хоча б на одну жердину вішати мітку з номером метра, на якому вони стоять відносно фотопастки). Така робота коштуватиме додаткові зусилля, час і інструментарій, але обіцяє надати надійність наступних вимірювань і можливість оцінювати чисельність тварин.

Висновки

Запропонований метод оцінки розмірив тварин за фото-відео матеріалами з фотопасток включає наступні основні складові:

1. Наявність яскраво пофарбованих жердин (до 25 шт.) відомої лінійної величини з добре видною регулярною розміткою, придатних для перенесення у польових умовах.
2. Зачистка майданчика перед фотопасткою від трави, щоб було видно, де жердини та ноги тварин торкаються землі. Визначення незмінних елементів ландшафту перед фотопасткою, або інсталяція штучних імітаторів, щоб у майбутньому, при накладені світлин з жердинами на світлини з тваринами, можна було їх сумістити.
3. Розбивку на місцевості перед фотопасткою мережі точок (краще радіальної структури з центром у фотопастці), з кроком у 1 м між точками уздовж радіальних ліній, і установка жердин у ці точки.
4. Фотографування мережі з калібрувальними жердинами за допомогою тієї самої фотопастки, і прибирання жердин до початку роботи фотопастки.
5. Використовуючи засоби графічних редакторів (Photoshop), накласти світлину з жердинами на світлину з твариною, сумістити їх, орієнтуючись на незмінні елементи у кадрі, виміряти бажані розміри у пікселях і перерахувати їх у сантиметри.

Врешті, строга калібрувальна мережа перед фотопасткою, підтримка чистоти знімального майданчику від трави і наявність визначених незмінних елементів ландшафту є головними передумовами для точної оцінки розміру тварин.

Подяки

Автор висловлює подяку всім, хто брав участь у «калібруванні простору» перед фотопастками: Сергію Паскевичу, Євгенію Гуляйченку, Ігорю Чижевському, Максиму Крачковському, Григорію Шурші. Якими б не були легкими калібрувальні жердини, донести їх до місця, правильно розставити, а потім зібрати — клопітка і важлива справа. Автор дякує Ігорю Загороднюку і за ідею підготовки такого матеріалу, і за його змістовне корисне обговорення.

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

Abelentsev, V. I., I. G. Pidoplichko, B. M. Popov. 1956. *Mammals: General Characteristics of Mammals. Insectivores, Bats.* Publishing House of the Academy of Sciences of the Ukrainian SSR, Kyiv, 1–448. (Series: Fauna of Ukraine; Volume 1, Issue 1). [Ukrainian]

Berger, J. 2012. Estimation of body-size traits by photogrammetry in large mammals to inform conservation. *Conservation Biology*, **26** (5): 769–777. CrossRef

CuCui, S., D. Chen, J. Sun, [*et al.*]. 2020. A simple use of camera traps for photogrammetric estimation of wild animal traits. *Journal of Zoology*, **312** (1): 12–20. CrossRef

Gashchak, S. 2008. On the experience of automatic photography of wild animals in the Chornobyl zone. *Proceedings of the Theriological School*, **9**: 28–38. URL

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., 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. 2024. Annotated review of the mammal fauna in the Chornobyl Biosphere Reserve as of 2023. *Theriologia Ukrainica*, **28**: 3–33. CrossRef

Gilbert, N. A., J. D. Clare, J. L. Stenglein, [*et al.*]. 2021. Abundance estimation of unmarked animals based on camera-trap data. *Conservation Biology*, **35** (1): 88–100. CrossRef

Howe, E. J., S. T. Buckland, M.-L. Despres-Einspenner, [*et al.*]. 2017. Distance sampling with camera traps. *Methods in Ecology and Evolution*, **8**: 1558–1565. CrossRef

Kuznetsov, B. A. 1975. *Identification Guide to Vertebrates of the USSR Fauna. Part 3. Mammals.* Prosveshchenie, Moscow, 1–208. [Russian]

Leorna, S., T. Brinkman, T. Fullman. 2022. Estimating animal size or distance in camera trap images: Photogrammetry using the pinhole camera model. *Methods in Ecology and Evolution*, **13**: 1707–1718. CrossRef

Morin, D. J., J. Boulanger, R. Bischof, [*et al.*]. 2022. Comparison of methods for estimating density and population trends for low-density Asian bears. *Global Ecology and Conservation*, **35**: e02058. CrossRef

Nakashima, Y., K. Fukasawa, H. Samejima, H. 2018. Estimating animal density without individual recognition using information derivable exclusively from camera traps. *Journal of Applied Ecology*, **55**: 735–744. CrossRef

Paton, A., B. Brook, J. Buettel. 2024. A non-invasive approach to measuring body dimensions of wildlife with camera traps: A felid field trial. *Ecology and Evolution*, **14**: e11612. CrossRef

Richard-Hansen, C., J.-C. Vié, N. Vidal, J. Kéravec. 1999. Body measurements on 40 species of mammals from French Guiana. *Journal of Zoology*, **247**: 419–428. CrossRef

Rowcliffe, J. M., J. Field, S. T. Turvey, C. Carbone. 2008. Estimating animal density using camera traps without the need for individual recognition. *Journal of Applied Ecology*, **45**: 1228–1236. CrossRef

Tarugara, A., B.W. Clegg, E. Gandiwa, [*et al.*]. 2019. Measuring body dimensions of leopards (*Panthera pardus*) from camera trap photographs. *PeerJ*, **7**: e7630. CrossRef

Tombak, K. J., S. B. S. W. Hex, D. I. Rubenstein. 2024. New estimates indicate that males are not larger than females in most mammal species. Nature Communications, **15**: 1872. CrossRef

Willisch, C. S., N. Marreros, P. Neuhaus. 2013. Long-distance photogrammetric trait estimation in free-ranging animals: A new approach. *Mammalian Biology*, **78** (5): 351–355. CrossRef

Theriologia Ukrainica, **30**: 109–118 (2025)
p-ISSN 2616-7379 • e-ISSN 2617-1120
DOI: 10.53452/TU3012

RESULTS OF MONITORING OF BAT WINTER ROOSTS IN THE SILESIAN BESKIDS AND ŻYWIEC BESKIDS (WESTERN CARPATHIANS, POLAND)

Marcin Warchałowski[1], Wojciech J. Gubała[1], Czesław Szura[2], Grzegorz Szalbot[2], Bartłomiej Juroszek[2], Jakub Pysz[2], Piotr Dziki[3], Paweł Gądek[4]

Key words

flysch caves, Geoffroy's bat, hibernation, lesser horseshoe bat, Western Carpathians

doi

http://doi.org/10.53452/TU3012

Article info

submitted 12.09.2025
revised 21.12.2025
published 30.12.2025

Language

English, Ukrainian summary

Affiliations

[1] Tatra Museum of Tytus Chałubiński in Zakopane (Zakopane, Poland); [2] Association for the Protection of Caves 'Grupa Malinka' (Wisła, Poland); [3] Complex of Landscape Parks of the Silesia Voivodeship (Żywiec, Poland); [4] Speleoklub Bielsko-Biała (Bielsko-Biała, Poland)

Correspondence

Dr. Marcin Warchałowski; Tatra Museum of Tytus Chałubiński in Zakopane; 10 Krupówki Street, Zakopane, 34-500 Poland; Email: mwarchalowski@muzeumtatrzanskie.pl; orcid: 0000-0001-5886-5697

Abstract

We present the results of bat monitoring conducted between 2012 and 2025 in the Silesian Beskids and Żywiec Beskids. The research aimed to monitor known bat hibernation sites, discover new ones and analyse trends among the most numerous species of hibernating bats. Winter monitoring of caves was conducted in teams of at least two people, during the winter (mid-December to mid-March), from sunrise to sunset. Counts were conducted at sites that were adjacent to each other or could be connected during the same day to avoid errors resulting from recounting bats that had previously awakened. During the study, 19 caves were inspected irregularly. In total, 15 objects in the Silesian Beskids (caves Dująca, Głęboka w Stołowie, Wislańska, Malinowska Studnia, Miecharska, Salmopolska, Ostra-Rolling Stones, W Jaworzynie, Grabowa, W Trzech Kopcach, Malinowska, Lotnych Piasków, Półkuli, Studnia Wiatrów, and Czorny Grzib) and 4 in the Żywiec Beskids (caves W Boraczej, W Sopotni Wielkiej, Dymiąca Piwnica, and Oblica) were surveyed. The dominant species were the lesser horseshoe bat (*Rhinolophus hipposideros*) and the Geoffroy's bat (*Myotis emarginatus*). Also found were the brown long-eared bat (*Plecotus auritus*), Natterer's bat (*Myotis nattererri*), Daubenton's bat (*M. daubentonii*), greater mouse-eared bat (*M. myotis*), and whiskered bat/Brandt's bat (*M. mystacinus/brandtii*). A statistically significant increase in the number of lesser horseshoe bats was observed in caves W Trzech Kopcach ($r = 0.882$, $p \leq 0.01$) and Miecharska ($r = 0.937$, $p \leq 0.01$) between 1996 and 2025. The increase in the number of these bats in caves Ostra-Rolling Stones and Wislańska was statistically insignificant between 2013 and 2025. It is also worth noting a clear increase in the number of Geoffroy's bats wintering in the region, which is quite clearly visible in Wiślańska Cave. The most numerous hibernacula in the study area were the caves Ostra-Rolling Stones, Wiślańska, and Miecharska. The sites with the highest diversity (Simpson's coefficient) include the caves Czorny Grzib, Wiślańska, Miecharska, and Głęboka w Stołowie.

Cite as

Warchałowski, M., W. J. Gubała, C. Szura, G. Szalbot, B. Juroszek, J. Pysz, P. Dziki, P. Gądek. 2025. Results of monitoring of bat winter roosts in the Silesian Beskids and Żywiec Beskids (Western Carpathians, Poland). *Theriologia Ukrainica*, **30**: 109–118. [In English, with Ukrainian summary]

Результати моніторингу зимових сховищ кажанів у Сілезьких та Живецьких Бескидах (Західні Карпати, Польща)

Марцін Вархаловський, Войцех Й. Губала, Чеслав Шура, Гжегож Шабот, Бартомієй Юрошек, Якуб Пиш, Пьотр Дзікі, Павел Ґондек

Резюме. Представлено результати моніторингу кажанів, проведеного між 2012 і 2025 роками в Сілезьких і Живецьких Бескидах. Дослідження мало на меті моніторинг відомих місць зимівлі кажанів, виявлення нових місць та аналіз тенденцій для найчисленніших видів кажанів, що зимують. Зимовий моніторинг печер проводився групами щонайменше з двох осіб, протягом зими (з середини грудня до середини березня), від сходу до заходу сонця. Обліки проводили на ділянках, що прилягали одна до одної або могли бути об'єднані протягом одного дня, щоб уникнути помилок, що виникають внаслідок повторного обліку кажанів, які прокинулися раніше. Під час дослідження 19 печер обстежували нерегулярно. У Сілезьких Бескидах знайдено 15 місць (печери Дуя, Глибока в Столуві, Віслянська, Маліновська Студня, Мехарська, Сальмопольська, Гостра-Rolling Stones, Яворина, Грабова, Трьох Корчів, Маліновська, Льотних Пісків, Пулкулі, Студня Вітрів, Чорний Гриб) і 4 об'єкти в Живецьких Бескидах (печери Борача, Сопотня Велька, Димянка Півниця, Обліца). Домінуючими видами кажанів у моніторингу були підковик малий (*Rhinolophus hipposideros*) та нічниця триколірна (*Myotis emarginatus*). Також зустрічаються вухань бурий (*Plecotus auritus*), нічниці війчаста (*Myotis nattererri*), водяна (*M. daubentonii*), велика (*M. myotis*) та вусата або північна (*M. mystacinus / brandtii*). Статистично значуще збільшення кількості підковиків малих спостерігалося в печерах з Тшех Копках ($r = 0,882$, $P \leq 0,01$) та Мехарська ($r = 0,937$, $P \leq 0,01$) між 1996 та 2025 роками. Збільшення кількості цих кажанів у печерах Остра-Роллінг Стоунз та Вісланська було статистично незначним між 2013 та 2025 роками. Варто також відзначити явне збільшення кількості кажанів Жоффруа, які зимують у регіоні, що досить чітко видно в печері Вісланська. Найчисленнішими зимівниками в досліджуваній зоні були печери Остра-Роллінг Стоунз, Вісланська та Мехарська. До місць з найбільшим різноманіттям (коефіцієнт Сімпсона) належать печер Чорний Гриб, Віслянська, Мехарська та Глибока в Столуві.

Ключові слова: флішеві печери, зимівля, нічниця триколірна, малий підковик, Західні Карпати.

Introduction

Early data on bat hibernation in the Western Beskids were provided by Pax [1925]. Further studies appeared in the postwar years. At that time, the most important hibernacula were the caves W Trzech Kopcach and Malinowska [Kowalski 1953]. Later records resulted from improved cave exploration by amateur speleologists. New data were not published until the early 21st century [Mysłajek 2002; Mysłajek *et al.* 2007; Mysłajek *et al.* 2010]. In the last decade, over a dozen new bat hibernacula have been discovered in the Silesian Beskids, important for local bat populations.

At the same time, significant progress was made in discovering summer roosts for bats, especially lesser horseshoe bats (*Rhinolophus hipposideros*). In the 1990s, a colony of lesser horseshoe bats and greater mouse-eared bats (*Myotis myotis*) was described in a church in Górki Wielkie [Zygmunt 1995]. A small colony of lesser horseshoe bats was also found in an old mill in Pierściec. Subsequently, a colony of lesser horseshoe bats was described in a school in Brenna [Mysłajek & Jonderko 2010] and bat roost in Jaworze [Warchałowski *et al.* 2011].

Furthermore, roosts of lesser horseshoe bats and greater mouse-eared bats were discovered in Rychwałd. Two bat roost of lesser horseshoe bats were also found, located in a school and a castle, and a roost in an abandoned building in Grodziec [Warchałowski *et al.* 2014]. In 2017, new roosts were discovered in the village of Górki Wielkie [Warchałowski *et al.* 2018]. Long-term monitoring of breeding colonies in the area showed an increase in bat populations. At the same time, single bat roost of pipistrelles, brown long-eared bats, and Geoffroy's bats were also described during this period [Wołoszyn *et al.* 1994; Mysłajek *et al.* 2015; Warchałowski *et al.* 2019].

The present research aimed to monitor known bat hibernation sites, discover new ones and analyse trends among the most numerous species of hibernating bats.

Material and Methods

Winter monitoring of known caves was conducted in teams of at least two people, during the winter (mid-December to mid-March), from sunrise to sunset. Counts were conducted at sites that were adjacent to each other or could be connected during the same day to avoid errors resulting from recounting bats that had previously awakened. Bats were identified to species level by their external characteristics, without touching and awakening. Species that were difficult to distinguish with this method were counted as a group, e.g. *Myotis mystacinus/brandii* complex. Bats found in larger aggregations (e.g., Geoffrey's bats) were photographed and then counted from the photographs on a computer. Using simple graphics programs, a dot was marked above the face of each bat and then they were counted manually.

To estimate species diversity in the monitored sites, Simpson's coefficient (index) was calculated using the following formula:

$$D = \frac{\sum_{i=1}^{S} n_i\,(n_i - 1)}{N(N-1)}$$

where S is number of species; N is number of individuals; and n_i is number of individuals of the species.

The study was conducted in the Silesian Beskids and Żywiec Beskids [Kondracki 2011; Solon 2018]. Nineteen caves were inspected, where at least a few bats had been recorded over several years, particularly greater mouse-eared bats, lesser horseshoe bats, and Geoffroy's bats (Fig. 1). The sites were inspected with moderate regularity over the years (2012–2025), with an effort to regularly inspect sites of significant importance to the studied populations.

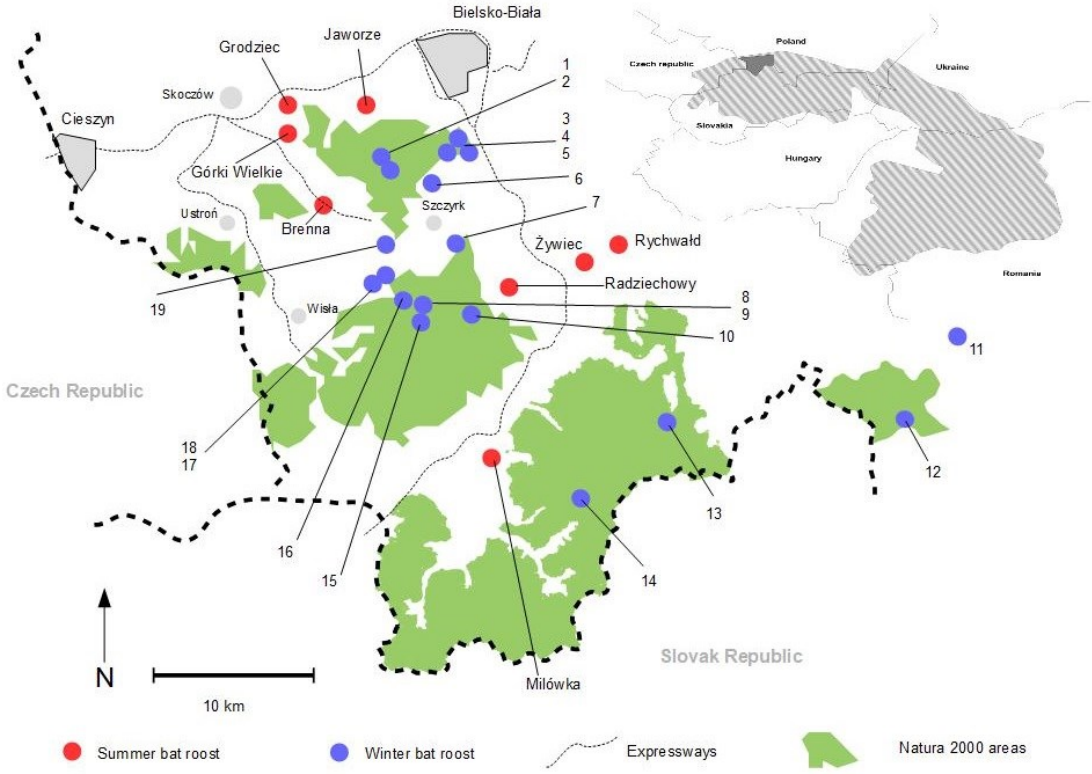


Fig. 1. Study area with marked controlled caves and known summer bat roost in the area. The grey dashed area indicates the Carpathians, the darker unhatched area is the study area (Beskid Śląski, Beskid Żywiecki).

Рис. 1. Досліджувана територія з контрольованими печерами і відомими літніми місцезнаходженнями кажанів. Сіра область — Карпати, темніша область — досліджена територія (Сілезькі та Живецькі Бескиди).

Table 1. Morphometric data of caves in the Silesian Beskids and Żywiec Beskids
Таблиця 1. Морфометричні дані печер у Сілезьких та Живецьких Бескидах

No.	Object	Length	Denive-lation	Altitude of main entrance (a.s.l.)	Description
1	Dująca cave	498 m	-17.5 m	989 m	
2	Głęboka Stołowie cave	554 m	-25.0 m	979 m	
3	Lotnych Piasków cave	726 m	23.4 m	1109 m	
4	Studnia Wiatrów cave	437 m	-18.5 m	~850 m	
5	Półkuli cave	51 m	-11.5 m	~850 m	
6	W Trzech Kopcach cave	1244 m	32.6 m	972 m	Cave known since the 1940s, for years the longest cave in Polish Flysh Carpathians
7	W Jaworzynie cave	86 m	-4.0 m	1019 m	
8	Malinowska cave	230 m	-19.5 m	1075 m	Cave known at least since the 1910s. A well known tourist attraction, near a large mountain pass
9	Malinowska Studnia cave	324,6 m	18.1 m	1029 m	
10	Ostra-Rolling Stones cave	885 m	-60.0 m	894 m	Deepest cave in Polish Flysh Carpathians, large horseshoe bat winter roost
11	Oblica cave	436 m	-21.1 m	634 m	Largest cave in the Żywiec Beskids, largest winter bat roost in the range
12	Dymiąca Piwnica cave	86.5 m	-10.5 m	1337 m	Largest cave in Babia Góra National Park
13	W Sopotni Wielkiej cave	101 m	-7 m	825 m	
14	W Boraczej cave	28 m	-8.0 m	1074 m	
15	Miecharska cave	1838 m	56.3 m	930 m	Second largest and second deepest cave in Polish Flysh Carpathians, active water stream, waterfalls and several ponds with cave fauna, large bat winter roost
16	Czorny Grzib cave	~1000 m	48 m	–	
17	Wiślańska cave	2275 m	41.0 m	889 m	Largest cave in Polish Flysh Carpathians, large bat winter roost
18	Salmopolska cave	1009.5 m	29.1 m	910 m	First 130 metres known at least since the 1970s, large deeper parts discovered recently
19	Grabowa cave	48 m	-9.1 m	870 m	

We used local names for caves with descriptor of geographic object ('name of the object' + cave), as proposed by Commission for Establishing Names of Localities and Physiographic Objects.

Results

During the study (2012–2025), 19 winter roosts were inspected and 7 bat species were recorded (67 checks, Fig. 2). The dominant bats found were the lesser horseshoe bat (*Rhinolophus hipposideros*) (74.25%) and Geoffroy's bat (*Myotis emarginatus*) (11.55%). Other bat species recorded included the greater mouse-eared bat (*M. myotis*) (5.72%), whiskered/Brandt's bat (*M. mystacinus complex*) (4.54%), Natterer's bat (*M. nattereri*) (1.14%), Daubenton's bat (*M. daubentonii*) (0.51%), and brown long-eared bat (*Plecotus auritus*) (0.27%).

If we analyse separately the data obtained during counts at four sites in the Żywiec Beskids and fifteen sites in the Silesian Beskids, we notice significant differences. In the Silesian Beskids, we record the presence of as many as seven bat species, while in the Żywiec Beskids only of three (Fig. 3). The dominant species in the Żywiec Beskids was Geoffroy's bat, while in the Silesian Beskids it was the lesser horseshoe bat.

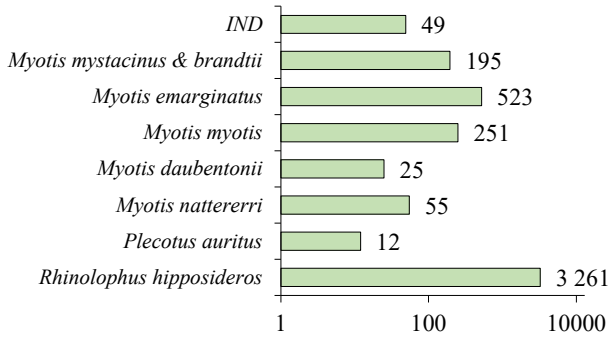


Fig. 2. The result of 66 inspections in the winter roosts in the Silesian and Żywiec Beskids in the years 2012–2025.

Рис. 2. Результат 66 обстежень у зимових сховищах в Сілезьких та Живецьких Бескидах у 2012–2025 рр.

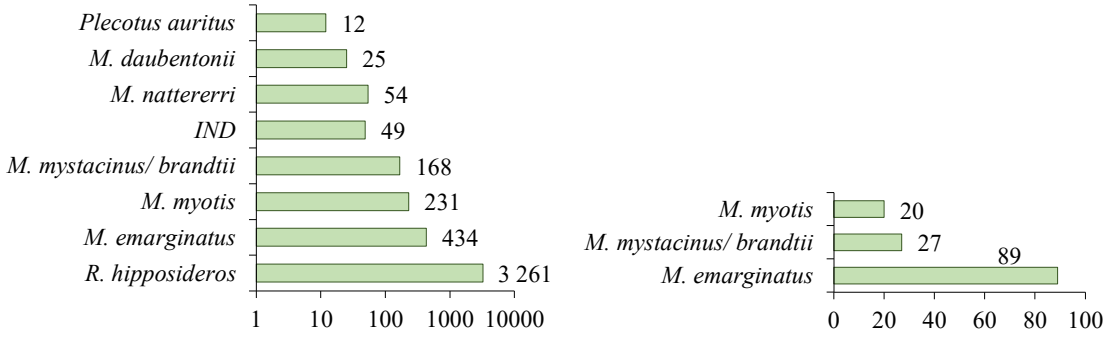


Fig. 3. Results of winter monitoring in 2012–2025. On the left, the Silesian Beskids; on the right, the Żywiec Beskids.

Рис. 3. Результати зимового моніторингу 2012–2025 рр. Сілезькі (ліворуч) та Живецькі Бескиди (праворуч).

During the season, 1 to 15 caves were inspected: 3 in 2012, 10 in 2013, 2 in 2014, 1 in 2015, 4 in 2016, 2 in 2017, 2 in 2018, 4 in 2019, 6 in 2020, 5 in 2021, 2 in 2022, 2 in 2023, 6 in 2024, and 5 in 2025. The largest numbers of bats were recorded in Ostra-Rolling Stones, Wiślańska, and Miecharska caves (Silesian Beskids). Currently, there are still no large wintering sites in the Silesian part of the Żywiec Beskids, where only small caves with single bats recorded are known (caves Boracza and W Sopotni Wielkiej).

The results are summarised in Table 2, which includes data for all counts.

During the research, individuals marked with rings were also recorded, including the lesser horseshoe bat ringed in the bat roost in Chapel in Radziechowy, which is located near the Ostra-Rolling Stones cave, and individuals recorded in the Wiślańska cave and marked in the bat roost in Grodziec, also recorded in the transition roost in Górki Wielkie [Warchałowski *et al.* 2022; Warchałowski & Pietraszko-Warchałowska 2023].

The sites with the highest diversity (Simson's coefficient) include the Czorny Grzib, Malinowska Studnia, and Głęboka w Stołowie caves.

During the study, the authors observed a very dynamic increase in the number of lesser horseshoe bats in Ostra-Rolling Stones cave (Fig. 4) and a stable level for the population wintering in Wiślańska cave. It is also worth noting a clear increase in the number of Geoffroy's bats wintering in the region, which is quite clearly visible in Wiślańska cave.

A statistically significant increase in the number of lesser horseshoe bats (Fig. 4) was observed in W Trzech Kopcach cave ($r = 0.882$, $p \leq 0.01$) and Miecharska cave ($r = 0.937$, $p \leq 0.01$) between 1996 and 2025. The increase in the number of these bats in Ostra-Rolling Stones and Wislańska caves was statistically insignificant between 2013 and 2025. A statistically significant increase in the number of Geoffroy's bats was also observed in Wislańska cave ($r = 0.918$, $p \leq 0.01$) between 2013 and 2025 (Fig. 5).

Table 2. Results of bat population monitoring in 2012–2021 in the Silesian Beskids and Żywiec Beskids
Таблиця 2. Результати моніторингу популяції кажанів у 2012–2021 роках у Сілезьких та Живецьких Бескидах

No.	Object	Date	*R. hip*	*P. aur*	*M. nat*	*M. dau*	*M. myo*	*M. ema*	*M. mys/bra*	In-det.	Total	Simpson index
1	Dująca cave	05.01.2013	49				2				51	0.925
		13.02.2021	82					1	1		84	0.953
2	Głęboka w Stołowie cave	05.01.2013					2		13**		29	0.769
		13.02.2021	11	1	1		6		10		15	0.308
3	Wiślańska cave	10.01.2013	121		9	7	13	11	5		166	0.548
		28.12.2013	123				5	7	5		140	0.777
		14.02.2016	107		1		9	11	7		135	0.642
		22.02.2020	69		3	1	6	43	2		124	0.433
		05.02.2021	142		2		10	45	2		201	0.552
		15.02.2024	78		1		6	42	3		130	0.467
		19.02.2025	93	2	9	1	17	68	16		**206**	0.328
4	Malinowska Studnia cave	01.02.2013	45				1		1		47	0.918
		20.02.2020	59				2	1			62	0.907
5	Miecharska cave	21.12.2012	38	1	2	4	8	14	4		71	(indet.)
		28.12.2013	59		1		8	12	3		83	0.537
		30.12.2014	57		3	1	3	8	2		74	0.609
		28.01.2016	67		1		7	7		8	90	0.574
		20.02.2020	56		6	4	4	8	2		80	0.511
		30.12.2021	76				2			26	104	0.950
		27.02.2022	61				7	18	14		100	0.429
		16.02.2024	58	1	2	1	6	21	2		91	0.465
		19.02.2025	95	1	4		9	17	1		127	0.584
6	Salmopolska cave	20.02.2013	2	1							3	0.556
		11.01.2021	26		1		2	8			37	0.544
7	Ostra- Rolling Stones cave	31.12.2013	156				13	1			171	0.848
		13.02.2016	151	1			16				177	0.817
		06.02.2021	293				6	3	3		305	0.405
		08.02.2021*	133				2	5			140	0.904
		17.02.2024	351				2	3			**356**	0.972
		21.02.2025	482				16	3	1		**502**	0.923
8	W Jaworzynie cave	20.01.2017	25								25	1.000
		20.02.2021	19						1		20	0.905
9	Grabowa cave	20.01.2013	2								2	1.000
		10.01.2021	9		1						10	0.82
		21.02.2021	5		1						6	0.722
10	W Trzech Kopcach cave	05.01.2013	36					2			38	0.900
		25.02.2021	94		2		5	1	1		103	0.836
11	Malinowska cave	08.02.2021	7	1					15		23	0.520
12	W Boraczej cave	18.03.2019					1				1	1.000
		26.02.2020					1				1	1,000
		01.03.2021									0	(indet.)
13	W Sopotni Wielkiej cave	08.03.2019					1				1	1.000
		17.01.2020									0	(indet.)
		29.01.2021									0	(indet.)
14	Lotnych Piasków cave	29.12.2022	133				3				138	0.957
		27.02.2024	35				3				38	0.855
15	Półkuli cave	29.01.2023	5							2	7	0.592
16	Studnia Wiatrów cave	29.12.2023	4				1			1	6	0.500
17	Czorny Grzib cave	29.12.2025	2	2	2	2	25	57	50		140	**0.326**

No.	Object	Date	*R. hip*	*P. aur*	*M. nat*	*M. dau*	*M. myo*	*M. ema*	*M. mys/bra*	In-det.	Total	Simpson index
18	Dymiąca Piwnica cave	09.03.2012							2		2	1.000
		19.02.2013					2		3		5	0.343
		30.01.2018							11		11	1.000
		24.02.2019							3		3	1.000
		28.02.2024							4		4	1.000
		15.02.2025							1		1	1.000
19	Oblica cave	14.02.2012						3	1		4	0.500
		28.12.2014						10			10	1.000
		08.03.2015						13			13	1.000
		23.01.2016			1		4	13			18	0.549
		11.03.2017					4	9			13	0.538
		29.01.2018						11			11	1.000
		22.02.2019					1	9			10	0.800
		05.03.2020						9	2		11	0.673
		15.02.2021					2	6			8	0.571
		28.02.2024					4	6			10	0.467

* Only part of the system: the Ostra cave was monitored; ** sensu lato.

Discussion

The current winter monitoring data for the study area is significantly outdated. The last decade of speleological research in the area has resulted in the discovery of entirely new bat sites and a significant expansion of knowledge about existing sites. A prime example is the Salmopolska cave, known since the 1970s, which is currently 1009.5 metres long (as of 2025), while at the time of discovery, its length was estimated at just over 100 metres. The W Trzech Kopcach cave has also seen a significant increase in length over the years (to over 1244 metres) [Grodzicki 2016].

The dominance of the lesser horseshoe bat in counts has been observed for many years. Already in Mysłajek's work [Mysłajek *et al.* 2007], it was the dominant species, constituting nearly 60% of the recorded bats. It should be noted, however, that at that time, its largest aggregations numbered less than 60 individuals (Wiślańska cave), significantly less than our results (over 400 ind.). The entire winter population of this species in the Silesian Beskids at that time was estimated by this author at only about 105 individuals [data for 2006; Mysłajek *et al.* 2007].

It is worth emphasising that similar population increases of this species are observed in other parts of the Carpathians [Piksa *et al.* 2020]. The lesser horseshoe bat is also frequently encountered during winter monitoring in the Pieniny Mountains [Gubała & Piksa 2012], the area around Ojców National Park [Nowak & Grzywiński 2007], the Beskid Niski Mountains [Piksa & Gubała 2012; Szkudlarek *et al.* 2018]. These are areas rich in a large number of caves. It is a species that in Poland almost exclusively hibernates in natural roost [Postawa 2022] and is only occasionally found in anthropogenic shelters.

A clear dominance of lesser horseshoe bats was also observed during captures conducted near the Wiślańska cave (70.5%, our data). However, it is worth emphasising that Geoffroy's bat (3.4%) was not recorded at that time. The authors speculate that the current captures would indicate a significant increase in the number of Geoffroy's bats captured, as the last decade has seen a significant increase in the number of these bats in winter counts, and new summer Geoffroy's bat roosts have been discovered [Warchałowski *et al.* 2019].

In the study area, during the summer, over 1300 lesser horseshoe bats were recorded in all summer roosts (see Fig. 1). In the winter of 2021, during monitoring of 10 caves (W Jaworzynie, Grabowa, Salmopolska, Malinowska, Wiślańska, Ostra-Rolling Stones, Miecharska, W Trzech Kopcach, Dująca, and Głęboka w Stołowie) 740 lesser horseshoe bats were recorded (Fig. 6).

The difference in these estimates indicates that there are still quite numerous unknown bat winter roosts in the Silesian Beskids.

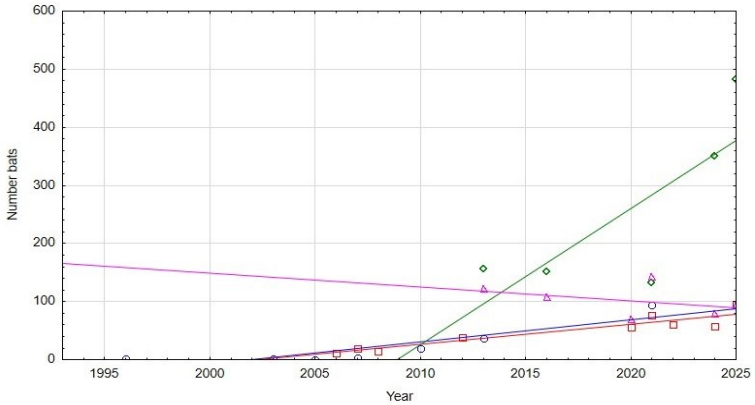


Fig. 4. Trend in the abundance of lesser horseshoe bats in the caves W Trzech Kopcach (blue), Miecharska (red), Ostra-Rolling Stones (green), and Wiślańska (pink).

Рис. 4. Зміни чисельності підковика малого в печерах В Трьох Корчах (синім), Мєхарська (червоним), Гостра-Rolling Stones (зеленим) та Віслянська (рожевим).

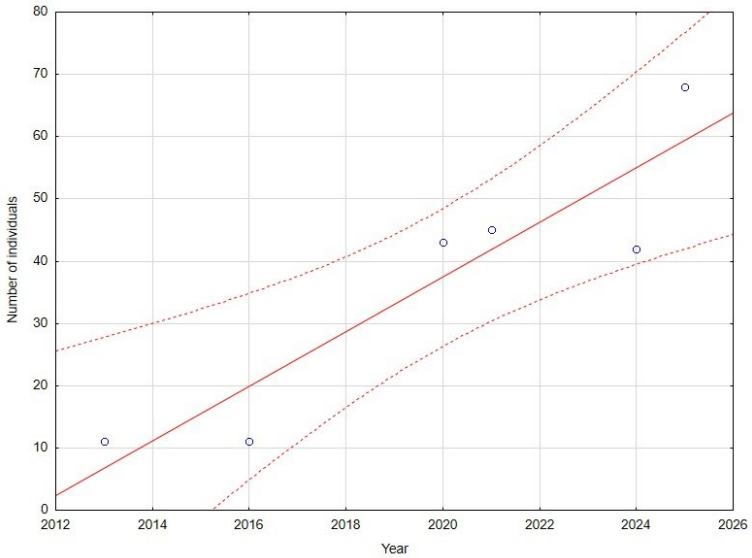


Fig. 5. Increase in the number of *Myotis emarginatus* in Wislańska cave ($r = 0.918$, $p \leq 0.01$) between 2013 and 2025.

Рис. 5. Збільшення чисельності *Myotis emarginatus* у Віслянській печері ($r = 0{,}918$, $p \leq 0{,}01$) між 2013 та 2025 роками.

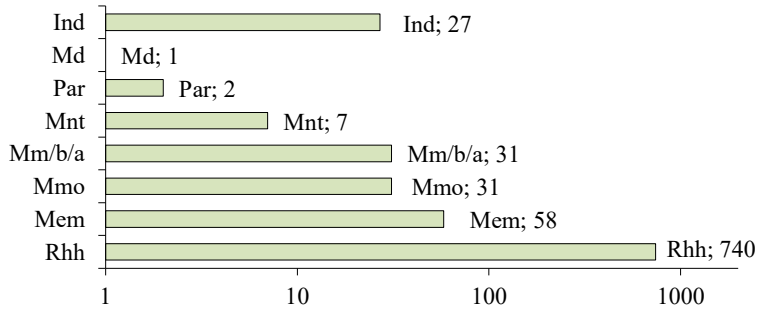


Fig. 6. Result of bat counts from 2021 in 11 winter roost.

Рис. 6. Результати обліку кажанів у 2021 р. у 11 зимових сховищах.

According to data already known from other publications on the migration of lesser horseshoe bats in the study area, we know that individuals from Radziechowy fly to the Ostra-Rolling Stones cave [Warchałowski *et al.* 2023] and individuals from Grodziec head to the Wiślańska cave [Warchałowski *et al.* 2022].

In the cases of caves where larger numbers of lesser horseshoe bats were recorded, and the studies were conducted over a longer period, multi-year trends were analysed (see Fig. 4). Available literature data were used for the analysis [Mysłajek 2002; Mysłajek *et al.* 2007]. In all cases, a significant increase in the population of lesser horseshoe bats was observed at the beginning of the 21st century. This trend is also observed in Poland, including the Kraków Upland [Nowak *et al.* 2002; Nowak & Grzywiński 2007; Nowak & Grzywiński 2012; Grzywiński *et al.* 2015], and in other Eu-

ropean countries [Uhrin *et al.* 2010]. In the study area, an increasing trend in the population of the lesser horseshoe bat was also observed in some summer roosts. In some cases, this trend was very strong (chapel in Radziechowy; $r = 0.701$ $p = 0.03$) or much weaker but noticeable, although slowing down in recent years (church in Radziechowy; $r = 0.26$, $p = 0.58$ [Warchałowski *et al.* 2022]; $r = 0.91$, $p < 0.05$ [Warchałowski *et al.* 2019b].

A growing trend is also observed in the local population of Geoffrey's bat. Large aggregations of Geoffrey's bats have also been observed in some sites (Wiślańska and Miecharska caves). In the study area, in the Silesian Beskids, Geoffroy's bat has become the second most dominant species, while in 2000–2006 it was recorded sporadically in the Miecharska and the W Trzech Kopcach caves. It should be noted that in recent years, breeding colonies of this species numbering dozens of individuals have been described in the study area [Warchałowski *et al.* 2019]. Less pronounced increases in the population size of this species were also observed in wintering grounds in Europe [Uhrin *et al.* 2010]. In the Żywiec Beskids, Geoffroy's bat is the most abundant species found during the hibernation period [Gubała *et al.* 2011]. The population of the species in the entire study area is probably much larger than that recorded during winter bat counts, considering that Geoffroy's bats usually hibernate in crevasses.

Acknowledgements

The authors would like to thank Jerzy Ganszer, Jerzy Pukowski, and Krzysztof Handzlik for their assistance in conducting field research, and also Krzysztof Piksa and Jan Urban for constructive feedback. Authors would also like to thank anonymous reviewer for his valuable comments.

Declarations

Funding. The research was financed from own funds.

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

Handling of materials. The studied specimens were handled according to the current legislation of the Republic of Poland.

Permits. This research was conducted under permits issued by the General Directorate for Environmental Protection, Regional Directorate for Environmental Protection, and permit issued by the Ministry of Climate and Environment.

References

Grodzicki, J. (red.). 2016. *Jaskinie Polskich Karpat Fliszowych. Uzupełnienia I. Jaskinie Pogórza Sląskiego i Beskidu Śląskiego.* Warszawa, 1–323.

Grzywiński, W., J. Nowak, K. Kozakiewicz, A. Węgiel. 2015. Zimowy monitoring nietoperzy w jaskiniach Ojcowskiego Parku Narodowego. Prądnik. *Prace i Materiały Muzeum im. Prof. Władysława Szafera*, **25**: 89–104.

Gubała, W. J., M. Trybała, B. Drożdż. 2011. Zimowe liczenia nietoperzy w masywie Babiej Góry i Paśmie Policy w latach 2005–2011. *Nietoperze*, **1-2**: 13–22.

Gubała, W., K. Piksa. 2012. Nietoperze hibernujące w polskiej części Pienin. *Chrońmy Przyrodę Ojczystą*, **68** (3): 175–185.

Kondracki, J. 2011. *Geografia regionalna Polski*. PWN. Warszawa, 1–468.

Kowalski, K. 1953. Materiały do rozmieszczenia i ekologii nietoperzy jaskiniowych w Polsce. *Fragmenta Faunistica Musei Zoologici Polonici*, **6** (21): 541–567. CrossRef

Mysłajek, R. 2002. Nietoperze Jaskiń Beskidu Śląskiego. Wstępne wyniki badań. *Nietoperze*, **3** (1-2): 171–175.

Mysłajek, R. W., K. Kurek, C. Szura, S. Nowak, P. Orysiak. 2007. Bats (Chiroptera) of the Silesian Beskid Mountains. *Fragmenta Faunistica*, **50** (1): 77–85. CrossRef

Mysłajek, R. W., T. Jonderko. 2010. Najliczniejsza kolonia rozrodcza podkowca małego w Beskidzie Śląskim. *Przyroda Górnego Śląska*, **62**: 6–7.

Mysłajek, R., K. Kurek, S. Nowak, P. Orysiak. 2010. Nietoperze Chiroptera Żywieckiego Parku Krajobrazowego. *Nietoperze*, **11**: 31–43.

Mysłajek, R., K. Kurek, T. Jonderko, K. Tołkacz, N. Kisza, [et al.]. 2015. Różnorodność gatunkowa i ochrona nietoperzy Pogórza Śląskiego. *Chrońmy Przyrodę Ojczystą*, **71** (3): 163–178.

Nowak, J., W. Grzywiński, M. Wieczorek. 2002. Zimowe spisy nietoperzy na Wyżynie Krakowskiej w latach 2000-2002 na tle 15 lat badań. *Prądnik Prace i Materiały Muzeum Im. Prof. Władysława Szafrana*, **13**: 217–228.

Nowak, J., W. Grzywiński. 2007. Zimowe spisy nietoperzy na Wyżynie Krakowskiej w latach 2003–2007 na tle 20 lat badań. *Prądnik Prace I Materiały Muzeum Im. Prof. Władysława Szafrana*, **17**: 149–165.

Nowak, J., W. Grzywiński. 2012. Zimowe spisy nietoperzy na Wyżynie Krakowskiej w latach 2008–2012 na tle historii badań. Prądnik. *Prace i Materiały Muzeum im. Prof. Władysława Szafera*, **22**: 135–156.

Pax, F. 1925. *Wirbeltierfauna von Schlesien. Faunistische und Tiergeograpische Untersuchungen im Obergebeit*. Verlag von Gebrüder Borntraeger, 1–557.

Piksa, K., W. J. Gubała. 2012. Fauna nietoperzy Jaskini Mrocz-

nej (Rezerwat Kornuty, Beskid Niski). *Roczniki Bieszczadzkie*, **20**: 134–145.

Piksa, K., J. Nowak, T. Brzuskowski. 2020. Podkowiec mały Rhinolophus hipposideros w polskiej części Tatr. *Przegląd Przyrodniczy*, **31** (3): 56–63.

Postawa, T. 2022. Characteristics of winter bat aggregations in Poland: a review. *Theriologia Ukrainica*, **24**: 51–61. CrossRef

Solon, J., J. Borzyszkowski, M. Bidłasik, A. Richling, K. Badora, [et al.]. 2018. Physicogeographical mesoregions of Poland: Verification and adjustment of boundaries on the basis of contemporary spatial data. *Geographia Polonica*, **91** (2): 143–170. CrossRef

Szkudlarek, R., A. Bator-Kocoł, W. J. Gubała, Z. Hryniuk, Ł. Iwaniuk, [et al.]. 2018. Fauna nietoperzy obszarów Natura 2000 'Bednarka' i 'Ostoje Nietoperzy Powiatu Gorlickiego' oraz ich ochrona. *Chrońmy Przyrodę Ojczystą*, **74** (4): 243–254.

Uhrin, M., P. Benda, J. Obuch, P. Urban. 2010. Changes in abundance of hibernating bats in central Slovakia (1992–2009). *Biologia*, **65**: 349–361. CrossRef

Warchałowski, M., R. Szkudlarek, A. Bator, R. Paszkiewicz, M. Pietraszko, [et al.]. 2011. Nowo odkryte stanowisko kolonii rozrodczej podkowca małego Rhinolopus hipposideros na Pogórzu Śląskim. *Nietoperze*, **12** (1–2): 59–60.

Warchałowski M., R. Szkudlarek, A. Bator, R. Paszkiewicz, Ł. Płoskoń, [et al.]. 2014. Nowo odkryte stanowiska podkowca małego Rhinolophus hipposideros na Śląsku Cieszyńskim. *Nietoperze*, **8** (1–2): 57–59.

Warchałowski, M., M. Pietraszko, T. Jonderko. 2018. Nowe kryjówki podkowca małego w pobliżu obszaru Natura 2000 'Kościół w Górkach Wielkich'. *Przegląd Przyrodniczy*, **29** (3): 117–120.

Warchałowski M., M. Pietraszko-Warchałowska, T. Jonderko, C. Szura. 2019. Rozmieszczenie nocka orzęsionego Myotis emarginatus (Geoffroy, 1806) w południowej części województwa śląskiego. *Przegląd Przyrodniczy*, **30** (2): 98–107.

Warchalowski, M., M. Pietraszko. 2019b.The emergence time and flight routes used by lesser horseshoe bats of Radziechowy colony (Poland). *Theriologia Ukrainica*, **17**: 69–77. CrossRef

Warchałowski, M., T. Jonderko, M. Pietraszko-Warchałowska, C. Szura. 2022. Characteristics of transition roosts of the lesser horseshoe bat Rhinolophus hipposideros — a case study from South-Western Poland. *North-Western Journal of Zoology*, **18** (2): 190–198.

Warchałowski, M., M. Pietraszko-Warchałowska. 2023. Mały strych, istotna dla zachowania gatunku kolonia rozrodcza podkowca małego Rhinolophus hipposideros – kaplica w Radziechowach. *Przegląd Przyrodniczy*, **34** (1): 94–102.

Wołoszyn, B. W., W. Gałosz, M. Labocha, T. Postawa. 1994. Wstępne wyniki badań nietoperzy w województwie bielskim oraz postulaty ich ochrony. *Chrońmy Przyrodę Ojczystą*, **50** (3): 94–102.

Zygmunt, J. 1995. Kolonia nietoperzy w Górkach Wielkich. *Chrońmy Przyrodę Ojczystą*, **51** (1): 73.

Theriologia Ukrainica, **30**: 119–126 (2025)
p-ISSN 2616-7379 • e-ISSN 2617-1120
DOI: 10.53452/TU3013

LARGE CARNIVORANS IN FRAGMENTED LANDSCAPES: ROAD MORTALITY OF BEARS AND A NEW CASE FROM UKRAINE

Igor Merzlikin

Key words

large carnivorans, brown bear, wildlife–vehicle collisions, habitat fragmentation

doi

http://doi.org/10.53452/TU3013

Article info

submitted 01.10.2025
revised 23.12.2025
published 30.12.2025

Language

Ukrainian, English summary

Affiliations

Mykhailivska Tsilyna Nature Reserve (Sumy, Ukraine);
A. S. Makarenko Sumy State Pedagogical University (Sumy, Ukraine)

Correspondence

Igor Merzlikin; Mykhailivska Tsilyna Nature Reserve;
29 Magistratska Street, Sumy, 40009 Ukraine;
Email: mirdaodzi@gmail.com
orcid: 0000-0001-8209-9144

Abstract

Habitat fragmentation of animals, especially large mammals, leads to increased contact with roads, which, in turn, often results in incidents on motorways and railways. Road mortality is currently recognised as one of the important anthropogenic factors affecting populations of large carnivorans, and records of wildlife–vehicle collisions are increasingly used as an indicator of changes in species distribution and spatial activity. Analyses of factors influencing bear mortality on roads in other countries showed that deaths of bears on motorways and railways depend on a range of factors, the most important of which include traffic intensity and speed, road characteristics and surrounding landscapes, season and time of day, as well as behavioural features determined by the age and sex of the animals. In Ukraine, researchers have paid little attention to the causes of bear mortality (except for hunting-related cases), largely due to the low population size of the species and the rarity of confirmed records. However, the growth of the bear population in Ukraine and the increase in its migratory activity will undoubtedly raise the risk of mortality caused by road traffic. Therefore, it is important to develop and implement measures aimed at preventing and/or minimising collisions between animals and vehicles, particularly in regions where the species is expanding its range. This paper presents a description of a finding of a dead bear cub killed by a vehicle west of Horodets (Sarny Raion, Rivne Oblast), in early August 2025, nearby to the Horyn River in the Tryshcheva tract. At this site, the road passes through a forest habitat, with an old oak forest on one side and a mixed plantation established in the 1990s on the other. The importance of this record lies in the following aspects: it represents a new record of the species in Sarny Raion; the occurrence of a bear cub indicates local reproduction of the species (it is unlikely that a female bear would undertake long-distance movements with a very young cub); and this is the first documented case of death of a brown bear cub on roads in Ukraine. This new record demonstrates the southward and eastward expansion of the species within Rivne Oblast, indicating an expansion of the Polissia segment of the species' range, which can be regarded, to some extent, as population recovery.

Cite as

Merzlikin, I. 2025. Large carnivorans in fragmented landscapes: road mortality of bears and a new case from Ukraine. *Theriologia Ukrainica*, **30**: 119–126. [In Ukrainian, with English summary]

Хижі у фрагментованому середовищі: загибель ведмедів на дорогах з описом нового випадку в Україні

Ігор Мерзлікін

Резюме. Фрагментація середовища існування тварин, особливо великих, призводить до підвищеного контактування з дорогами, що у свою чергу часто викликає інциденти на автомагістралях і залізничних шляхах. Аналіз факторів, які впливають на загибель ведмедів на дорогах в інших країнах показав, що смертність ведмедів на автомобільних та залізничних дорогах залежать від багатьох чинників, головними з яких є: інтенсивність та швидкості руху транспорту, характеристики доріг та навколишнього середовища, пори року та часу доби, особливості поведінки, які обумовлюються віком і статтю тварин. В Україні дослідники не особливо приділяли і приділяють увагу причинам загибелі ведмедів (крім добутих мисливцями) в силу їх нечисленності. Проте зростання популяції ведмедів в Україні і збільшення їхньої міграційної активності без сумнівів підвищить ризики загибелі їх від автотранспорту і тому важливо вже зараз розробляти заходи для попередження цього та (або) мінімізації зіткнень тварин із транспортними засобами. Наведено опис знахідки загиблого ведмежа, якого збила машина західніше від с. Городець Сарненського району Рівненської обл. на початку серпня 2025 р. недалеко від р. Горинь в ур. «Трищева». В цьому місці дорога проходила через ліс: з одного боку була стара діброва, з іншого — мішана посадка, висаджена у 1990-ті роки. Важливість цієї знахідки полягає в тому, що, по-перше, це нова реєстрація виду в Сарненському районі, по-друге, зустріч саме дитинча ведмедя свідчить про факт розмноження виду у цій місцевості (мало ймовірно, що б ведмедиця здійснила велике переміщення із малим дитинчам) і, по-третє, це перший факт загибелі дитинча ведмедя бурого на автошляхах України. Нова знахідка виду демонструє факт його просування на південь і схід Рівненської обл., що є ознакою розширення поліського сегменту ареалу. До певної міри це розширення можна вважати відновленням популяції.

Ключові слова: великі хижі, ведмідь бурий, дорожня смертність, фрагментація середовища.

Вступ

Втрата середовища існування є однією з найбільших загроз біорізноманіттю, і вкрай важливо зрозуміти, як постійна фрагментація середовища існування та рішення щодо управління середовищем існування впливатимуть на різноманітність тварин [Stutchbury 2007].

Особливо це стосується великих хижих, чисельність яких закономірно є на порядки меншою за чисельність видів-жертв, а спосіб життя — утаємниченим [Ale & Whelan 2008]. Підтримуючи різноманітні та збалансовані екосистеми, великі хижаки підвищують стійкість екосистеми до змін навколишнього середовища. Їхня присутність може бути позитивним показником здорової екосистеми [Ripple *et al.* 2014].

Фрагментація довкілля надає критичний вплив на великих тварин через їх широкі потреби в ресурсах і високої мобільності [Nisi *et al.* 2023], Вона призводить до підвищеного контактування з дорогами, що у свою чергу містить багато ризиків, у тому числі часто викликає інциденти на автомагістралях і залізничних шляхах [Zarco-González & Monroy-Vilchis 2024].

Накопичення інформації про великорозмірних тварин — це часто тривалий процес, і кожний новий факт є важливим і часто неповторним. Накопичення інформації про великих тварин важливе для розуміння їхньої ролі в екосистемах, вразливості до зміни клімату та впливів людини, а також для покращення зусиль зі їх збереження та наукових знань. Ця база знань дозволяє здійснювати управління на основі доказів, посилює громадську підтримку охорони природи і надає розуміння таких складних процесів, як поведінка тварин та вплив старіння популяцій [Linnell *et al.* 2001].

Практика польових досліджень з опитуванням резидентів щодо «верхівкової, або апексної» фауни [Zagorodniuk 2025] дозволяє отримувати важливі дані, які можуть бути недоступними досліднику в поточний час або при поточних обсягах досліджень. Але вони мають цін-

ність при належних рівнях верифікації джерел даних. Цієї практики притримується і автор. Такі дані часто дозволяють виявляти фіксувати нові місцезнаходження рідкісних видів або й деякі біологічні їх особливості (пожива, сховища, активність).

Такий досвід інколи приносить неочікувані факти, які мають вагу, хоча й не були основною метою експедиції. Так сталося й у серпні 2025 р. під час зоологічної експедиції за участі автора до Рівненщини у серпні 2025 р. при роботі в околицях с. Гранітне Сарненського району. Нашу увагу привернула інформація, якою поділився охоронець гранітного кар'єру «Вирівський» О. Юсковець стосовно реєстрацій ведмедя.

Мета роботи — зробити аналіз автоколізій як фактору смертності ведмедів[1] та описати нову знахідку виду на Західному Поліссі України.

Проблема загибелі тварин на дорогах

Зіткнення диких тварин з транспортними засобами були визначені як важлива екологічна проблема в більшості країн світу протягом останніх десятиліть [Bakaloudis & Bontzorlos 2023]. Розвинені країни густо помежовані дорогами, і 50 % території Європи знаходиться в межах 1,5 км від найближчої дороги [Torres *et al.* 2016], що має значні наслідки для дикої природи. Оскільки ведмеді мають великі просторові вимоги, вплив розподілу та щільності транспортної інфраструктури є серйозною проблемою. Від високої смертності страждають й інші види, як-от борсуки (*Meles meles*), рисі (*Felis lynx*), свині дикі (*Sus scrofa*), сарни (*Capreolus capreolus*) і багато інших ссавців середнього та дрібного розміру [Groot-Bruinderink & Hazebroek 1996; Kramer-Schadt *et al.* 2004; Parkhomenko 2020; Morozov 2021]. Ці проблеми активно обговорюються в усіх країнах світу, проте в Україні ця тема майже незаймана [Zagorodniuk 2006].

Дослідження показують, що дороги суттєво впливають на смертність бурих ведмедів. Від цього гинуть сотні ведмедів. Їх загибель є значною загрозою для популяцій цих тварин. Це явище поширене, в таких країнах, як Словаччина [Skuban *et al.* 2017], Словенія [Kaczensky *et al.* 2003], Хорватія [Huber *et al.* 1998], Румунія [Pop *et al.* 2012], Греція [Bakaloudis & Bontzorlos 2023], Росія [Kudrenko *et al.* 2022], Іран [Nayeri 2022], Канада [Kite *et al.* 2016], США [Ditmer *et al.* 2018], у т. ч. Єллоустоунського національного парку, де значна кількість грізлі була збита транспортними засобами [Michelle 2024], та інші країни. Ведмеді гинуть, коли їх збивають автомобілі або поїзди під час спроби тварин перетнути дороги або пошуку їжі вздовж магістралей.

Кількість зіткнень диких тварин (у т. ч. й ведмедів) із транспортними засобами залежить від низки причин: щоденного обсягу дорожнього руху, швидкості руху та її обмеження, ширини дороги та ширини (і кількості) смуг руху, вигинів дороги та крутизни чи пологості схилів, статевих, вікових та поведінкових відмінностей тварин, привабливості середовища існування, сезону, часу доби і навіть дня тижня.

Швидкість руху

Швидкість транспортних засобів та зіткнення: високі швидкості ускладнюють для водіїв своєчасне реагування на ведмедя, який вибігає на дорогу. Ведмідь може бігти зі швидкістю до 56 км/год. [How Fast … 2025], тому зіткнення часто неминуче. Такі фактори, як перевищення швидкості водієм, погана видимість вночі та несподіваний вихід ведмедя на дорогу, збільшують небезпеку як для тварин, так і для водіїв.

Збільшення обсягів руху

Існує пряма кореляція між збільшенням обсягу дорожнього руху та швидкості, а також вищою смертністю тварин через зіткнення транспортних засобів, оскільки дослідження показують, що більший обсяг руху призводить до частіших та смертельних зіткнень [Valero *et al.* 2015; Morales-González 2020].

[1] Скорочення, прийняті у статті: ЗДТ — зіткнення диких тварин з транспортними засобами.

Дорожній рух також створює поведінкові бар'єри, причому високий поріг руху (наприклад, 5000 транспортних засобів/день) потенційно діє як абсолютна перешкода для руху, особливо для ведмедиць, які можуть перестати переходити дороги за нижчого рівня руху, ніж самці [Valero *et al.* 2015; Kite *et al.* 2016].

Сезон і статевовікові особливості ведмедів і загибель

Смертність, пов'язана з дорогами, залежить від статі, віку ведмедів, пори року та часу доби [Kite *et al.* 2016]. Смертність у самців вище ніж у самок [Adamic 1997]. Самки з дитинчатами страждають від вищої смертності, ніж самки з однорічними ведмедями [Ciarniello 2006]. Смертність особливо впливає на молодих особин [Kaczensky *et al.* 2003; Skuban *et al.* 2017] через їхню недосвідченість та значні переміщення під час розселення [Kaczensky *et al.* 2003; Boulanger & Stenhouse 2014; Sawaya *et al.* 2014].

Ведмеді на дорогах частіше гинуть восени, ймовірно, через те, що вони збільшують пошук їжі вздовж доріг під час гіперфагії [Graves *et al.* 2007; Kite *et al.* 2016; *et al.* 2017b] та навесні під час шлюбного сезону [Kaczensky *et al.* 2003]. Самці інтенсивніше перетинають дороги під час спарювання в пошуках партнерів, тоді як самки збільшують кількість перетинів доріг під час гіперфагії [Guthrie 2012].

Навесні та на початку літа ведмеді гинуть ще й тому, що їх приваблюють багаті на трав'янисті рослини узбіччя та вирубки вздовж доріг [Roever *et al.* 2008]. Ведмеді використовують дороги вночі як коридори для пересування між ділянками лісу, що містять ягоди, щоб уникнути високого рівня транспорту, присутнього на дорогах протягом дня [Roever *et al.* 2010; Kite *et al.* 2016]. Зіткнення ведмедів з транспортними засобами відбувалися здебільшого в періоди підвищеної мобільності тварин, за поганих умов освітлення та низької видимості [Psaralexi *et al.* 2022].

Особливості поведінки ведмедів

Водії не завжди можуть передбачити реакцію ведмедів на узбіччі дороги, оскільки реакції ведмедів є складними, мінливими та залежать від таких факторів, як конкретний ведмідь з його індивідуальними відмінностями, ситуативні особливості, час доби, інтенсивність руху та індивідуальний рівень стресу тварини. Наприклад, ведмідь може бути стресованим та пильним на відстані, тоді як на близькій відстані він може відчувати загрозу та реагувати агресивно або тікати.

Реакція ведмедя може відрізнятися залежно від його віку, статі та наявності потомства, яке від нього залежить. Наприклад, сімейні групи можуть бути більш вибірковими у способі перетину доріг, ніж самотні дорослі особини. Реакція ведмедя не є одноразовою, передбачуваною дією. Вона може варіюватися від стресової реакції на відстані до потенційно агресивної реакції, якщо його злякати поблизу [Northrup *et al.* 2012].

Вивчення фізіологічних реакцій у американських чорних ведмедів (*Ursus americanus*) із застосуванням нашийників з глобальною системою позиціонування у поєднанні з кардіологічними біологерами у районах з різною щільністю доріг по всій Міннесоті, США, показали, що всі тварини проявляли гострі стресові реакції, які визначалися значним збільшенням частоти серцевих скорочень, пов'язаними з переходами доріг [Ditmer *et al.* 2018].

Досліджувані ведмеді переходили дорогу в середньому раз на день. Різні демографічні групи (самці, самки з малюками і без них) реагували однаково. Було виявлено сильніші реакції частоти серцевих скорочень під час перетину доріг з високою інтенсивністю руху порівняно з низькою інтенсивністю руху [Ditmer *et al.* 2018]. Ведмеді переходили дороги з високою інтенсивністю руху переважно вночі, але дороги з низькою інтенсивністю руху — вдень. Частота серцевих скорочень ведмедів вперше підвищувалася на відстані 73–183 м від доріг. Ці результати свідчать про те, що дороги діють на тварин як гострий стресор [Ditmer *et al.* 2018], який може суттєво змінювати поведінку тварин. Тому водії не завжди можуть передбачити подальшу реакцію тварини чи тварин, які знаходяться на узбіччі [Northrup *et al.* 2012].

Особливості доріг

Щоденний обсяг руху, ширина дороги, кількість смуг руху та обмеження швидкості впливають на те, чи має певна ділянка дороги високу чи низьку щільність зіткнень диких тварин з транспортними засобами [Valero *et al.* 2015]. Висока кількість ЗДТ часто характеризується ширшими смугами руху та узбіччями, а також пологими схилами, тоді як на ділянках з вужчими дорогами та меншим радіусом кривизни існують деякі умови (низька видимість та зниження швидкості), які зменшують ймовірність аварії з копитними. Однак швидкість, з якою можна рухатися на даній ділянці дороги, тісно пов'язана з виникненням ЗДТ [Valero *et al.* 2015]. Небезпека зіткнення підвищується на звивистих ділянках доріг та сліпих поворотах [Psaralexi *et al.* 2022].

Інциденти на залізницях

Хоча існує велика стурбованість щодо впливу автомобільних доріг на популяції ведмедів, вплив залізниць значною мірою нехтується. Проте є дані, що на ділянці між Врхнікою та Постойною (Словенія) майже однакова кількість ведмедів була вбита автомобілями на автомагістралях, як і поїздами на залізниці. Якщо враховувати заходи щодо пом'якшення наслідків зіткнень із тваринами, то залізницю також необхідно враховувати, бо залізниці спричиняють смертність ведмедів по всьому ареалу їхнього поширення [Kaczensky *et al.* 2003; Waller & Servheen 2005]. Також повідомляється про зіткнення з ведмедями на залізницях в районі Абруццо [Boscagli 1987], а в Горському Котарі, Хорватія, 70 % усіх ведмедів, загиблих унаслідок дорожнього руху, були вбиті вздовж залізниці Загреб-Рієка [Huber *et al.* 1998].

Ведмедів відвідують залізниці щоб харчуватися розсипаним зерном [Gibeau & Herrero 1998; Gangadharan *et al.* 2017; Murray *et al.* 2017] та сірчаними гранулами [Hopkins *et al.* 2014], які падають з поїздів, що перевозять сільськогосподарську продукцію [Waller & Servheen 2005], а також через присутність копитних, які харчуються на узбіччях залізниць, та туш тварин, убитих поїздами [Hopkins *et al.* 2014; Murray *et al*. 2017].

Автомобільні та залізничні дороги крім загибелі на них великої кількості ведмедів та інших тварин мають ще цілу низку факторів негативного впливу на окремих особин та популяції тварин. Головні серед них наступні: фрагментація середовища існування, трансформація біотопів, ізоляції популяцій, збільшення конфліктів між людиною та ведмедем (дороги забезпечують легший доступ людей до місць існування ведмедів, збільшуючи ймовірність зустрічей та конфліктів), приваблення до джерел їжі [Gibeau & Herrero 1998; Gangadharan *et al.* 2017; Murray *et al.* 2017].

Ситуація з загибеллю ведмедів на дорогах в Україні

У вітчизняній літературі є низка робіт, які присвячені загибелі ссавців на автодорогах [Zagorodniuk 2006; Parkhomenko 2017, 2020; Skubak 2018]. Публікації, присвячені причинам загибелі бурих ведмедів, в Україні відсутні. В монографії, присвяченій проблемам збереження та дослідження популяції ведмедів в Україні, факти і причини загибелі ведмедів не згадуються [Dykyi & Shkvirya 2015]. Про випадки загибелі цих тварин від транспорту ми знайшли тільки у П. Хоєцького [Khoyetskyy 2013], де проаналізовано дані за понад 50 років, з 1940-х по 2001 р. Серед причин загибелі ведмедів відмічалося наступні: браконьєрство (85,2 %), людська самооборона (7,4 %), природня смертність та інциденти із транспортом склали по 3,7 %. На жаль, в цій праці не вказувалася загальна кількість загиблих тварин.

Дослідники не особливо приділяли увагу причинам загибелі ведмедів (крім добутих мисливцями) у західних областях України в роки, коли ведмеді не були там рідкісними [Tatarinov 1956; Turianyn 1975]. Такі випадки не вважали суттєвими, проте при малій чисельності популяцій очевидно, що неприродна смертність може бути суттєвим фактором їх існування. Важливим чинником виживання рідкісних видів випадкова (надто антропогенна) їх загибель стає й при відновленні популяцій, оскільки може нівелювати зусилля природоохоронців щодо такого їх відродження.

Таким чином, описана (див. нижче) нами подія показує, що з ростом популяції ведмедів і збільшенням їх міграційної активності підвищуються ризики зіткнень їх із автотранспортом і, на жаль, продовжує печальну статистику смертей ведмедів бурих на дорогах України.

Опис нової знахідки

На початку серпня 2025 р. на автотрасі, що проходить з заходу с. Городець, згаданим колегою (О. Юсковець, особ. повід.) о шостій годині ранку виявлено збите дитинча ведмедя бурого (*Ursus arctos*), яке лежало на середині дороги. Подія ця сталося в 950 м від р. Горинь в уроч. «Трищева» (рис. 1). В цьому місці дорога проходить лісом: з одного її боку — стара діброва, з іншого — мішана посадка 30-річного віку (висаджена у 1990-ті рр.).

Через великий трафік на автошляху (у т. ч. й фур) в районі місця події він зупинятися не став і тому не сфотографував загиблу тварину. Проте спостерігач відмітив, що це було зовсім маленьке дитинча, розміром півметра або трохи більше, і, наскільки він встиг помітити, без помітних ушкоджень.

Обговорення

Важливість цієї знахідки полягає в тому, що, по-перше, це нова реєстрація виду в Сарненському районі Рівненської обл., по-друге, зустріч саме дитинча ведмедя свідчить про факт розмноження виду у цій місцевості (мало ймовірно, що б ведмедиця здійснила велике переміщення із малим дитинчам) і, по-третє, це перший факт загибелі дитинча бурого ведмедя на автошляхах України.

У науковій літературі досі відсутні дані про зустрічі бурого ведмедя у Рівненській обл. в останні роки. Проте ЗМІ широко висвітлювали факти зустрічей слідів перебування ведмедів на території Рівненської області, у тому числі і в Сарненському районі (на території Рівненського природного заповідника) у червні 2023 р.[2] В них описувалися результати інтерв'ю з заступником директора з наукової роботи Рівненського природного заповідника М. Франчуком. Всі вони знаходилися північніше та північно-західніше від нашої. Відстань від найближчого місця зустрічі (окол. с. Сопочів Вараського р-ну) складає приблизно 37 км., а від с. Озеро (той же р-н) — біля 25 км. В тих же ЗМІ повідомляється, що вперше на Рівненщині ведмідь бурий з'явився у 2021 р.

Зростання чисельності ведмедів завдяки їх охороні може мати деякі негативні наслідки. Людська діяльність, особливо будівництво автомобільних доріг і залізничних колій, фрагментує середовища існування ведмедів, відтісняючи їх у менш придатні для мешкання місця.

Рис. 1. Картосхема з позначенням знахідки ведмедя бурого (позначено синім колом).

Fig. 1. Map showing the location of the brown bear find (marked with a blue dot).

[2] Антонюк І. «Поява через століття: звідки на Рівненщині взявся ведмідь». *Вебсайт eco.rayon.in.ua* 2023. URL

Ведмеді можуть уникати районів з високою активністю людини, але можуть звикнути до легких джерел їжі для людей (сміття, побутові відходи, корм для підгодовування птахів і ссавців), переміщуються ближче до населених пунктів у пошуках їжі, що збільшує потенціал конфліктів з людиною. Також відбувається значне збільшення кількості зіткнень ведмедів з транспортними засобами із травмуванням та загибеллю тварин у розвинених районах.

Подібні інциденти спостерігаються і при спробах ведмедів потрапити в нові місця або уникнути близькості з людиною. Тварини просто вимушені наближатися до автомагістралей і залізничних шляхів, де крім небезпеки зіткнення з транспортними засобами тварини частіше стають жертвами браконьєрства, бо саме наявність доріг збільшуючи доступ людини до віддалених місць існування, роблячи ведмедів більш вразливими до незаконного полювання та переслідування [Boulanger & Stenhouse 2014; Proctor *et al.* 2019].

Висновки

1. Фрагментація середовища існування тварин, особливо великих, призводить до підвищеного контактування з дорогами, що у свою чергу часто викликає інциденти на автомагістралях і залізничних шляхах. Аналіз літератури показав, що смертність ведмедів на автомобільних та залізничних дорогах залежать від багатьох факторів, головними з яких є: інтенсивність та швидкості руху транспорту, характеристики доріг та навколишнього середовища, пори року та часу доби, вік і стать тварин.

2. Зростання популяції ведмедів в Україні і збільшення їхньої міграційної активності без сумнівів підвищить ризики загибелі їх від автотранспорту і тому важливо розробляти заходи для попередження цього та (або) мінімізації зіткнень тварин із транспортними засобами. Актуалізовано фактор ризику загибелі ведмедів внаслідок наїздів транспорту на тварин (зокрема, й передусім на малюків), що особливо небезпечно в місцях, де автомагістралі проходять через великі лісові масиви як основні осередки поселення виду.

3. Нова знахідка виду демонструє факт його просування на південь і схід Рівненської обл., що є ознакою розширення поліського сегменту ареалу. До певної міри це розширення можна вважати відновленням популяції. Той факт, що знахідка стосується малюка, підтверджує успішне розмноження ведмедів у Сарненському районі, тобто тут вид не тільки вселився, але й сформував мінімальну репродуктивну групу.

Подяки

Щира подяка О. Юсковцю за повідомлення важливого спостереження, що стало основою цієї розвідки, та редактору видання І. Загороднюку за допомогу із підбором літератури, постійне стимулювання творчої діяльності і за спонукання до написання цього повідомлення.

Декларації

Фінансування. Дослідження проведено в рамках виконання програми «Літопису природи» Природного заповідника «Михайлівська цілина», а також наукової теми природничо-географічного факультету Сумського державного педагогічного університету 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 з біологічним матеріалом.

References

Ale, S. B., C. J. Whelan. 2008 Reappraisal of the role of big, Werce predators! *Biodiversity Conservation*, **17** (4): 685–690. CrossRef

Bakaloudis, D. E., V. A. Bontzorlos. 2023. Wildlife mortality on roads crossing a protected area: The case of Dadia-Lefkimi-Soufli National Park in north-eastern Greece. *Journal for Nature Conservation*, **74**: 126443. CrossRef

Boscagli, G. 1987. Brown bear mortality in central Italy from 1970 to 1984. *International Conference on Bear Research and Management*, **7**: 97–98. CrossRef

Boulanger, J., G. B. Stenhouse. 2014. The impact of roads on the demography of grizzly bears in Alberta. *PloS One*, **9** (12): 1–22. CrossRef

Ditmer, M. A., S. J. Rettler, J. Fieberg, [et al.]. 2018. American black bears perceive the risks of crossing roads. *Behavioral Ecology*, **29** (3): 667–675. CrossRef

Dykyi, I. V., M. G. Shkvirya (eds.). 2015. *Brown Bear (Ursus arctos).* «SIC Group Ukraine», Kyiv, 1–135.

Gangadharan, A., S. Pollock, P. Gilhooly, [et al.]. 2017. Grain spilled from moving trains create a substantial wildlife attractant in protected areas. *Animal Conservation,* **20** (5): 391–400. CrossRef

Gibeau, M. L., S. Herrero. 1998. Roads, rails and grizzly bears in the Bow River Valley, Alberta. *Wildlife Ecology and Transportation (Proc. Intern. Conf.).* Florida Department of Transportation, Tallahassee, 104–108.

Graves, T. A., S. Farley, M. I. Goldstein. 2007. Identification of functional corridors with movement characteristics of brown bears on the Kenai Peninsula, Alaska. *Landscape Ecology*, **22** (5): 765–772. CrossRef

Groot-Bruinderink, G. W. T. A., E. Hazebroek. 1996. Ungulate traffic collisions in Europe. *Conservational Biology*, **10**: 1059–1067. CrossRef

Hopkins, B., J. Whittington, A. P. Clevenger, [et al.]. 2014. Stable isotopes reveal rail-associated behavior in a threatened carnivore. *Isotopes in Environmental and Health Studies*, **50**: 322–331. CrossRef

How... 2025. How Fast Can Bears Run? *Brinannica*. Oct. 1, 2025. URL

Huber, D., J. Kusak, A. Frkovic. 1998. Traffic kills of brown bears in Gorski Kotar, Croatia. *Ursus*, **10**: 167–171.

Kaczensky, P., F. Knauer, B. Krze, [et al.]. 2003. The impact of high speed, high volume traffic axes on brown bears in Slovenia. *Biological Conservation*, **111** (2): 191–204. CrossRef

Kite, R., T. Nelson, G. Stenhouse, [et al.]. 2016. A movement-driven approach to quantifying grizzly bear (Ursus arctos) near-road movement patterns in west-central Alberta, Canada. *Biological Conservation*, **195**: 24–32. CrossRef

Khoyetskyy, P. 2013. The peculiarities of bear numbers dynamics in the Eastern Carpathians. *Leśne Prace Badawcze (Forest Research Papers)*, **74** (2): 111–116. CrossRef

Kramer-Schadt, S., E. Revilla, Th. Wiegand, [et al.]. 2004. Fragmented landscapes, road mortality and patch connectivity: modeling influences on the dispersal of Eurasian lynx. *Journal of Applied Ecology*, **41**: 711–723. CrossRef

Kudrenko, A., F. Ordiz, S. L. Stytsenko, [et al.]. 2022. Brown bear-caused human injuries and fatalities in Russia are linked to human encroachment. *Animal Conservation*, **25** (3): 427–437. CrossRef

Linnell, J. D. C., J. E. Swenson, R. Andersen, [et al.]. 2001. Predators and people: conservation of large carnivores is possible at high human densities if management policy is favourable. *Animal Conservation*, **4**: 345–349. CrossRef

Michelle, D. R. 2024. Celebrated Yellowstone grizzly bear is killed by car aged 28. *Independent*, 23.10.2024, 23–38. URL

Morales-González, A., H. Ruiz-Villar, A. Ordiz. 2020. Large carnivores living alongside humans: Brown bears in human-modified landscapes. *Global Ecology and Conservation*, **22:** e00937. CrossRef

Morozov, A. V. 2021. Ecological aspects of road accidents. *Visnyk of National Transport University*. *Series Technical sciences*, **3** (50): 123–131. [Ukrainian] CrossRef

Murray, M. H., S. Fassina, J. B. Hopkins, [et al.]. 2017. Seasonal and individual variation in the use of rail-associated food attractants by grizzly bears (Ursus arctos) in a national park. *PloS One*, **12**: 1–16. CrossRef

Nayeri, D., A. Mohammadi, A. Zedrosser, [et al.]. 2022. Characteristics of natural and anthropogenic mortality of an endangered brown bear population. *Journal for Nature Conservation*, **70**: 1617–1381. CrossRef

Nisi, A. C., F. J. Benson, R. King, [et al.]. 2023. Habitat fragmentation reduces survival and drives source-sink dynamics for a large carnivore. *Ecological Applications*, **33** (4): e2822. CrossRef

Northrup, J. M., J. Pitt, T. B. Muhly, [et al.]. 2012. Vehicle traffic shapes grizzly bear behaviour on a multiple-use landscape. *Journal of Applied Ecology*, **49** (5): 1159–1167. CrossRef

Parkhomenko, V. 2017. Death of mammals on the roads of the North-Eastern Ukraine. *Proceedings of the Theriological School*, **15**: 139–149. [Ukrainian] CrossRef

Parkhomenko, V. 2020. Animal deaths from collisions with motor vehicles: analysis of influencing factors. *Ukrainian Entomofaunistics*, **11** (4): 5–42. [Ukrainian]

Pop, I. M., A. Sallayb, L. Bereczky, S. Chiriac. 2012. Land use and behavioral patterns of brown bears in the South-Eastern Romanian Carpathian Mountains: A case study of relocated and rehabilitated individuals. *Procedia Environmental Sciences*, **14**: 111–122. CrossRef

Proctor, M. F., B. N. McLellan, G. B. Stenhouse, [et al.]. 2019. Effects of roads and motorized human access on grizzly bear populations in British Columbia and Alberta, Canada. *Ursus*, (30e2): 16–39. CrossRef

Psaralexi, M., M. Lazarina, Y. Mertzanis, [et al.]. 2022. Exploring 15 years of brown bear (Ursus arctos)-vehicle collisions in northwestern Greece expand article info. *Nature Conservation*, **47**: 105–119. CrossRef

Ripple, W. J., J. A. Estes, R. L. Beschta, [et al.]. 2014. Status and ecological effects of the world's largest carnivores. *Science,* **343**: 150–160. CrossRef

Roever, C. L., M. S. Boyce, G. B. Stenhouse. 2008. Grizzly bears and forestry. I: Road vegetation and placement as an attractant to grizzly bears. *Forest Ecology and Management*, **256**: 1253–1261. CrossRef

Roever, C. L., M. S. Boyce, G. B. Stenhouse. 2010. Grizzly bear movements relative to roads: application of step selection functions. *Ecography (Cop.),* **33**: 1113–1122. CrossRef

Sawaya, M. A., S. T. Kalinowski, A. P. Clevenger. 2014. Genetic connectivity for two bear species at wildlife crossing structures in Banff National Park. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **281**: 20131705: CrossRef

Skubak, E. 2018. Analysis of bat roadkills in Sviati Hory National Nature Park based on data of a 10 years long research. *Theriologia Ukrainica*, **16**: 152–155. [Ukrainian] CrossRef

Skuban, M., S. Findo, M. Kajaba, [et al.]. 2017. Effects of roads on brown bear movements and mortality on Slovakia. *European Journal of Wildlife Research*, **83**: 63–82. CrossRef

Stutchbury, B. J. M. 2007. The effects of habitat fragmentation on animals: gaps in our knowledge and new approaches. *Canadian Journal of Zoology*, **85**: 1015–1016. CrossRef

Tatarinov, K. A. 1956. *Mammals of Western Ukraine*. Academy of Sciences Ukr. SSR, Kyiv, 1–188. [Ukrainian]

Torres, A., J. A. G. Jaeger, J. C. Alonso. 2016. Assessing large-scale wildlife responses to human infrastructure development. *Proceedings of NAS USA*, **113**: 8472–8477. CrossRef

Turianyn, I. I. 1975. *Fur-Bearing Animals and Game Birds of the Carpathians.* Karpaty, Uzhhorod, 1–176. [Ukrainian]

Valero, E., J. Picos, L. Lagos [et al.]. 2015. Road and traffic factors correlated to wildlife–vehicle collisions in Galicia (Spain). *Wildlife Research*, **42** (8): 25–34. CrossRef

Waller, J. S., C. Servheen. 2005. Effects of transportation infrastructure on grizzly bears in northwestern Montana. *Journal of Wildlife Management*, **69**: 985–1000. CrossRef

Zagorodniuk, I. 2006. Animal mortality on the roads: estimation of vehicle traffic influence on populations of wild and domestic animals. *Proceedings of the Theriological School*, **8**: 120–125. [Ukrainian] URL

Zagorodniuk, I. 2025. 'Apex' or 'visible' fauna: concept and application. *Novitates Theriologicae*, **17**: 17–25. [Ukrainian] CrossRef

Zarco-González, Z., O. Monroy-Vilchis. 2024. Roadkill risk model of black bear (Ursus americanus) in Mexico. *Environmental Monitoring and Assessment*, **196**: 89–100. CrossRef

Theriologia Ukrainica, **30**: 127–141 (2025)
p-ISSN 2616-7379 • e-ISSN 2617-1120
DOI: 10.53452/TU3014

A SYSTEM FOR DETERMINING AGE GROUPS OF RODENTS BASED ON MORPHOMETRIC SKULL PARAMETERS TO ASSESS THE DEMOGRAPHIC STRUCTURE OF POPULATIONS

Igor Polischuk

Key words

craniometry, molars, age variation, rodents, population dynamics

doi

http://doi.org/10.53452/TU3014

Article info

submitted 29.06.2025
revised 15.12.2025
published 30.12.2025

Language

Ukrainian, English summary

Affiliations

[1] E. F. Falz-Fein Askania-Nova Biosphere Reserve, NAAS of Ukraine (Askania-Nova, Ukraine)

Correspondence

Igor Polischuk; Askania-Nova Biosphere Reserve; 13 Frunze Street, Askania-Nova, 75230 Ukraine;
Email: mammalia.ua@gmail.com;
orcid: 0000-0001-5648-4911

Abstract

The variability in populations of mouse-like rodents was studied by identifying and analysing the proportions of different age groups, assessed according to a number of parameters available from the analysis of osteological materials from pellets of birds of prey, primarily owls. The analysis is based on a series of samples belonging to the species *Microtus socialis*, *Microtus levis*, *Cricetulus migratorius*, and *Mus musculus*, which are typical inhabitants of the protected steppe. Several systems were analysed in detail, primarily the length of the skull, the upper row of molars and mandible, the degree of development of the crests on the skull and the degree of molar wear (in species with bunodont molars). For comparison, data on specimens obtained by direct trapping and for which morphometric indicators, including body weight, are known were used. Based on these data, and primarily on metric indicators, age groups were identified for each species, ranging from 3 to 12 depending on the species and type of character. On this basis, the dynamics of the age structure of populations of each of the studied species is shown using comparisons of data from different seasons of the year and different years of data collection. Thus, it is shown that the combination of morphometric indicators with the assessment of the condition (wear) of teeth allows expanding the interpretative possibilities of the pellet method in long-term monitoring studies. It is also shown that molar wear in hamsters and mice as a criterion for age assessment does not always coincide with the size group based on the length of the molar rows and mandible, since it depends not only on absolute age but also on trophic conditions. In general, the distribution of rodent cranial remains by size groups, assessed by the length of M13, mandible length and other defined age categories, gives an understanding of the age structure of populations. For a quick assessment of the age structure of the small mammal population, only the lower jaws can be used, if they are laid out in a straight line and their sizes are visually assessed or measured.

Cite as

Polischuk, I. 2025. A system for determining age groups of rodents based on morphometric skull parameters to assess the demographic structure of populations. *Theriologia Ukrainica*, **30**: 127–141. [In Ukrainian, with English summary]

Система визначення вікових груп гризунів за морфометричними показниками черепів для оцінки демографічної структури їхніх популяцій

Ігор Поліщук

Резюме. Досліджено мінливість в популяціях мишовидих гризунів шляхом виявлення і аналізу часток різних вікових груп, оцінених за низкою параметрів, що доступні при аналізі остеологічних матеріалів з пелеток хижих птахів, передусім сов. Аналіз базується на вивченні остеологічних решток видів з родин Arvicolidae (два види), Cricetidae (один вид) та Muridae (один вид), вилучених з пелеток сові вухатої (*Asio otus*), зібраних в біосферному заповіднику Асканія-Нова та його околицях. В основі аналізу — серії зразків, що віднесені автором до видів *Microtus socialis*, *Microtus levis*, *Cricetulus migratorius*, *Mus musculus*, що є типовими мешканцями заповідного степу. Детально проаналізовано кілька систем ознак, передусім довжину черепа, верхнього ряду молярів та мандибули, ступінь розвитку гребенів на черепі та ступінь стертості кутніх зубів (у видів з молярами горбкового типу). Для порівняння використано дані про зразки, які здобувалися шляхом прямих відловів пастками і для яких бути відомі морфометричні показники, зокрема й маса тіла. На основі таких даних і передусім за метричними показниками, для кожного виду було виокремлено вікові групи, по 3–12 залежно від виду і типу ознаки. На цій основі показано динаміку вікової структури популяцій кожного з досліджених видів на прикладі порівнянь даних з різних сезонів року та різних років збору даних. Отже, показано, що поєднання морфометричних показників із оцінкою стану (стертості) зубів дозволяє розширити інтерпретаційні можливості пелеткового методу в довготривалих моніторингових дослідженнях. Показано також, що стертість молярів у хом'ячків і мишей як критерій оцінки віку не завжди збігається з розмірною групою за довжиною молярних рядів і мандибули, оскільки залежить не лише від абсолютного віку, але й від трофічних умов. В цілому розподіл краніальних решток гризунів за розмірними групами, оціненими за довжиною M13, довжиною мандибули та іншими визначеними віковими категоріями, дає уяву про вікову структуру популяцій. Для експрес-оцінки вікового складу населення дрібних ссавців можна скористатися тільки нижніми щелепами, якщо викласти з них рівноспадний ряд на одній лінії та візуально оцінити їхні розміри або провести їх вимірювання.

Ключові слова: краніометрія, моляри, вікові відмінності, гризуни, динаміка популяції.

Вступ[1]

При вивченні динаміки популяцій дрібних ссавців, як і багатьох інших видів звірів, важливою характеристикою, залежною від сезонів, фаз динаміки чисельності і загалом ритмів розмноження є вікова структура популяцій [Shvarts *et al.* 1968; Mezhzherin *et al*. 1991]. Для оцінки таких показників необхідні значні за обсягом вибірки і досить довгі (якщо не постійні) ряди даних, що особливо важливо в умовах постійного моніторингу фауни на територіях великих заповідних об'єктів. Одним з таких є Біосферний заповідник «Асканія-Нова», де автор проводив постійні моніторингові дослідження упродовж останніх 40 років. Такі матеріали щодо дрібних ссавців первинно накопичувалися автором шляхом регулярних відловів як з вилученням (пастки типу Геро), так і з повторним випуском у природу (пастки Тишлеєва та «польські»), а згодом і шляхом аналізу сов'ячих пелеток [Polishchuk 2009, 2024].

Поступово автором за основу було взято «пелетковий метод», що базується на аналізі вмісту пелеток хижих птахів, насамперед сов [Polishchuk 2009]. В умовах Асканії-Нової основним видом хижих птахів є сова вухата (*Asio otus*), що формує тут значні скупчення восени і взимку [Havrylenko *et al*. 2022]. Такі матеріали є масовими і дозволяють накопичувати важливі дані не тільки про особливості живлення хижих птахів, але й про особливості популяцій їхніх жертв, передусім дрібних ссавців [Zaika 2010; Heisler *et al.* 2016; Drebet 2017].

[1] Цей тест підготовлено редактором видання на основі одного з останніх звітів колеги Ігоря Поліщука (1952–2024), про який згадано далі в розділі «Декларації». У редагуванні тексту взяли участь посвячені в тему дослідження М. Дребет та В. Гавриленко, яким редакція висловлює щиру подяку.

Важливим аспектом таких досліджень є аналіз вибірковості хижацтва, зокрема й оцінка часток не тільки видів, але й окремих вікових груп у здобичі хижих птахів [Zaika 2012].

На відміну від більшості пелеткових досліджень, спрямованих переважно на аналіз видової структури або трофічних зв'язків, у цій роботі акцент зроблено на можливості реконструкції вікової структури популяцій дрібних ссавців. Такий підхід дозволяє розглядати пелетковий матеріал не лише як індикатор присутності видів, але і як джерело демографічної інформації, важливої для інтерпретації динаміки популяцій.

Статевовікову структуру популяцій дрібних ссавців можна визначити оглядом добутих особин (молоді — дорослі, самки — самці), за лінійно-масовими показниками або за станом статевих органів після розтину тіла. Зважаючи на те, що прибуле покоління мікромамалій досить швидко досягає розмірів дорослих особин, то використовують вагу кришталика ока [Klevezal 2007]. Стертість молярів також свідчить про вік тварин, але у полівок, наприклад, зуби ростуть постійно і застосовувати зубний індекс некоректно. В даному випадку можна скористатися екстер'єрними і інтер'єрними показниками [Peskov & Syniavska 2013]. На жаль, зазначені вище методичні підходи вимагають добування тварин і постмортального діагностування. У цій роботі для оцінки вікової структури популяцій дрібних ссавців ми скористалися їх краніальними решками з пелеток сов вухатих.

Мета цього дослідження — аналіз особливостей краніальних і одонтологічних ознак для аналізу вікової структури популяції дрібних ссавців (передусім мишовидих гризунів) на основі використання кісткових решток тварин у пелетках сов.

Матеріали і методи

Пелетки сов вухатих збирали у різні сезони року та вилучені з них краніальні залишки ідентифікували за видовою належністю відповідно до особливостей місцевої фауни з регіону розташування Біосферного заповідника «Асканія-Нова» [Polishchuk 2009]. Тонкощі збору, розбору й аналізу складу пелеток описано там само.

Краніометрію зразків здійснювали за допомогою бінокуляра МБС-9 або штангенциркулем з точністю до 0,1 мм. Ключовими вимірами були довжина черепа, альвеолярна довжина верхньої щелепи, довжина мандибули. Стан (ступінь стертості) зубної коронки оцінювали візуально — цю ознаку використано для оцінки вікових груп хом'ячків та мишей, премоляри та моляри яких мають горбкову жуйну поверхню, що з віком зазнає суттєвого стирання.

Для з'ясування частоти зустрічальності тих чи інших вагових категорій тварин, як критерій оцінки ми використовували альвеолярну довжину верхнього зубного ряду (далі M13) — показник, який можна отримати у більшості зруйнованих черепів з пелеток (рис. 1).

Статистичну обробку даних проводили за В. Ю. Урбахом [Urbach 1975]. Обсяги обстеженого матеріалу вказані у тексті та в таблицях.

Номенклатура видів прийнята за оглядом фауни України 2012 р. [Zagorodniuk & Emelyanov 2012]. Розглянуті види: полівка лучна — *Microtus levis* Miller, 1908, полівка європейська — *Microtus* arvalis Pallas, 1778, полівка гуртова — *Microtus socialis* Pallas 1773, миша хатня — *Mus musculus* Linnaeus, 1758.

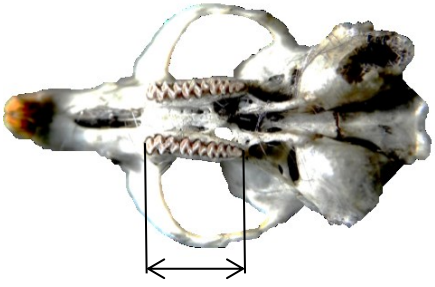


Рис. 1. Альвеолярна довжина верхнього ряду кутніх зубів (в тексті часто використано також скорочення M13).

Fig. 1. Alveolar length of the upper row of molars (the abbreviation M13 is also frequently used in the text).

Результати досліджень

Важливим є питання переваги у споживанні вухатими совами тварин за розмірною або видовою ознакою. Ряд авторів схильні вважати, що їх жертвами стають, переважно, великі особини, називаючи це вибірковістю, а значить, при однаковій доступності та чисельній перевазі молодих, раціон складуть дорослі звірки певного виду або ж види, що перевершують інших за своїм розмірами [Polishchuk 2009].

Полівка гуртова — *Microtus socialis* Pallas 1773

На основі вимірів M13 у полівок гуртових (рис. 1), що здобуті в різні роки плашками Геро, автором сформовано розмірні групи і вирахувано середню вагу тварин кожної з них. Хоча в кожну групу потрапляли особи, які істотно відрізнялися за масою, зростання довжини M13 все ж виявилося відповідним до збільшення середньої маси тіла (табл. 1), що дозволило приблизно визначати й вагу полівок, виходячи тільки зі значень M13.

Використані для обліків модернізовані плашки Геро з трапиком замість гачка при чутливому насторожуванні спрацьовували під вагою тваринок від 4 г, тому ними фіксувалися і молоді полівки, які тільки-но перейшли до живлення зеленню на поверхні (див. табл. 1). Таким чином, у відловах фактично представлені всі вікові категорії тварин, що виходять з нір і є потенційними жертвами птахів-міофагів, як це показано на прикладі 1982 р. (рис. 2).

Відповідно до перебігу фенологічних явищ, у популяції полівок відбувалося зміщення вагових спектрів. У лютому переважала весняна генерація 1981 р., оскільки літнього розмноження тоді не було зафіксовано, не відмічено його у відловах і в жовтні, а наявність дрібних тварин (10–14 г) свідчила про невеликий притік молодих у наступні місяці.

Таблиця 1. Відповідність розмірних груп *Microtus socialis* до їхньої маси тіла

Table 1. Correspondence between size groups of *Microtus socialis* and their body weight

Розмірні групи за альвеолярною довжиною верхніх кутніх, мм	Маса тіла полівок, *min–max*, г	Середня маса тіла полівок, г	CV, %	Об'єм вибірок, екз.	Значимість відмінності від попереднього показника
4,0–4,2		6,8		n = 1	
4,2–4,4	7,1–9,9	8,50 ± 1,40	23,3	n = 2	Не достовірно
4,4–4,6	6,2–10,6	8,30 ± 0,61	19,3	n = 7	Не достовірно
4,6–4,8	6,8–13,3	10,31 ± 0,59	18,2	n = 10	P < 0,50
4,8–5,0	9,8–16,9	12,78 ± 0,58	19,2	n = 18	P < 0,10
5,0–5,2	11,3–23,4	16,41 ± 0,35	15,0	n = 50	P < 0,01
5,2–5,4	12,2–26,4	19,24 ± 0,38	14,7	n = 52	P < 0,01
5,4–5,6	13,1–28,5	21,80 ± 0,58	17,3	n = 42	P < 0,01
5,6–5,8	15,6–29,8	24,33 ± 2,11	21,3	n = 6	P < 0,50

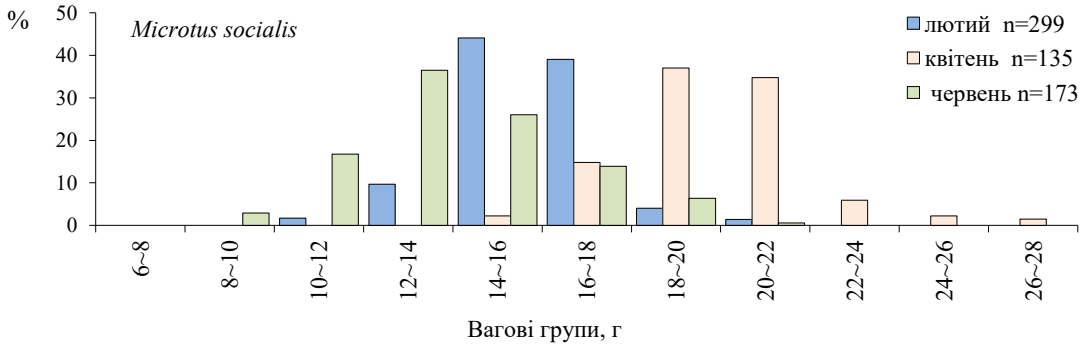


Рис. 2. Співвідношення вагових груп *Microtus socialis* у відловах в різні сезони 1982 р.

Fig. 2. Ratio of weight groups of *Microtus socialis* in trappings during different seasons of 1982.

У квітні, в період інтенсивного розмноження, траплялися великі полівки, які представляли репродуктивну частину популяції, молоді ж на поверхні під час вилову ще не з'явилися. У червні, після квітневого і травневого розмноження, переважала молода генерація і ваговий спектр змістився вліво. Розтягнутість репродуктивного періоду на два місяці визначила вікове різноманітність серед прибулих тварин, які склали групи 8–14 г і, частково, 14–16 г.

У пелетках 1990 р. сезонний розподіл розмірних груп полівок (рис. 3) не відображав настільки чітку послідовність у розвитку популяції, як за даними виловів 1982 р., хоча проходження фенофаз в період зима–літо з року в рік було однакове. Квітневий спектр розмірних груп не змістився вправо відносно зимового, але це цілком зрозуміло. Наростання маси тіла навесні пов'язано не зі збільшенням лінійних розмірів, оскільки більшість тварин вже вийшли за віком з фази швидкого росту, а розвитком молочних залоз у самок (вагу ембріонів віднімали) і сім'яників у самців. У червні, так само як і у відловах, окреслилися більш дрібні розмірні групи, яких не було в попередніх сезонах.

У пелетках виявлено черепи з довжиною М13 (5,8–6,4 мм), яка перевищувала цей показник у найбільших полівок із пасток (див. табл. 1). В обох випадках представлено вагові або розмірні сезонні спектри, які складалися з 6–7 груп (табл. 2), але пастки не мали вибіркової здатності. Отже, жертвами активних споживачів (сов) і пасивних фіксаторів (пасток) ставали розмірні категорії в тій самій пропорції, що склалася в популяції, а це не відповідає принципу вибірковості. Тобто, вибірковості не виявлено.

Виходячи з даних, наведених у таблиці 1, статевозрілим особинам відповідає альвеолярна довжина ≥ 5,0–5,2 мм. Таким чином, аналізуючи сезонну динаміку вікової структури полівок гуртових з використанням розмірних показників їх краніальних решток, можна відмітити, що у вересні 2018 р. популяцію цілком складали дорослі особини (табл. 2). Після осіннього розмноження, пік якого припадає, як правило, на жовтень, представництво розмірних груп збільшувалось, досягнувши максимуму у грудні. Із січня 2019 р. частка молодих почала скорочуватись і в лютому та березні розмірний спектр зменшився, відповідаючи дорослим особинам. Інтенсивне квітневе розмноження розширило представництво розмірних груп і прибуле покоління тимчасово зайняло співдомінуюче положення.

Полівка лучна — *Microtus levis* Miller, 1908

Широке вікове різноманіття демонстрували вагові та розмірні показники полівок лучних *Microtus levis*. Найбільше представництво вікових категорій відмічено у квітні 1989 р. (табл. 3). До жовтня воно поступово зменшувалось за рахунок елімінації старшого покоління. Цікаво те, що наймолодші особини (7,9–11,9) були присутні в усіх вибірках того року тобто, можна припустити безперервність притоку нової генерації в період квітень–жовтень.

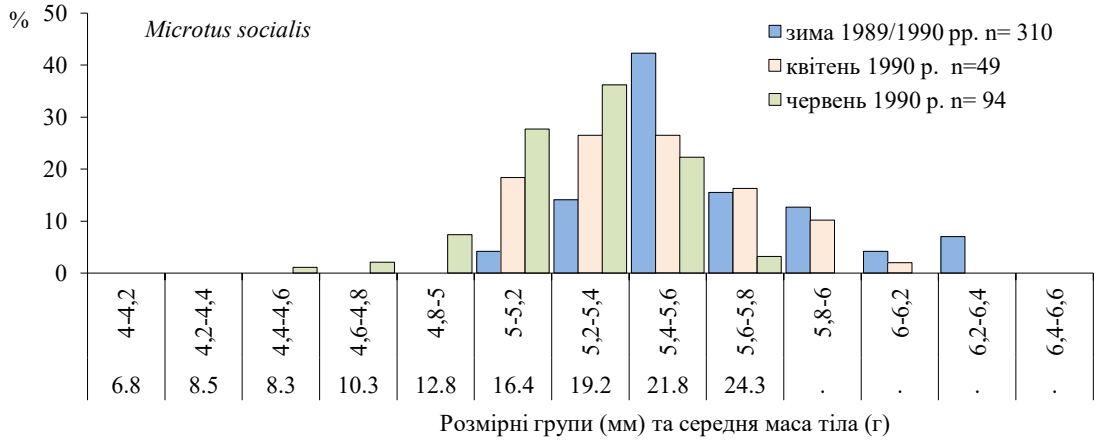


Рис. 3. Співвідношення розмірних груп *Microtus socialis* в зборах пелеток у різні сезони.

Fig. 3. Ratio of size groups of *Microtus socialis* in pellet collections in different seasons.

В 1989–90 рр. визначали вікове різноманіття і за краніальними рештками цього виду з пелеток сов вухатих (табл. 4). Термін збору матеріалу обома методами збігся лише у квітні 1990 р. і у обох випадках окреслилося сім вікових груп. У грудні 1989 р. у раціоні сов значилися залишки пізньо-осінньої генерації полівок, а у січні 1990 р., судячи з розподілу зразків за альвеолярною довжиною, популяцію складали вже дорослі тварини.

Таблиця 2. Сезонна динаміка розмірних груп у популяції полівок гуртових (*Microtus socialis*), %
Table 2. Seasonal dynamics of size groups in the population of social voles (*Microtus socialis*), %

Розмірні групи, мм	Місяць, рік								
	09.2018	11.2018	12.2018	01.2019	02.2019	03.2019	04.2019	05.2019	08.2019
4,4–4,6	–	–	–	–	–	–	–	–	–
4,6–4,8	–	–	2,5	–	–	–	–	–	–
4,8–5,0	–	6,9	5,0	2,1	–	–	21,1	2,3	–
5,0–5,2	7,4	6,9	17,5	0,0	–	13,2	5,3	0,0	4,8
5,2–5,4	22,2	6,9	20,0	2,1	7,0	13,2	15,3	7,0	0,0
5,4–5,6	25,9	37,9	37,5	19,1	18,6	10,5	5,3	18,5	14,3
5,6–5,8	37,0	13,8	10,0	23,4	30,2	34,2	26,3	25,6	28,5
5,8–6,0	7,4	13,8	5,0	27,7	27,9	13,2	10,5	30,2	28,5
6,0–6,2	–	13,8	0,0	21,3	16,3	15,7	10,5	7,0	19,0
6,2–6,4	–	–	2,5	4,3	–	–	5,3	4,7	4,9
6,4–6,6	–	–	–	–	–	–	–	4,7	–
Вибірка, екз.	27	29	40	47	43	38	19	43	21

Таблиця 3. Сезонна динаміка вагових груп полівок лучних (*Microtus levis*) за місяцями і роками, %
Table 3. Seasonal dynamics of weight groups of meadow voles (*Microtus levis*) by months and years, %

Вагові групи, г	04.1989	07.1989	10.1989	04.1990	07.1990
7,9–11,9	6,3	5,9	12,5	3,7	–
11,9–15,9	12,5	20,5	12,5	11,1	12,5
15,9–19,9	25,0	41,2	32,5	3,7	37,5
19,9–23,9	6,3	28,8	25,0	18,5	37,5
23,9–27,9	18,7	11,7	12,5	40,7	12,5
27,9–31,9	18,7	8,8	–	11,1	–
31,9–35,9	0,0	2,9	–	11,1	–
35,9–39,9	6,3	–	–	–	–
39,9–43,9	6,3	–	–	–	–
43,9–47,9	–	–	–	–	–
Вибірка, екз.	16	34	8	27	8

Таблиця 4. Сезонна динаміка розмірних груп полівок лучних (*Microtus levis*) за місяцями і роками, %
Table 4. Seasonal dynamics of size groups of the meadow voles (*Microtus levis*) by months and years, %

Розмірні групи, мм	12.1989	01.1990	04.1990	06.1990	12.1990–01.1991
4,6–4,8	2,7	–	7,0	5,9	–
4,8–5,0	2,7	–	7,0	23,5	4,3
5,0–5,2	8,0	9,7	21,4	23,5	15,2
5,2–5,4	28,0	12,9	14,3	11,8	19,6
5,4–5,6	22,7	19,4	21,4	23,5	23,9
5,6–5,8	21,3	32,2	14,3	5,9	34,8
5,8–6,0	9,3	22,6	14,3	5,9	2,2
6,0–6,2	4,0	0,0	–	–	–
6,2–6,4	1,3	3,2	–	–	–
6,4–6,6	–	–	–	–	–
Вибірка, екз.	75	31	14	17	46

Приблизно оцінити вікову структуру полівок гуртових, уникаючи вимірювання альвеолярної довжини чи інших частин черепа, можна в процесі видової ідентифікації пелеткового матеріалу, виклавши на одному рівні нижні щелепи (рис. 4). Відрізнити молодих особин, які щойно перейшли до самостійного харчування, від дорослих можна за станом третього моляра, який ще не сформований повністю і між тілом зуба та альвеолою існує порожнина замість м'якої сполучної тканини перетравленої у шлунку сови (рис. 5).

Обстеження черепів полівок з пелеток, зібраних в межах ареалу *Microtus* arvalis Pallas, 1778 (поблизу с. Милове Бериславського р-ну Херсонської обл.), показало, що частіше зустрічалися черепи без гребеня (рис. 6).

Ступінь виразності останнього виявився різним — у одних це був ледь помітний виступ з широкою вершиною на лобних кістках (2), у інших — «справжній» гребінь, як наслідок звуження міжорбітального простору і Λ-подібної вигнутості лобних кісток (3). Не виключено, що така особливість пов'язана з віковими змінами, оскільки вилична ширина у групи 1 становила 11–13,9 мм, у групи 2 — 13,5–15 мм і у групи 3 — 14,1–15,2 мм тобто, явно виражений гребінь характерний для старих особин.

Рис. 4. Нижні щелепи полівок гуртових, вилучені з жовтневих 2019 р. пелеток сови вухатої.

Fig. 4. Mandibles of voles removed from pellets of long-eared owls in October 2019.

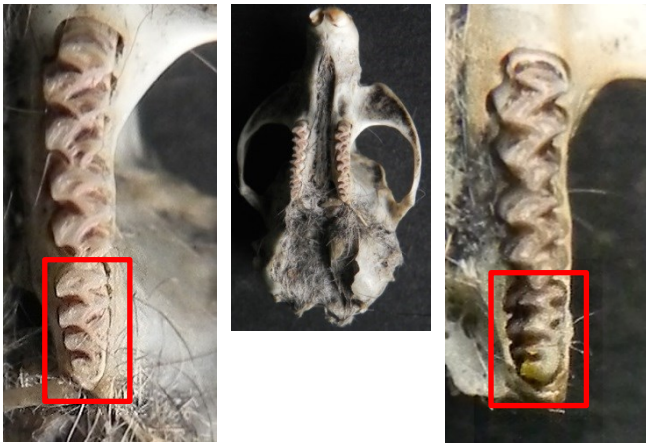


Рис. 5. Морфологія третього моляра (M^3) у дорослої полівки гуртової (зліва), загальний вигляд черепа (кондилобазальна довжина 25 мм) і стан M^3 молодої особини.

Fig. 5. Morphology of the third molar (M^3) in an adult social vole (left), general view of the skull (condylobasal length 25 mm) and condition of M^3 in a young individual.

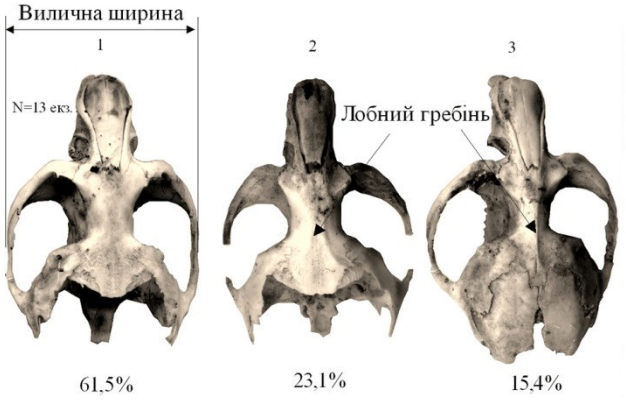


Рис. 6. Виразність лобного гребеня у *Microtus arvalis* і частота прояву цієї ознаки.

Fig. 6. Expression of the frontal crest in *Microtus arvalis* and frequency of occurrence of this character.

Хом'ячок сірий — *Cricetulus migratorius* Pallas, 1773

У асканійському угрупованні дрібних ссавців найбільшими є хом'ячки сірі. У разі віддання переваги совами у харчуванні саме крупними тваринами, слід було б чекати і відповідної частки в раціоні, але останки хом'ячків в пелетках траплялися, порівняно з полівками, значно рідше, інакше кажучи, цілком адекватно місцю в зооценозі, за винятком коротких періодів, коли полівки ставали малодоступними [Polishchuk 2008].

Розмірні спектри виду в пелетках різних років істотно відрізнялися своєю широтою, відображаючи вікову різноманітність (рис. 7). Звертає на себе увагу переважання у здобичі сов дорослих і старих особин хом'ячка, що схиляє до думки про вибірковість жертв, але у збірній літньо-осінній вибірці *Cricetulus migratorius*, добутих пастками, висвітлилась така ж само закономірність в розподілі — переважали дорослі особини (рис. 8).

За ступенем стертості жувальної поверхні малярів верхньої щелепи можна розділити тварин принаймні на три вікові групи — молоді, дорослі та старі. У молодих вона має вигляд загострених горбочків, які з віком стираються (рис. 9).

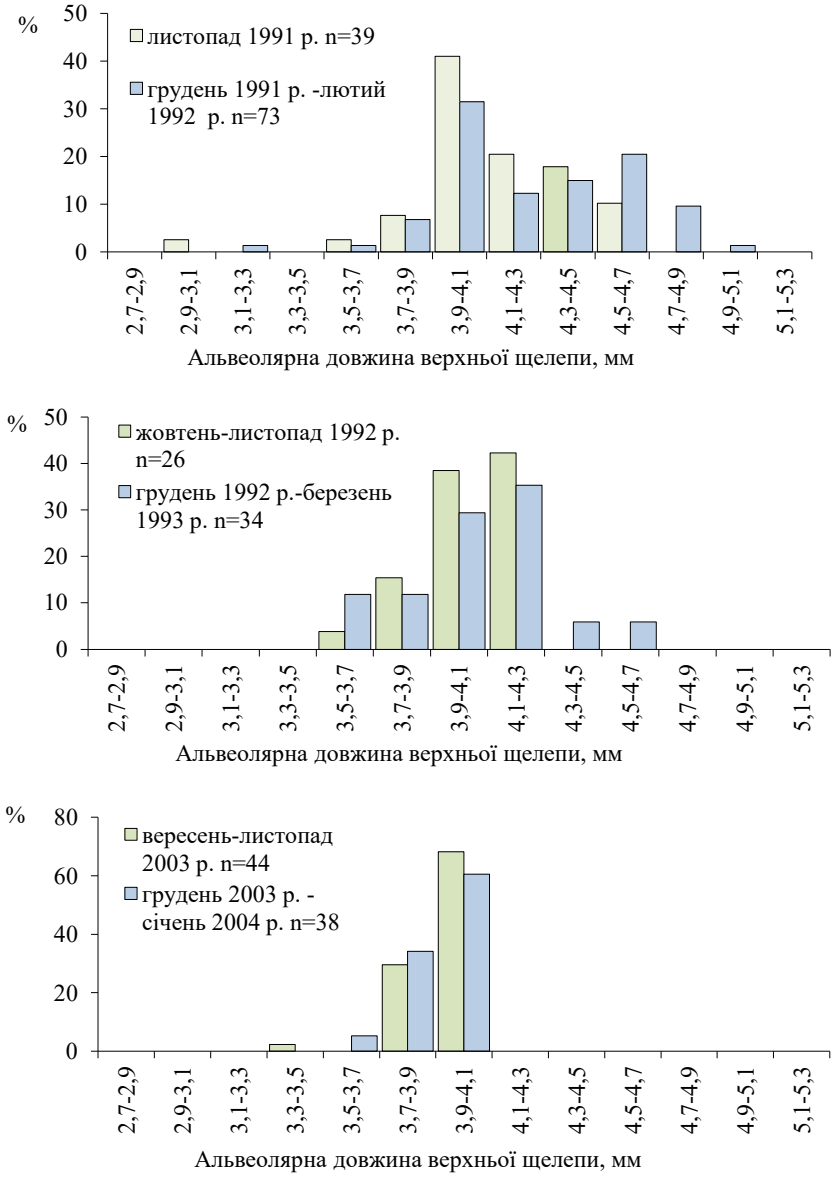


Рис. 7. Співвідношення розмірних груп *Cricetulus migratorius* в пелетках сови вухатої.

Fig. 7. Ratio of size groups of *Cricetulus migratorius* in pellets of the long-eared owl.

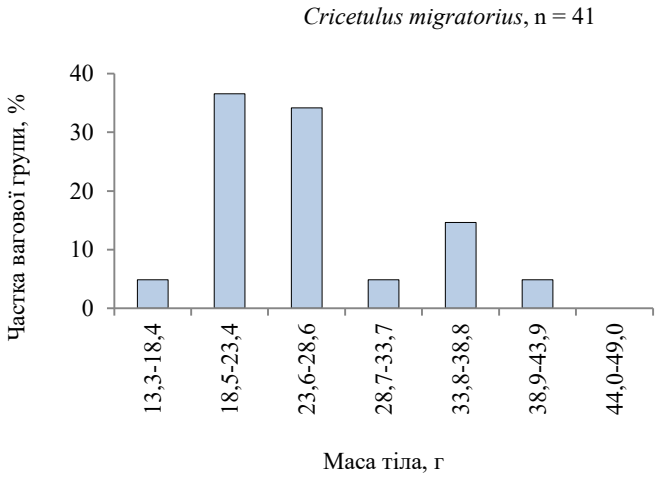


Рис. 8. Співвідношення вагових груп хом'ячків сірих у відловах пастками.

Fig. 8. Ratio of weight groups of the grey dwarf hamsters captured by traps.

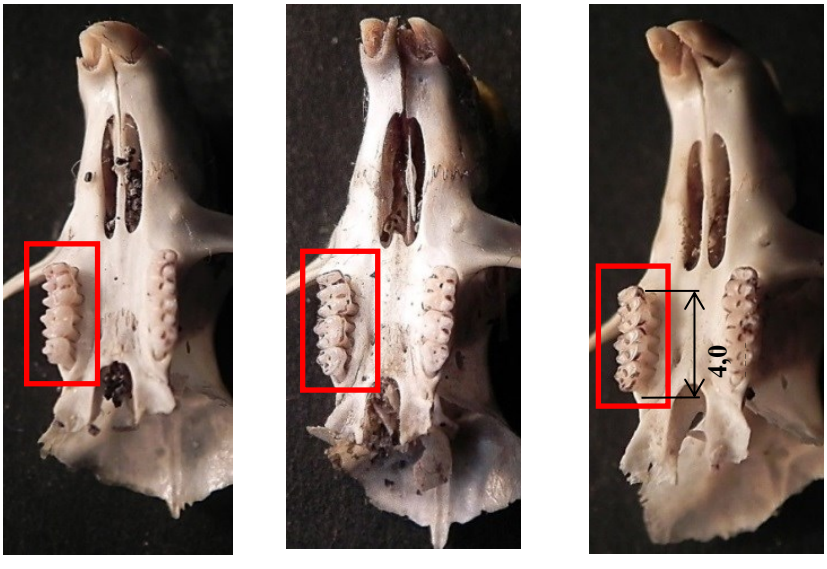


Рис. 9. Стан коронки молярів у молодих хом'ячків сірих (зліва), дорослих та старих.

Fig. 9. Condition of molar crowns in young (left), adult and old grey dwarf hamsters.

З приводу відповідності цієї вікової ознаки розподілу за альвеолярною довжиною слід зазначити, що черепи з сильною стертістю коронки потрапляли в розмірні групи визначені для молодих особин і навпаки (табл. 5), тому у подальшому належить з'ясувати межі індивідуальної мінливості морфометричних показників серед одновікових особин.

Для експрес-оцінки вікової структури популяції хом'ячків можна використати, як і у випадку з полівками (див. рис. 4), нижні щелепи (рис. 10).

Рис. 10. Нижні щелепи хом'ячків сірих, вилучені з пелеток, скинутих з кінця літа 2017 до зими 2018 рр.

Fig. 10. Mandibles of the grey hamster retrieved from pellets excreted from late summer 2017 to winter 2018.

Таблиця 5. Відповідність ступеня зношеності коронки молярів розмірним групам хом'ячків сірих, %
Table 5. Correspondence between the degree of molar wear and size groups of the grey dwarf hamsters, %

Розмірні групи	Період: 12.2003 (n = 14)			Період: 08.2017–02.2018 (n = 24)		
	невиразний	середній	сильний	невиразний	середній	сильний
3,7–3,9 мм						
3,9–4,1 мм	14,3			7,4	22,2	3,7
4,1–4,3 мм		28,6	14,3	14,8	14,8	11,1
4,3–4,5 мм	14,3	14,3	7,1	14,8		3,7
4,5–4,7 мм			7,1	3,7	3,7	
4,7–4,9 мм						

Миша хатня (*Mus musculus* Linnaeus, 1758)

На території заповідника і прилеглих землях родина Мишевих (Muridae) представлена мишаками степовими (*Sylvaemus witherbyi*), мишами хатніми (*Mus musculus*) і курганцевими (*M. spicilegus*), пацюками сірими (*Rattus norvegicus*). Рештки мишаків та мишей курганцевих є рідкісними в пелетках сов, а пацюки є випадковими жертвами, і одиничні черепи належали виключно молодим тваринам. Тому в якості модельного виду нами розглянуто мишу хатню, який часто поділяє домінування з полівками гуртовими.

У пелетках добре зберігаються нижні щелепи *Mus musculus*, і за один із критеріїв оцінки віку тварин ми використали їхню довжину (рис. 11). Для визначення відповідності довжини нижньої щелепи до розміру тварин скористалися ваговими і краніальними показниками, виміряними у мишей, добутих пастками у травні й листопаді 1990 р. (Додаток: табл. D1).

Кореляційний аналіз показав високу ступінь зв'язку між двома згаданими вище змінними (r = 0,916 та r = 0,897 у травні й листопаді відповідно), тобто довжина нижньої щелепи цілком придатна для оцінки вікової структури популяції.

За станом зубної коронки, ступінь стертості якої визначали візуально, умовно встановлювали належність щелеп до трьох вікових категорій: молодих (жувальні горбки гостроверхі), середньовікових (жувальні горбки згладжені) і старих (жувальні горбки відсутні) (рис. 12–13).

Співвідношення вікових категорій *Mus musculus* наприкінці періоду інтенсивного розмноження у травні та у листопаді, коли відмічені одиничні вагітні самки, складалось на користь молодих тваринок (рис. 14).

Рис. 11. Нижня щелепа *Mus musculus* (актуальний розмір 11,0 мм).

Fig. 11. Mandible of *Mus musculus* (actual size 11.0 mm).

Рис. 12. Стан коронки зубів нижньої щелепи *Mus musculus* залежно від віку: 1 — молода тварина, 2 — середньовікова, 3 — стара.

Fig. 12. Condition of the crowns of the mandibular teeth of *Mus musculus* depending on age: 1—young animal, 2—middle-aged, 3—old.

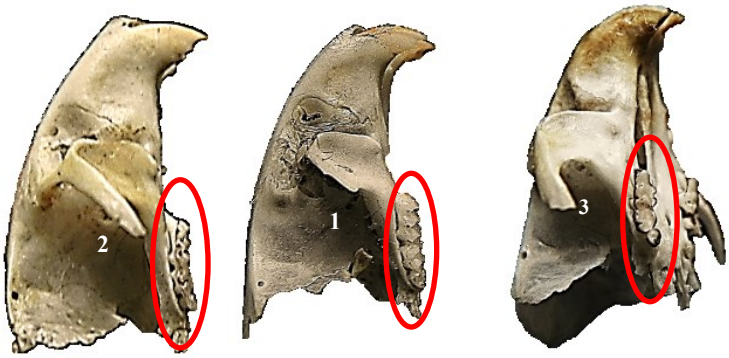


Рис. 13. Стан коронки зубів верхньої щелепи *Mus musculus* залежно від віку: 1 — молода тварина, 2 — середньовікова, 3 — стара.

Fig. 13. Condition of the crowns of the maxillary teeth of *Mus musculus* depending on age: 1—young animal, 2—middle-aged, 3—old.

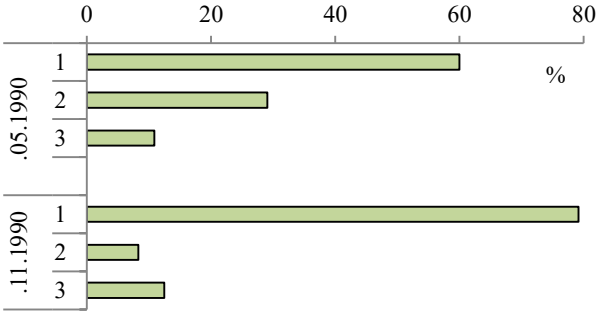


Рис. 14. Вікова структура популяції *Mus musculus*, встановлена за ознакою стертості коронки.

Fig. 14. The age structure of the *Mus musculus* population determined based on the degree of molar wear.

Порівняльний аналіз відповідності вікових категорій розмірним групам виділеним за довжиною нижньої щелепи виявив суперечності в розподілі за цими двома ознаками — в одну розмірну групу потрапляли різні вікові категорії (рис. 15–16).

В сезонному аспекті, судячи за трьома віковими категоріями, влітку, восени та на початку зими в популяції *Mus musculus* абсолютно переважають молоді особини, які зимою переходять в стан середньовікових (рис. 17). Частка особин третьої категорії у всіх випадках значно менша за інші, що визначається, мабуть, елімінацією особин, які втрачали разом з рельєфністю зубної коронки спроможність повноцінного харчування.

Якщо є колекційні збори черепів добутих тварин з відомою масою тіла, то можна встановити їх належність до певних розмірних груп, виділених за довжиною нижньої щелепи (табл. 6) та екстраполювати на такий само варіаційний ряд, побудований з нижніх щелеп, вилучених з пелеток сов або хижих птахів (табл. 7).

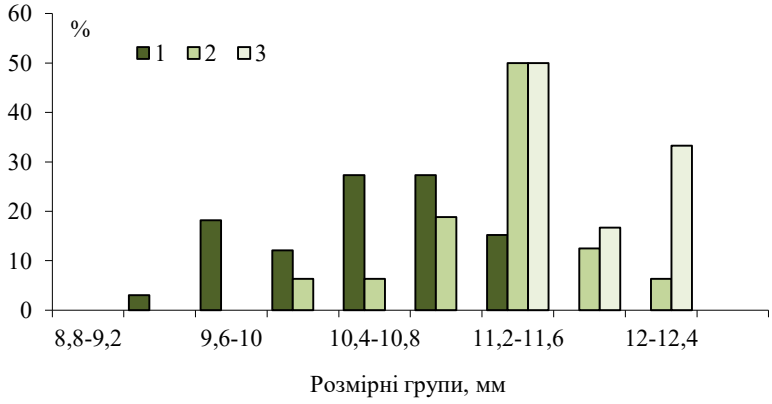


Рис. 15. Відповідність вікових категорій розмірним групам, виділеним за довжиною нижньої щелепи, у тварин, добутих у травні 1990 р.

Fig. 15. Correspondence between age categories and size groups selected according to mandible length in animals from May 1990.

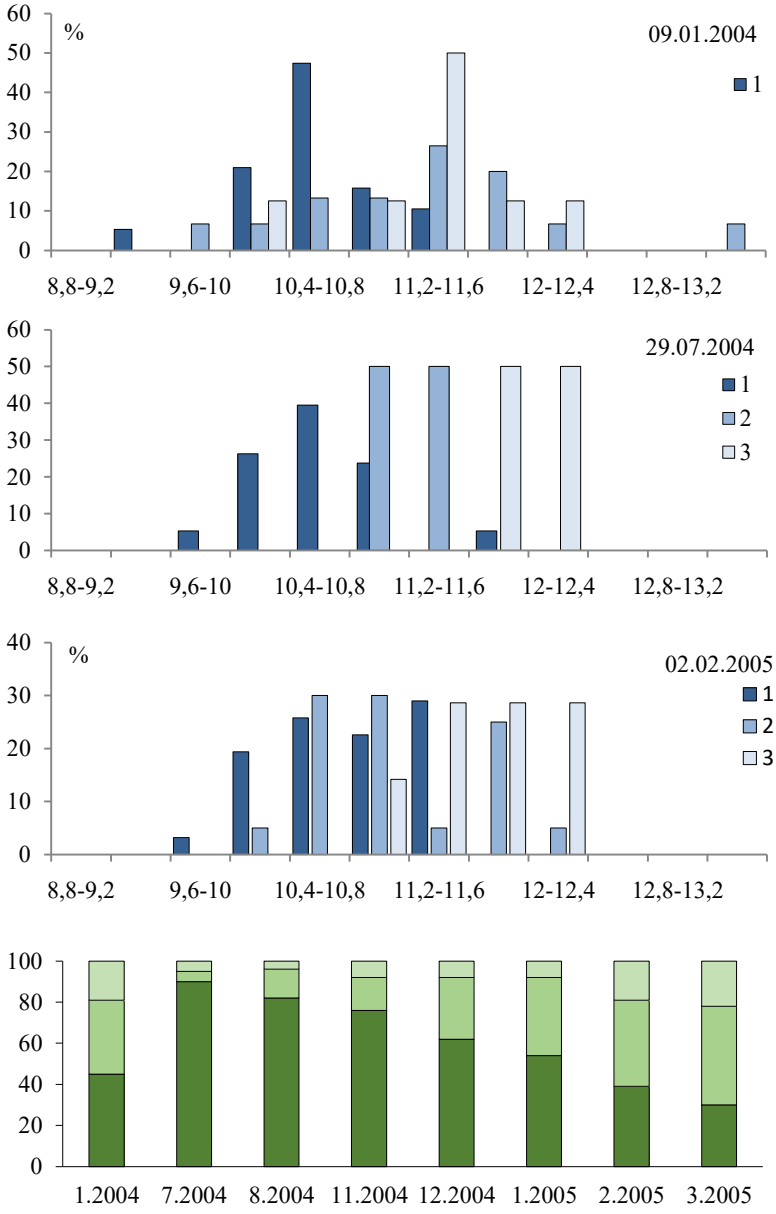


Рис. 16. Відповідність вікових категорій (1–3) розмірним групам, виділеним за довжиною нижніх щелеп, у *Mus musculus*, вилучених із пелеток сов вухатих.

Fig. 16. Correspondence between age groups (1–3) and size groups selected by mandible length in *Mus musculus*, removed from pellets of long-eared owls.

Рис. 17. Сезонна динаміка часток вікових груп у популяції *Mus musculus* протягом одного повного року (з січня 2004 по березень 2005 р.).

Fig. 17. Seasonal dynamics of the proportions of three age groups in the *Mus musculus* population for one full year (January 2004 to March 2005).

Таблиця 6. Відповідність розмірних груп *Mus musculus* їхній вазі тіла

Table 6. Correspondence between *Mus musculus* size groups and their body weight

Довжина нижньої щелепи, мм	Маса тіла мишей, г		Cv, %	Об'єм вибірок
	Мін.–макс.	M±m		
9,2–9,6	7,4			1
9,6–10,0	8,1–9,8	8,6 ± 0,3	7,2	6
10,0–10,4	8–12,6	10,7 ± 0,8	16,4	5
10,4–10,8	8,6–15,9	12,6 ± 0,5	17,1	18
10,8–11,2	10,0–20,8	14,8 ± 0,7	22,1	21
11,2–11,6	14,4–21,6	17,7 ± 0,4	10,3	18
11,6–12,0	15,2–24,6	20,5 ± 1,4	16,5	6
12,0–12,4	19,9–27,5	22,4 ± 1,4	14,1	5

Таблиця 7. Сезонна динаміка вікової структури популяції *Mus musculus* (%) за роками й місяцями
Table 7. Seasonal dynamics of the age structure of the Mus *musculus* population (%) by year and month

Довжина мандибули, мм	01.2024	07.2024	08.2024	11.2024	12.2024	01.2025	02.2025	03.2025
9,2–9,6	2,3	1,8	–	–	–	3,3	–	–
9,6–10,0	4,5	3,6	1,9	–	–	3,3	–	–
10,0–10,4	15,9	27,3	13	12,5	4,4	11,7	15,7	14,3
10,4–10,8	31,8	40	38,9	32,8	15,2	16,7	19,3	9,5
10,8–11,2	13,6	18,2	24	25	41,4	28,3	40,4	19
11,2–11,6	18,2	1,8	16,6	14,1	19,5	21,7	14	38,1
11,6–12,0	6,8	5,5	3,7	7,8	19,5	15	8,8	9,5
12,0–12,4	2,3	1,8	1,9	3,1	–	–	1,8	4,8
12,4–12,8	2,3	–	–	3,1	–	–	–	4,8
12,8–13,2	–	–	–	1,6	–	–	–	–
13,2–13,6	2,3	–	–	–	–	–	–	–
Вибірка, екз.	44	55	54	64	46	60	57	21

Підсумки

Аналіз структури популяції за системою біометричних параметрів дозволяє аналізувати особливості динаміки вікової структури популяцій дрібних ссавців і проводити їх моніторинг. Такі внутрішньопопуляційні групи, відомі як «структурно-функціональні групи» [Olenev 1991] або «функціонально-фізіологічні угруповання» (ФФУ) [Myakushko 2016, 2018], формують різний внесок у динаміку популяції, і тому їхні співвідношення є принципово важливими для аналізу популяційної динаміки. І у випадку дрібних ссавців таких матеріал доволі просто накопичувати завдяки збору пелеток хижих птахів.

Краніальний матеріал з пелеток сов вухатих цілком придатний для видової ідентифікації та визначення вікової структури популяцій дрібних ссавців, хоча в процесі перетравлювання, як правило, руйнується мозкова капсула і «випадає» один із важливих показників — загальна довжина черепа. Поєднання морфометричних показників із візуальною оцінкою стану зубів дозволяє розширити інтерпретаційні можливості пелеткового методу в довготривалих моніторингових дослідженнях.

Ростральна частина черепа та, зокрема, верхні щелепи у більшості випадків залишаються неушкодженими, тому для оцінки розмірного різноманіття у полівок доцільно використовувати альвеолярну довжину верхнього ряду молярів (M13), яку можна отримати незалежно від наявності зубів.

Стертість молярів у хом’ячків і мишей звичайних також свідчить про вік тварини, але цей показник не завжди збігається з розмірною групою за довжиною M13 або довжиною щелепи, до якої теоретично мав би належати. Причиною такої невідповідності, мабуть, є індивідуальні особливості тварин зумовлені асинхронністю росту краніальних структур і кумулятивним характером зношування зубів. Останнє значною мірою залежить не лише від хронологічного віку, але й від трофічних умов, інтенсивності живлення та фізіологічного стану тварин.

В цілому розподіл краніальних решток дрібних ссавців за розмірними групами, оціненими за довжиною кутніх зубів (M13), довжиною нижньої щелепи та іншими визначеними віковими категоріями, дає уяву про вікову структуру популяцій.

Для менш детальної характеристики (експрес-оцінки) вікового складу населення дрібних ссавців можна користатися тільки нижніми щелепами, якщо викласти з них рівноспадний ряд на одній лінії та візуально оцінити їхні розміри або провести їх вимірювання.

Подяки

Автор щиро вдячний рецензентам роботи за важливі зауваження та редакторам видання за цінні рекомендації і правки тексту та графічних матеріалів, зокрема В. Гавриленку, М. Дребету, І. Загороднюку, С. Мякушку. Подяка З. Баркасі за корекцію англомовних частин рукопису.

Декларації

Фінансування. Дослідження проведено в рамках планової теми Біосферного заповідника Асканія-Нова імені Ф. Е. Фальц-Фейна НААН України «11.00.00.02 Ф Дослідити сучасний стан та багатолітні зміни біорізноманіття природно-територіального комплексу Біосферного заповідника «Асканія-Нова» на 2016–2020 рр. (ДР № 0116U003201). Звіт, за яким підготовлено цю публікацію, затверджено Вченою радою Біосферного заповідника «Асканія-Нова» НААН від 25 листопада 2020 р., протокол № 10 «Система діагностування гризунів за морфометричними показниками черепів для оцінки демографічної структури».

Конфлікт інтересів. Автор не має жодних конфліктів інтересів, які могли б вплинути на зміст цієї 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

Drebet, M. 2017. Research on the small mammal fauna by analysis of pellets of birds of prey: algorithms of collection and analysis. *Novitates Theriologicae*, **10**: 10–17. CrossRef

Havrylenko, V. S., I. K. Polishchuk, T. V. Starovoitova. 2022. Owls of the biosphere reserve Askania Nova (species diversity, habitat character and certain aspects of ecology). *News Biosphere Reserve Askania Nova*, 24: 79–89. [Ukrainian] URL

Heisler, L., C. Somers, R. Poulin. 2016. Owl pellets: A more effective alternative to conventional trapping for broad-scale studies of small mammal communities. *Methods in Ecology and Evolution*, **7** (1): 96–103. CrossRef

Klevezal, G. A. 2007. *Principles and Methods for Determining the Age of Mammals.* KMK, Moscow, 1–283. [Russian]

Mezhzherin, V. A., I. G. Emelyanov, O. A. Myhalevych. 1991. *Comprehensive Approaches in Studying of Populations of Small Mammals.* Naukova Dumka, Kyiv, 1–204. [Russian]

Myakushko, S. A. 2016. The ratio of different forms of variability in populations of two species of voles. *Scientific Notes of Ternopil National Pedagogical University. Biology Series*, **3–4** (67): 84–90. [Ukrainian]

Myakushko, S. A. 2018. Heterogeneity of rodent populations during terminal phases of density dynamics. *Ukrainian Journal of Ecology*, **8** (1): 97–102. [Ukrainian] CrossRef

Olenev, G. V. 1991. The role of structural and functional groups of rodents in the dynamics of leading population parameters. *In: Development of the Ideas of Academician S. S. Shvarts in Modern Ecology.* Nauka, Moscow, 92–108. [Russian]

Peskov, V. M., I. O. Syniavska. 2013. Determination of the biological age of grey voles using multidimensional phenotyping (based on the example of Microtus arvalis Pallas, 1779 and M. socialis Pallas, 1773). Studia Biologica, **7** (2): 173–184. [Ukrainian] CrossRef

Polishchuk, I. K. 2008. The influence of snow cover on the diet of long-eared owls (Asio otus L.) in the Askania-Nova Biosphere Reserve. *In: Recent Studies of Falcons and Owls.* Materials of the III International Scientific Conference 'Birds of Prey of Ukraine', Kryvyi Rih, 24–25 October 2008. Kryvyi Rih, 312–318. [Ukrainian]

Polishchuk, I. K. 2009. *Experience in Assessing the Population of Small Mammals in the Askania-Nova Biosphere Reserve Using the Pellet Method.* Askania-Nova Biosphere Reserve, 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

Shvarts, S. S., V. S. Smirnov, L. N. Dobrinsky 1968. *The Method of Morphophysiological Indicators in the Ecology of Terrestrial Vertebrates.* Ural Branch of AS SSSR, Sverdlovsk, 1–387. [Russian]

Urbach, V. Y. 1975. *Statistical Analysis in Biological and Medical Research.* Medicine, Moscow, 1–297. [Russian]

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] URL

Zaika, S. 2010. Monitoring of small mammals populations by the pellet method. *Proceedings of the Theriological School*, **10**: 28–39. [Ukrainian] CrossRef

Zaika, S. V. 2012. The common vole (Microtus: Rodentia) age groups selectivity in long-eared owl's (Asio otus: Strigiformes) diet. *Studia Biologica*, **6** (1): CrossRef

Додаток (Annex)

Таблиця D1. Вихідні дані для оцінки вікової структури популяції *Mus musculus*

Table D1. Source data for assessing the age structure of *Mus musculus* population

№	Маса, г	Mand, мм	Вікова кат.	№	Маса, г	Mand, мм	Вікова кат.	№	Маса, г	Mand, мм	Вікова кат.
05.1990											
1	21,5	12,0	2	20	17,5	11,4	2	39	18,6	11,0	1
2	13,8	10,6	1	21	18,9	11,3	2	40	14,7	10,9	2
3	19,9	11,5	3	22	16,1	11,5	1	41	10,97	10,5	1
4	27,5	12,2	3	23	12,6	10,2	1	42	14,23	10,5	1
5	18,35	11,0	1	24	20,8	11,0	2	43	16,15	11,2	2
6	13,7	10,8	1	25	14,8	10,7	1	44	14,17	10,7	1
7	19,0	11,5	2	26	19,5	11,7	3	45	14,0	10,1	2
8	8,1	9,8	1	27	11,8	10,2	1	46	14,7	11,0	1
9	23,2	11,7	3	28	8,0	10,2	1	47	18,4	11,2	2
10	8,3	9,9	1	29	17,0	10,9	1	48	18,6	11,4	1
11	18,5	11,4	1	30	18,8	11,8	2	49	15,8	11,5	2
12	8,4	9,8	1	31	16,6	11,3	1	50	14,5	10,4	1
13	23,4	12,3	3	32	14,1	10,7	1	51	9,8	9,8	1
14	17,5	11,2	2	33	14,2	11,0	1	52	7,4	9,3	1
15	24,6	11,9	2	34	15,9	10,7	1	56	19,6	11,4	2
16	8,3	9,9	1	35	16,9	10,8	1	57	10,3	10,1	1
17	21,6	11,4	3	36	17,4	11,1	1	58	17,7	11,4	1
18	8,8	9,8	1	37	13,4	10,7	2	59	17,3	11,0	2
19	20,5	11,1	1	38	12,2	10,4	1				
11.1990											
1	13,1	11,0	1	9	15,2	11,6	2	17	15,3	11,2	1
2	13,0	10,8	1	10	11,0	10,7	2	18	10,1	10,5	1
3	10,1	10,9	1	11	21,6	11,9	3	19	19,9	12,0	3
4	10,0	10,8	1	12	11,0	10,3	1	20	12,7	11,1	1
5	10,8	10,6	1	13	11,6	10,9	1	21	14,4	11,3	1
6	13,6	10,7	1	14	11,0	11,0	1	22	9,0	10,7	1
7	10,9	10,8	1	15	19,9	12,0	3	23	10,8	10,6	1
8	16,7	11,5	1	16	8,6	10,6	1	24	14,3	10,8	1

Theriologia Ukrainica, **30**: 142–151 (2025)
p-ISSN 2616-7379 • e-ISSN 2617-1120
DOI: 10.53452/TU3015

SEASONAL VARIATION IN RED FOX (*VULPES VULPES*) DIET ACROSS AGRICULTURAL AND FOREST HABITATS IN CENTRAL HUNGARY

Ishtvan Zhelitski

Key words

food availability, food choice, food supply, opportunistic predator, seasonal changes, spatial differences

doi

http://doi.org/10.53452/TU3015

Article info

submitted 12.09.2025
revised 29.10.2025
published 30.12.2025

Language

English, Ukrainian summary

Affiliations

[1] Ferenc Rákóczi II Transcarpathian Hungarian University (Berehovo, Ukraine); [2] Uzhhorod National University (Uzhhorod, Ukraine)

Correspondence

Ishtvan Zhelitski; Ferenc Rákóczi II Transcarpathian Hungarian University, 6 Kossuth Square, 90200 Berehovo, Ukraine.
Email: zselicki.istvan@kmf.org.ua
orcid: 0000-0001-5781-9509

Abstract

We investigated how seasonal and site-specific differences in food abundance affect the feeding habits of the red fox (*Vulpes vulpes*). To address this question, we analysed 356 scats collected over three years at four localities of central Hungary, representing distinct habitat types. This design enabled us to evaluate how temporal fluctuations and habitat heterogeneity influence feeding ecology. Food availability was assessed by estimating prey density with complementary methods. Small-mammal populations were surveyed by the capture-mark-recapture method, while the relative abundance of larger mammals was estimated through track counts. These data provided a background against which dietary preferences and flexibility could be assessed. We examined both the occurrence and the volume ratio of major diet categories by site and season. Overall, the red fox diet was dominated by mammals (about 51.1%), followed by plants (~22.1%), insects (~14.8%), birds (~11.7%), while reptiles and amphibians occurred in negligible amounts (~0.3%). At one locality, dietary data were directly compared with prey availability to test whether diet composition reflected resource abundance. Results revealed pronounced seasonal shifts: small rodents, especially *Microtus arvalis* (~15.6%) and *Sylvaemus sylvaticus* (~18.6%), were the staple food throughout the year, yet other resources gained importance in different seasons. In summer, insects were frequently consumed, while in autumn fruits and other plant materials became dominant. These changes closely followed the natural fluctuations of resource availability. Site-related differences were also detected. At the three localities dominated by juniper and poplar, dietary composition showed remarkable similarity, whereas the site dominated by oak presented distinct patterns, suggesting the role of vegetation structure and prey communities. A striking case was recorded at one locality where a goose farm was present: bird feathers occurred frequently in scats during this period but decreased sharply after farming ceased. Overall, the findings emphasise the opportunistic nature of the red fox. Its ability to adjust diet composition to both temporal and spatial changes in food supply underlines its ecological flexibility, which enhances survival in dynamic and human-modified landscapes.

Cite as

Zhelitski, I. 2025. Seasonal variation in red fox (*Vulpes vulpes*) diet across agricultural and forest habitats in central Hungary. *Theriologia Ukrainica*, **30**: 142–151. [In English, with Ukrainian summary]

Сезонні зміни у живленні лисиці рудої (*Vulpes vulpes*) в аграрних і лісових місцевостях центральної Угорщини

Іштван Желіцькі

Резюме. Ми досліджували вплив сезонних та локальних відмінностей кормової бази на харчові звички лисиці рудої (*Vulpes vulpes*). Для цього було проаналізовано 356 зразків екскрементів, зібраних протягом трьох років у чотирьох локалітетах центральної Угорщини, що представляли різні типи оселищ. Такий підхід дав змогу оцінити, як сезонні зміни та гетерогенність оселища впливають на живлення виду. Доступність кормових ресурсів оцінювалася за допомогою різних методів. Чисельність дрібних ссавців визначалася методом відлову-мітки-повторного відлову, тоді як відносна чисельність великих ссавців визначалася шляхом обліку слідів. На основі отриманих даних ми могли порівняти доступність потенційних здобичей з фактичним складом раціону. Порівняли частоту трапляння та об'ємне співвідношення основних категорій їжі за сезонами та локалітетами. Загалом, у раціоні лисиці переважали ссавці (близько 51,1 %), за ними рослини (≈22,1 %), комахи (≈14,8 %), птахи (≈11,7 %), тоді як рептилії та амфібії зустрічалися у незначних кількостях (≈0,3 %). В одному із місць дослідження результати безпосередньо порівнювалися з доступністю ресурсів, щоб з'ясувати, наскільки раціон відображає кормову базу. Результати показали виражені сезонні зміни: дрібні гризуни, зокрема *Microtus arvalis* (≈15,6 %) та *Sylvaemus sylvaticus* (≈18,6 %), залишалися основною здобиччю протягом року, проте інші ресурси набували значення залежно від сезону. Влітку важливу роль відігравали комахи, восени переважали плоди та інші рослинні компоненти. Такі зміни відображали природні коливання у доступності їжі. Було виявлено й відмінності між місцями дослідження. У трьох локалітетах, де домінували тополево-ялівцеві ліси, склад раціону був подібним, тоді як у ділянці з домінуванням дуба виявлено відмінності, що вказують на вплив рослинності та складу кормових угруповань. Цікавий випадок зафіксовано там, де було гусяча ферма: пір'я птахів часто траплялися у зразках саме в той період, коли вона існувала, але різко зменшилося після припинення господарської діяльності. Отже, результати підтверджують, що лисиця є типовим опортуністичним хижаком. Її здатність змінювати склад раціону відповідно до сезонних і просторових змін у доступності корму підкреслює екологічну гнучкість та забезпечує виживання у мінливих і антропогенно трансформованих ландшафтах.

Ключові слова: доступність їжі, вибір їжі, кормова база, опортуністичний хижак, сезонні зміни, просторові відмінності.

Introduction

Predator–prey interactions are key ecosystem processes affecting population density of both parties [Blackwell *et al.* 2001; Bishop & Wear 2005]. Shortage of food generated by natural changes may suppress predators focusing on a single prey type, and therefore monophagy is seldom among mammalian predators. Opportunistic carnivores such as cougar (*Puma concolor*), culpeo (*Pseudalopex culpaeus*), South American grey fox (*P. griseus*), Molina's hog-nosed skunk (*Conepatus chinga*), and Geoffroy's cat (*Oncifelis geoffroyi*) are able to switch to alternative preys with the greatest proportions in the available biomass [Novaro *et al.* 2000]. Similar results have been found in Europe for the golden jackal (*Canis aureus*) [Najar *et al.* 2024], the European wildcat (*Felis silvestris*) [García *et al.* 2025], and the Eurasian lynx (*Lynx lynx*) [Buzan *et al.* 2024]. Pampas foxes (*Pseudalopex gymnocercus*) showed a diet abundant in mammals, insects, and fruits as the main food items, whereas the less available birds, reptiles, and carrion (cattle and fish) were consumed in low proportion, suggesting that pampas foxes use the resources opportunistically [García & Kittlein 2005].

The red fox (*Vulpes vulpes*) is a widespread predator present on all continents except South America and Antarctica. Several studies showed this species being flexibly adapted to the local conditions, which is also reflected by its feeding habits [Contesse *et al.* 2004; Dell'Arte & Leonardi 2005; Sidorovich *et al.* 2006]. Many authors found that the red fox consumes mostly mammals (predominantly rodents), while feeding on insects, fruits, birds, and reptiles are less widespread [Lewis *et al.* 1993; Lanszki & Heltai 2002; Lenain *et al.* 2004], or their use is restricted to certain seasons.

Site-specific composition of red fox diet was demonstrated in a number of studies [Heltay 1989; Geffen *et al.* 1992; Padial *et al.* 2002; Russell & Storch 2004]. Such geographic differences could stem from variations in local prey density and availability [Sidorovich *et al.* 2006]. For instance, foxes consume poultry wherever they are available [Heltay 1989]. Thus, the presence or absence of a diet item can be related to human related factors, such as vicinity of human settlements, hunting activity, and others.

The feeding habit of the red fox also shows seasonal changes [Padial *et al.* 2002; Contesse *et al.* 2004], which is usually explained by the seasonal change in the availability of food sources [Lenain *et al.* 2004; García & Kittlein 2005; Mellado *et al.* 2005]. In other studies, the most important factor was the prey abundance [Donadio *et al.* 2010; Kidawa & Kowalczyk 2011]. Fox feeding on insects, fruits, birds, and reptiles is restricted to certain seasons [Lanszki & Heltai 2002; Lenain *et al.* 2004; García & Kittlein 2005]. Seasonal change also appears in the diet of the slightly larger golden jackal (*Canis aureus*) inhabiting the same area [Lanszki *et al.* 2002].

There is a fair amount of site-specific work on red fox diets, but long-term studies that compare habitats—such as forests and grasslands—through different seasons are much less frequent [but see Sidorovich *et al.* 2006]. In this study, we set out to explore how the feeding habits of this generalist predator respond to local and seasonal changes in food availability in areas that have not been studied before.

Materials and Methods

Study sites

The feeding habits of the red fox was studied at four sites in Hungary (Fig. 1), three of which (Bócsa, Bugac, and Orgovány) are pristine juniper–poplar forests within the Kiskunság National Park, while the fourth site is an oak wood near Nagykovácsi within the Duna–Ipoly National Park.

Fig. 1. The four study sites on the map of Hungary. The three nearby sites south of the capital Budapest represent juniper–poplar forests within the Kiskunság National Park, while the fourth site near Nagykovácsi is a protected oak forest (source: ArcGis, with modifications).

Рис. 1. Чотири досліджені місцезнаходження на карі Угорщини. Три близько розташовані локації на південь від столиці Будапешт — ялівцево-осиковий ліс у межах Національного парку «Кішкуншаґ», а четверте місцезнаходження, Надьковачі — заповідний дубовий ліс (створено від ArcGis).

According to our data the three sites of the Kiskunság National Park have mainly shrubland vegetation dominated by common juniper (*Juniperus communis* Linnaeus, 1758) and white poplar (*Populus alba* Linnaeus, 1758).

The fauna comprises a wide spectrum of mammals including the red fox (*Vulpes vulpes* Linnaeus, 1758), European hare (*Lepus europaeus* Pallas, 1778), roe deer (*Capreolus capreolus* Linnaeus, 1758), red deer (*Cervus elaphus* Linnaeus, 1758), fallow deer (*Dama dama* Linnaeus, 1758), wild boar (*Sus scrofa* Linnaeus, 1758), European badger (*Meles meles* Linnaeus, 1758), western polecat (*Mustela putorius* Linnaeus, 1758), pine marten (*Martes martes* Linnaeus, 1758), European mole (*Talpa europaea* Linnaeus, 1758), common vole (*Microtus arvalis* Pallas, 1779), field vole (*M. agrestis* Linnaeus, 1761), European wood mouse (*Sylvaemus sylvaticus* Linnaeus, 1758), yellow-necked wood mouse (*S. flavicollis* Melchior, 1834), striped field mouse (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771), common shrew (*Sorex araneus* Linnaeus, 1758), pygmy shrew (*S. minutes* Linnaeus, 1766), and northern white-breasted hedgehog (*Erinaceus roumanicus* Barrett-Hamilton, 1900).

Human settlements are sporadic here and keeping poultry in farms is widespread, although this activity was ceased due to a serious H5N1 bird flu viral outbreak in the study period.

According to our data, the fourth site near Nagykovácsi has different flora and fauna. The hills surrounding Nagykovácsi have mountain forest vegetation dominated by oaks (*Quercus* sp. Linnaeus, 1753), with patches of common hornbeam (*Carpinus betulus* Linnaeus 1953), European beech (*Fagus sylvatica* Linnaeus 1753), sporadically interspersed with wild cherry (*Prunus avium* Linnaeus, 1755), lime (*Tilia* sp. Linnaeus 1753), and common ash (*Fraxinus excelsior* Linnaeus 1753). Potential fox prey here include the red deer, roe deer, wild boar, red fox, mouflon (*Ovis musimon* Schreber, 1782), pine marten, beech marten (*Martes foina* Erxleben, 1777), wild cat (*Felis sylvestris* Schreber, 1777), European badger, European wood mouse, yellow-necked wood mouse, harvest mouse (*Micromys minutes* Pallas, 1771), European edible dormouse (*Glis glis* Linnaeus, 1766), common shrew, European mole, northern white-breasted hedgehog, and red squirrel (*Sciurus vulgaris* Linnaeus, 1758). As Nagykovácsi is a suburb of the capital, poultry keeping is restricted to households and farming is less common.

Fox scat collection

Fresh fox scats were collected at the four study sites in the middle of each season (January, April, July, October) during 2003–2006. Previous experience and statistical analyses of major diet items indicated that seven independent scats (collected the same day and at least 100 m apart from each other) is a sufficient sample size for describing the local fox diet at the genus level. For avoiding interference with the social system of the foxes, only one half of a scat was removed from the place. The time and location of scats were recorded on the collection boxes. After collection, samples were dried in a Sigma Systems Ventilated Safety Cabinet at room temperature for 2 days.

Microhistological analysis of scat content

The fox diet composition was determined by microhistological analysis of the individual scat samples treated as sample units. Samples were soaked in alcohol for 24 hours. Then each sample was loosened by pincers and thoroughly washed for 20 minutes in flowing warm water through two sieves with mesh sizes of 2 mm and 1 mm. This way the samples were cleaned from excreta that can disturb the analysis. The 2 mm sieve captured large amorphous items like plants and insects, while the finer sieve captured mostly hairs of mammals. After drying of washed samples, the contents of sieves were put to separate bags for later identification of the food remnants.

For the analysis, the remnants from both sieves were dispersed with pincers in Petri dishes. Following Ciucci *et al.* [2004], the point-frame method was used to identify 50 pieces of remnants from the 2 mm sieve, and 100 pieces of remnants from the 1 mm sieve. The pieces were identified under a binocular microscope at a magnification of 200x. Additionally, cuticular and medullar preparations of hairs were made following Teerink [1991]. Food items were identified to genus.

Statistical analyses

The proportion of diet components was estimated by methodology of Katona & Altbäcker [2002] and calculated for each scat using the formula N_i / N_t x 100, where N_i is the number of identifiable food item *i* (e.g., hairs, bones, feathers, or insect remains), and N_t is the total number of identified items from that scat. This variable is an indicator of the actual diet composition of that particular individual for the day before the scat was deposited.

For major food types, the occurrence (%) was calculated for each type by dividing the number of scats in which the given food type was present (O_i) by the total number of scats (O_t) collected for that period (O_i / O_t x 100) [Zabala & Zuberogoitia 2003]. This gives a rough estimate of how evenly that food is present in the diet of different individuals. When the frequency distribution of diet types estimated either by their proportion or occurrence were associated, the Chi-square test of homogeneity was used.

Scat composition was also tested for significant differences between study sites and seasons. For major food types, their percent volume in the diet was analysed using two-way ANOVA, treating the study site as an independent factor, the scat as a random factor, and seasons within years as a repeated measures factor. Two- or three-way interactions among the site, season, and year of observation were also included in the model.

The statistical tests were carried out in Statistica by StatSoft.

Food availability

The relationship between food abundance and feeding habits was only investigated at the Bugac juniper–poplar forest site. The yearly fluctuation of food supply was determined by live trapping of small rodents, and by track count estimate for large mammals. For the capture-mark-recapture estimation of small prey density, 49–49 live traps were used in two 60 x 60 m grids at Bugac, with a 10 m distance between the traps. To estimate the relative density of large mammals we used the methodology of Fonseca *et al.* [2007] and Funston *et al.* [2010], the tracks of mammals crossing the freshly ploughed sandy surface were counted on 5 sample routes, 350 m each, seasonally at the time of scat collection. The frequency distribution of scat remnants to prey density, separately for small and large mammals, was compared using the Chi-square test of homogeneity.

Scat counts were used to estimate fox density [Webbon *et al.* 2004]. The relative fox density (R) was calculated as $R = S / L$, where S is the number of scats, L is the walking distance covered from start point to the locality of the last (most often of the time the seventh) sample.

Results

The food diversity in the fox scats was the richest at Nagykovácsi, where 16 mammal species were present, followed by Orgovány, Bugac, and Bócsa with 14, 9, and 7 species of mammals, respectively (Table 1).

The main food items were mammals, birds, insects, and plants at all sites. Reptiles were present in small quantities at Bócsa only; we found frog remnants in the scats twice, in the spring of 2004 and the summer of 2006. The volume % and occurrence % variables were highly correlated (r = 0.86, p = 0.01). Mammals were present in two-thirds of the scats, and scat composition was dominated by mammalian remnants if mammals were present. High values of both variables indicate that foxes readily consumed mammals wherever it was possible. Plants were also frequently present at all sites in the scats, but their proportion was low indicating that plants are less optimal foods but may have other functions such as controlling parasites. Birds and insects were both present and constituted a medium percent of remnants (see: Table 1).

Comparing the proportion of mammals in the scats we found differences in the fox diet (Fig. 2), both among the sites (RM ANOVA $F(3, 24) = 3.21$, $p = 0.04$), years ($F(2, 48) = 4.65$, $p = 0.01$), and seasons ($F(3, 72) = 18.99$, $p = 0.00$), as well as a significant interaction between sites and seasons ($F(9, 72) = 2.38$, $p = 0.02$), and between sites, years, and seasons ($F(18, 144) = 2.07$, $p = 0.00$).

Table 1. Composition of red fox scats at the four study sites. Both the proportion percentage by volume (Vol) of main diet types within the scats and their percentage of occurrence (Occ) in the seasonal samples are shown. The data for mammalian food items are given by species, whereas other foods are summarised at levels of higher taxa

Таблиця 1. Вміст послідів лисиці рудої з чотирьох досліджених місцезнаходжень. Показано частки (Vol) основних об'єктів живлення у посліді та частки їх трапляння (Occ) за сезонами. Дані ссавців подано за видами, а інших об'єктів — на рівні вищих таксонів

Taxa of prey items	Juniper–poplar						Oak forests		Mean of sites	
	Bócsa		Bugac		Orgovány		Nagykovácsi			
	Vol	Occ	Vol	Occ	Vol	Occ	Vol	Occ	Vol	Occ
Sylvaemus sylvaticus	7.9	16.6	15	22.6	21.7	28.5	29.9	60.7	18.6	32.1
Canis familiaris	0.4	3.5	2.2	4.7	0.1	1.2	0.4	4.7	0.8	3.5
Capreolus capreolus	5.6	10.7	4.8	10.7	4.3	11.9	0.9	7.1	3.9	10.1
Cervus spp.	–	–	7.1	11.9	3	5.9	1.2	3.5	2.8	5.3
Felis spp.	–	–	0.1	1.2	–	–	–	–	0.1	0.6
Glis glis	0.3	8.3	–	–	1.3	3.5	3.7	19	1.3	7.7
Lepus europaeus	9.9	22.6	1.2	4.7	4.4	4.7	1.7	7.1	4.3	9.8
Martes spp.	–	–	–	–	–	–	0.3	1.2	0.1	0.3
Meles meles	–	–	–	–	–	–	0.2	1.2	0.1	0.3
Micromys minutus	–	–	–	–	0.1	2.3	1.3	4.7	0.4	1.8
Microtus arvalis	21.4	32.1	19.6	32.1	19.4	30.9	2.1	3.5	15.6	24.7
Mustela spp.	–	–	–	–	0.9	2.3	1.1	3.5	0.5	1.5
Myotis spp.	–	–	–	–	–	–	0.1	1.2	0.0	0.3
Ondathra zybethicus	–	–	–	–	0.2	1.2	–	–	0.1	0.3
Rattus norvegicus	–	–	–	–	0.7	1.2	0.2	1.2	0.2	0.6
Sciurus vulgaris	–	–	–	–	1.1	1.2	0.1	3.5	0.3	1.2
Sus scrofa	–	–	2.3	3.5	1.4	8.3	3.2	14.2	1.7	6.5
Vulpes vulpes	0.2	19	0.2	16.6	0.5	27.3	0.7	30.9	0.4	23.5
Mammals	45.7	66.6	52.5	77.3	59.1	82.1	47.1	80.9	51.1	76.7
Birds	26.9	45.2	11.7	27.3	3.6	15.4	4.5	13	11.7	25.2
Reptiles	1.1	2.3	–	–	–	–	–	–	0.3	0.6
Insects	8.9	27.3	18.4	30.9	12.2	32.1	19.8	50	14.8	35.1
Plants	20.6	64.2	16.5	69	23.8	77.3	27.6	80.9	22.1	72.9

Among the mammals, the most important preys were rodents. The proportion of rodents varied between the years ($F(2, 48) = 16.23$, $p = 0.00$), seasons ($F(3, 72) = 7.72$, $p = 0.00$), and the interaction of years and sites was also significant ($F(6, 48) = 2.19$, $p = 0.05$).

Among the rodents, the proportion of meadow voles *Microtus arvalis* was low (2.1%) at the forested site of Nagykovácsi, while they were consumed in tenfold higher ratios (20.93%) in the three juniper–alder forests of the Kiskunság National Park surrounded by meadows, so the vegetation type nearby to the forests has an impact on food composition. The consumption of *M. arvalis* was affected by sites ($F(3, 24) = 5.47$, $p = 0.00$) and years ($F(2, 48) =11.87$, $p = 0.00$), with a significant interaction between years and sites ($F(6, 48) = 2.84$, $p = 0.01$), seasons and sites ($F(9, 72) = 3.20$, $p = 0.00$), and years, seasons, and sites ($F(18, 144) = 4.77$, $p = 0.00$).

The proportion of *Sylvaemus sylvaticus* also differed among the sites. They were more important (29.9%) at Nagykovácsi than at the other sites ($F(3, 24) = 6.35$, $p = 0.00$). Among the other mammal species, only the proportions of *Cervus spp.* and *Capreolus capreolus* showed differences, whereas other species were too sporadic for a detailed analysis. The scat content ratio of *Cervus* spp. differed among the seasons ($F(3, 72) = 5.06$, $p = 0.00$), sites ($F(3, 24) = 5.84$, $p = 0.00$), with a significant interaction ($F(9, 72) = 2.77$, $p = 0.00$). The ratio of roe deer in the scat remnants significantly differed by seasons ($F(3, 72) = 2.87$, $p = 0.04$), but not by sites ($F(3, 24) = 1.52$, $p = 0.23$), and their interaction was also not significant ($F(9, 72) = 0.78$, $p = 0.63$).

Birds were also important food items in the diet of foxes at some localities and in certain seasons (Fig. 3). We found differences among the sites ($F(3, 24) = 8.72$, $p = 0.00$), and significant interactions between seasons and sites ($F(9, 72) = 2.48$, $p = 0.01$) and years and seasons ($F(6, 144) = 3.09$, $p = 0.00$). Seasonal differences ($F(3, 72) = 1.62$, $p = 0.19$) and the interaction between years, seasons, and sites ($F(18, 144) = 1.57$, $p = 0.07$) turned out to be insignificant.

The quantity of insects (*Grillus* spp., *Tettigonia* spp.) in the fox scats (Fig. 4) was dependent on the site ($F(3, 24) = 6.60$, $p = 0.00$), years ($F(2, 48) = 5.53$, $p = 0.00$), and seasons ($F(3, 72) = 29.71$, $p = 0.00$), while the interaction between years and sites ($F(6, 48) = 2.77$, $p = 0.02$), seasons and sites ($F(9, 72) = 3.21$, $p = 0.00$), and years and seasons ($F(6, 144) = 2.82$, $p = 0.01$) were also significant.

The proportion of plants (Fig. 5) was different among the sites ($F(3, 24) = 3.70$, $p = 0.02$), seasons ($F(3, 72) = 10.20$, $p = 0.00$), with a significant interaction between seasons and sites ($F(9, 72) = 5.98$, $p = 0.00$) and years and seasons ($F(6, 144) = 3.07$, $p = 0.00$).

When we compared the density of large mammals estimated from track counts to their proportion in the fox scats, we found a certain similarity in their pattern. The *Capreolus capreolus* track density and its proportion in the scats were positively correlated at all sites ($r = 0.38$–0.53). The density of *Lepus europaeus* tracks also correlated with their ratio in the fox diet ($r = 0.31$–0.41), but only at Bócsa and Orgovány.

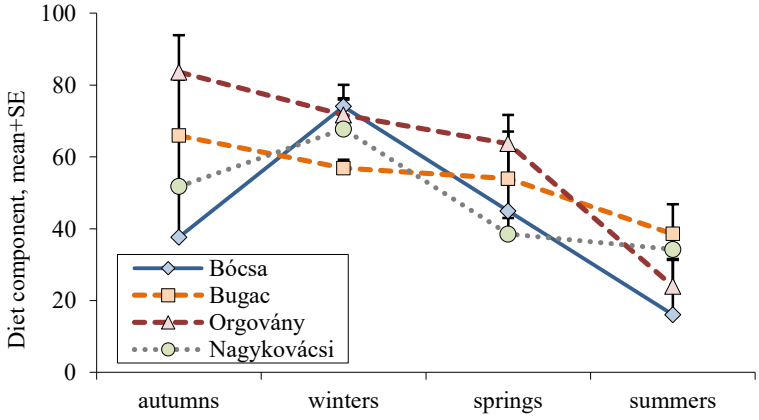


Fig. 2. Seasonal changes in the proportion of mammals in the red fox diet determined from scats. For each season, data calculated as means + SE of the three study years are shown. For each site, year, and season, values were calculated from 7–7 independent scats ($N = 336$).

Рис. 2. Сезонні зміни частки ссавців у живленні лисиці рудої за результатами аналізу вмісту послідів. Для різних пір року дані обчислені як середнє арифметичне + стандартна похибка за три роки досліджень. Для кожного місцезнаходження, року та пір року показники обчислено за 7 окремими послідами ($N = 336$).

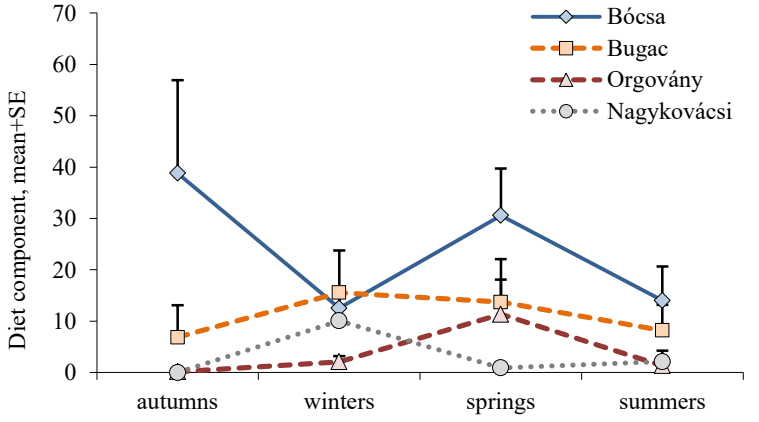


Fig. 3. Seasonal changes in the proportion of bird remnants in the red fox scats. For each season, data calculated as means + SE of the three study years are shown. For each site, year and season, values were calculated from 7–7 independent scats (N = 336).

Рис. 3. Сезонні зміни частки птахів у живленні лисиці рудої за результатами аналізу вмісту послідів. Для різних пір року дані обчислені як середнє арифметичне + стандартна похибка за три роки досліджень. Для кожного місцезнаходження, року та пір року показники обчислено за 7 окремими послідами ($N = 336$).

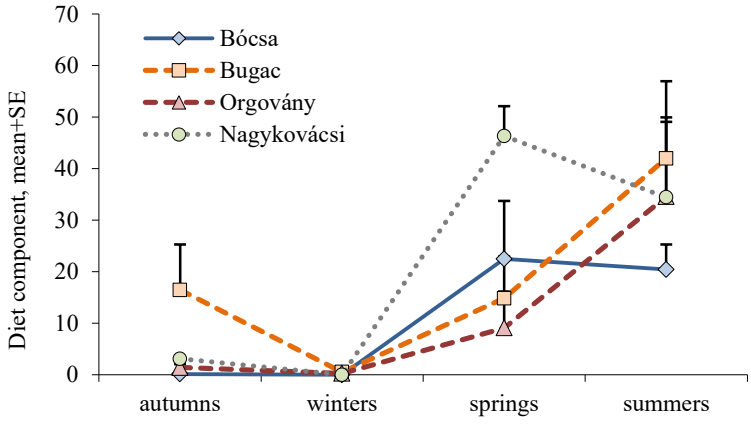


Fig. 4. Seasonal changes in the proportion of insects in the red fox diet. For each season, data calculated as means + SE of the three study years are shown. For each site, year and season, values were calculated from 7–7 independent scats ($N = 336$).

Рис. 4. Сезонні зміни частки комах у живленні лисиці звичайної за результатами аналізу вмісту послідів. Для різних пір року дані обчислені як середнє арифметичне + стандартна похибка за три роки досліджень. Для кожного місцезнаходження, року та пір року показники обчислено за 7 окремими послідами ($N = 336$).

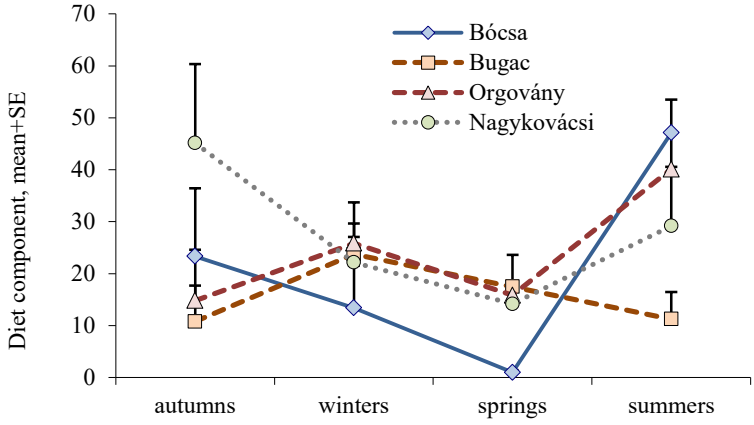


Fig. 5. Seasonal changes in the proportion of plants in the fox diet. For each season, data calculated as means + SE of the three study years are shown. For each site, year and season, values were calculated from 7–7 independent scats ($N = 336$).

Рис. 5. Сезонні зміни частки рослин у живленні лисиці звичайної за результатами аналізу вмісту послідів. Для різних пір року дані обчислені як середнє арифметичне + стандартна похибка за три роки досліджень. Для кожного місцезнаходження, року та пір року показники обчислено за 7 окремими послідами ($N = 336$).

The small rodent availability was estimated at Bugac and for two seasons only. The rodent community was dominated by *Microtus arvalis* in the open areas and *Sylvaemus sylvaticus* in the juniper–alder forest. The frequency distribution of small mammals and of consumed preys were significantly associated in both studied seasons ($\chi^2 = 111.11$, $p = 0.00$ in the summer of 2009 and $\chi^2 = 22.07$, $p = 0.00$ in the autumn of 2009).

The fox density was correlated with the proportion of *Cervus* sp. ($r = 0.30$), insects ($r = 0.45$), and plants ($r = 0.27$) only at Bugac ($r = 0.42$); with *Lepus* ($r = 0.34$) only at Nagykovácsi; and with *Microtus* sp. ($r = 0.26$–0.43) and birds at Bócsa and Nagykovácsi ($r = 0.25$–0.30).

Discussion

We investigated site-specific and seasonal differences in red fox feeding habits via scat analysis and found that the food composition was highly flexible showing site-specific fluctuations along the seasons and sometimes between years. By comparing the density of some prey types to the fox faecal content, we also found that prey availability affected food choice. Previous studies [Lenain *et al.* 2004; García & Kittlein 2005; Mellado *et al.* 2005] also found that availability is reflected in the diet composition of this species.

The red fox's feeding habit showed seasonal changes, which is in accordance with findings of other studies [Padial *et al.* 2002; Contesse *et al.* 2004]. Contrary to Sidorovich *et al.* [2006], the proportion of large mammals was low in our samples, which is most probably due to the low density of deer at our study sites. Based on their proportion in the scats, foxes sporadically consumed red deer, roe deer, wild boar, and even domestic dog, all of which were probably available as roadkill or hunting carcasses, since these species are considerably larger than foxes. The proportion of lagomorphs was generally low but their importance increased in certain periods. As density estimates suggest, small rodent availability increased twofold from summer to autumn while their proportion in the faeces increased by 12.5 times. So, temporal changes of both available species and food preferences are reflected in the fox diet.

We found differences among the investigated sites, similarly to other studies targeting geographic variation in diet composition [Padial *et al.* 2002; Russell & Storch 2004; Dell'Arte & Leonardi 2005]. Such locality-dependent difference is most probably related to food supply and availability [Sidorovich *et al.* 2006]. Wherever it was available, red fox consumed poultry [Heltay 1989] as we found from scats collected near Bócsa where a goose farm was established.

The fox diet was diverse containing over twenty species at each site. The main items in fox scats were mammals, followed by insects, plants (generally fruits), birds, and, occasionally, reptiles. The diet was dominated by rodents (mostly *Microtus* sp. and *Sylvaemus* sp.), similarly to previous findings [Lanszki & Heltai 2002; Russell & Storch 2004; García & Kittlein 2005]. The most diverse prey composition was found at Nagykovácsi, followed by Orgovány, Bugac, and Bócsa (see Table 1). This pattern is expected as Nagykovácsi has the most diverse vegetation cover among the sites, and such site-related differences are also reflected in the diet composition.

Insects, fruits, and other plants were present in the scats depending from the seasonal and site-specific availability. In a number of studies, birds and reptiles were found to be also frequently consumed [Lewis *et al.* 1993; Lanszki & Heltai 2002; Russell & Storch 2004]. The proportion of the main food in our study changed from season to season. When fruits were available, the proportion of plants increased and the other remains decreased in the diet. The relative fox density was slightly correlated with the abundance of some potential prey species in a site-dependent pattern. Besides, the proportion of consumed species in the scats did not necessarily correlate with their density.

So, abundance is not a crucial factor in determining the diet. Theoretically, scat density must increase when the abundance of high-quality food increases, because of the red fox individuals exploring for the high-quality patches. We found a positive relationship between fox faeces density and quantity of some food items in the scats, which may indicate a frequency-dependent food selection. When the fox population density is high, subordinate animals are probably forced to hunt in suboptimal areas or in periods when foraging is costly or less effective.

The red fox is considered to be an opportunistic, omnivorous predator, which predominantly feeds on small mammals [Padial *et al.* 2002; Lenain *et al.* 2004; Lanszki *et al.* 2023]. The fox diet at study sites was flexible as the animals followed availability to avoid food shortage and thus achieved a diverse food composition. It would be promising to investigate how food supply relative to fox population density affects the food choice depending on the status of individuals.

Acknowledgements

I am indebted to A. Miklósi, V. Altbäcker, K. Csatadi, P. Pongracz, I. Nemeth, O. Váczi and I. Hadnagy for their help in collecting samples. My thanks to the Kiskunság National Park for allowing to work in the protected areas.

Declarations

Funding. This study received no specific funding.

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

Handling of materials. The study was conducted in compliance with the current legislation in regard to working in protected areas and with live animals.

References

Bishop, M. J., S. L. Wear. 2005. Ecological consequences of ontogenetic shifts in predator diet: Seasonal constraint of a behaviorally mediated indirect interaction. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **326** (2): 199–206. CrossRef

Blackwell, G. L., M. A. Potter, E. O. Minot. 2001. Rodent and predator population dynamics in an eruptive system. *Ecological Modelling*, **25**: 227–245. CrossRef

Buzan, E., H. Potočnik, B. Pokorny, S. Potušek, L. Iacolina, U. Gerič, F. Urzi, I. Kos. 2024. Molecular analysis of scats revealed diet and prey choice of grey wolves and Eurasian lynx in the contact zone between the Dinaric Mountains and the Alps. *Frontiers in Zoology*, **21**: 1–15. CrossRef

Ciucci, P., E. Tosoni, L. Boitani. 2004. Assessment of the point-frame method to quantify wolf Canis lupus diet by scat analysis. *Wildlife Biology*, **10** (2): 149–153. CrossRef

Contesse, P., D. Hegglin, S. Gloor, F. Bontadina, P. Deplazes. 2004. The diet of urban foxes (Vulpes vulpes) and the availability of anthropogenic food in the city of Zurich, Switzerland. *Mammalian Biology*, **69** (2): 81–95. CrossRef

Dell'Arte, G. L., G. Leonardi. 2005. Effects of habitat composition on the use of resources by the red fox in a semiarid environment of North Africa. *Acta Oecologica*, **28** (2): 77–85. CrossRef

Donadio, E., A. J. Novaro, S. W. Buskirk, A. Wurstten, M. S. Vitali, M. J. Monteverde. 2010. Evaluating a potentially strong trophic interaction: Pumas and wild camelids in protected areas of Argentina. *Journal of Zoology*, **280** (1): 33–40. CrossRef

Fonseca, C., M. Kolecki, D. Merta, B. Bobek. 2007. Use of line intercept track index and plot sampling for estimating wild boar, Sus scrofa (Suidae), densities in Poland. *Wildlife Research*, **56**: 389–398.

Funston, P. J., L. Frank, T. Stephens, Z. Davidson, A. Loveridge, [et al.]. 2010. Substrate and species constraints on the use of track incidences to estimate African large carnivore abundance. *Journal of Zoology*, **281**: 56–65. CossRef

García, V. B., M. J. Kittlein. 2005. Diet, habitat use, and relative abundance of pampas fox (Pseudalopex gymnocercus) in northern Patagonia, Argentina. *Mammalian Biology*, **70** (4): 218–226. CrossRef

García, P. V., V. M. Vázquez, A. Hartasánchez, D. Pando, I. Alambiaga, J. S. Monrós. 2025. Activity patterns of the European wildcat in the Cantabrian Mountains (NW Spain), interactions with sympatric carnivores and factors affecting its presence. *Mammalian Biology*, **105**: 615–628. CrossRef

Geffen E., R. Hefner, D. W. Macdonald, M. Ucko. 1992. Diet and foraging behavior of blanford's foxes, Vulpes cana, in Israel. *Journal of Mammalogy*, **73** (2): 395–402. CrossRef

Heltay, I. 1989. *Ecology and Hunting of Red Foxes*. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest, 1–189. [Hungarian]

Katona, K., V. Altbäcker. 2002. Diet estimation by faeces analysis: sampling optimisation for the European hare. *Folia Zoologica*, **51**: 11–15.

Kidawa, D., R. Kowalczyk. 2011. The effects of sex, age, season and habitat on diet of the red fox Vulpes vulpes in northeastern Poland. *Acta Theriologica*, **56** (3): 209–218. CrossRef

Lanszki, J., M. Heltai. 2002. Feeding habits of golden jackal and red fox in south-western Hungary during winter and spring. *Mammalian Biology*, **67**: 129–136. CrossRef

Lanszki, J., E. Szűcs, M. Heltai. 2002. Preliminary report on the dietary composition of the golden jackal in Hungary. *Vadbiológia*, **9**: 91–99.

Lanszki, J., Zs. Bende, N. Nagyapáti, Zs. Lanszki, P. Pongrácz. 2023. Optimal prey for red fox cubs—An example of dual optimizing foraging strategy in foxes from a dynamic wetland habitat. *Ecology and Evolution*, **13**: e10033. CrossRef

Lenain, D. M., E. Olfermann, S. Warrington. 2004. Ecology, diet and behaviour of two fox species in a large, fenced protected area in central Saudi Arabia. *Journal of Arid Environments*, **57** (1): 45–60. CrossRef

Lewis, J.C., K.L. Sallee, R.T. Golightly. 1993. *Introduced Red Fox in California*. State of California The Resources Agency Department of Fish and Game, 1–74.

Mellado, M., A. Olvera, A. Quero, G. Mendoza. 2005. Dietary overlap between prairie dog (Cynomys mexicanus) and beef cattle in a desert rangeland of northern Mexico. *Journal of Arid Environments*, **62** (3): 449–458. CrossRef

Najar, Z. H., B. A. Bhat, M. Waheed, S. M. Haq, A. R. Alhimaidi, R. A. Amran, R. Ahmad. 2024. Understanding the seasonal dietary patterns of the golden jackal (Canis aureus) for conservation implications in the Hirpora Wildlife Sanctuary, Western Himalayas. *Heliyon*, **10**: 1–11. CrossRef

Novaro, A. J., M. Funes, R. S. Walker. 2000. Ecological extinction of native prey of a carnivore assemblage in Argentine Patagonia. *Biological Conservation*, **92**: 25–33. CrossRef

Padial, J. M., E. Avila, J. M. Gil-Sanchez. 2002. Feeding habits and overlap among red fox (*Vulpes vulpes*) and stone marten (*Martes foina*) in two Mediterranean mountain habitats. *Mammalian Biology*, **67**: 137–146. CrossRef

Russell, A. J. M., I. Storch. 2004. Summer food of sympatric red fox and pine marten in the German Alps. *European Journal of Wildlife Research*, **50** (2): 53–58. CrossRef

Sidorovich, V. E., A. A. Sidorovich, I. V. Izotova. 2006. Variations in the diet and population density of the red fox Vulpes vulpes in the mixed woodlands of northern Belarus. *Mammalian Biology*, **71** (2): 74–89. CrossRef

Teerink B. 1991. *Hair of West-European Mammals: Atlas and Identification Key*. Cambridge University Press, Cambridge, 1–230.

Webbon, C. C., P. J. Baker, S. Harris. 2004. Faecal density counts for monitoring changes in red fox numbers in rural Britain. *Journal of Applied Ecology*, **41**: 768–779. CrossRef

Zabala, J., I. Zuberogoitia. 2003. Badger, Meles meles (Mustelidae, Carnivora), diet assessed through scat-analysis: a comparison and critique of different methods. *Folia Zoologica*, **52**: 23–30.

Theriologia Ukrainica, **30**: 152–165 (2025)
p-ISSN 2616-7379 • e-ISSN 2617-1120
DOI: 10.53452/TU3016

THE DIET OF THE STONE MARTEN UNDER MODERN URBAN CONDITIONS (A CASE STUDY OF THE LVIV ARBORETUM)

Elvira Rizun, Olha Palamarenko

Key words

diet, excrement analysis, feeding behaviour, territory marking, shelter, *Martes*

doi

http://doi.org/10.53452/TU3016

Article info

submitted 30.10.2025
revised 24.12.2025
published 30.12.2025

Language

Ukrainian, English summary

Affiliations

Ukrainian National Forestry University (Lviv, Ukraine)

Correspondence

Dr. Elvira Rizun; Ukrainian National Forestry University; Lviv, 1 Olga Kobylianska Street, 79005 Ukraine;
Email: rizun_elia@ukr.net
orcid: 0000-0002-0797-1681

Abstract

Stone martens (*Martes foina* L.) are among the largest wild predators found in large cities of Ukraine and in the old buildings of central Lviv that we studied. Some information about their distribution in different parts of the city exists for different periods, including publications of the 20th and 21st century. However, there are few recently published data on the number, distribution, mortality, behaviour, and diet of animals for Lviv. Due to its crepuscular and nocturnal activity, as well as the ability to move not only by land, but also by tree crowns, stone martens remain almost unnoticed to the inhabitants of the city. In the terrestrial environment, at dusk or at night, they can be confused with cats. The faeces of martens often also have a similar appearance to that of felines. The publication provides a detailed analysis of the diet of stone martens in the central part of Lviv, in the territory of the Botanical Garden of the Ukrainian National Forestry University. Based on 111 units of faecal samples that were collected in the attic of the educational building, it was determined that animal remains occur with a frequency of 58.56%. These are bones, feathers, and remains of invertebrates. The remains of birds that were consumed by the animals in the attic were also found. In total, 16 plant species were identified in the samples. It was established that animals willingly feed on berry yew, grapes, dogwood, and cherries. The trophic analysis refers to different years and seasons, as the faeces in the attic accumulated for many years in a row. Seasonal feeding behaviour was studied from 37 samples of fresh faeces collected in September and October 2025. During this period, the animals willingly ate yew berries and grapes. For the first time for Lviv, with the help of camera traps, it was established that stone martens willingly eat cat dry food, actively move on the roof of the university's educational building and inside the attic. Two adults of the stone marten were observed during this period. According to the characteristic faecal marks with inclusions of plant remains, land migration routes on the adjacent streets to the place of our research at 1 Olga Kobylyanska Street were determined. Marten lairs were found in the attic, in the material used for insulation of the building.

Cite as

Rizun, E., O. Palamarenko. 2025. The diet of the stone marten under modern urban conditions (a case study of the Lviv Arboretum). *Theriologia Ukrainica*, **30**: 152–165. [In Ukrainian, with English summary]

Живлення куниці кам'яної в умовах сучасного міста (на прикладі дендрарію у Львові)

Ельвіра Різун, Ольга Паламаренко

Резюме. Куниці кам'яні (*Martes foina* L.) належать до одних із найбільших за розміром диких хижаків, які поширені на території великих міст України та дослідженої нами старої забудови центральної частини Львова. Деякі відомості про їх поширення у різних частинах міста існують за різні періоди, включаючи публікації XX та XXI ст. Однак, сучасних опублікованих даних про чисельність, поширення, смертність, поведінку, живлення звірів для Львова вкрай мало. Через сутінкову та нічну активність, а також здатність переміщуватися не лише наземним способом, але і кронами дерев, куниця кам'яна залишається майже не поміченою мешканцями міста. В наземному середовищі у сутінкові чи нічні години їх можна сплутати із кішками. Послід куниць часто теж має подібний вигляд до котячого. У публікації наведений детальний аналіз щодо живлення куниці кам'яної в центральній частині Львова, на території Ботанічного саду Національного лісотехнічного університету України. За 111 одиницями зразків посліду, які були зібрані на горищі навчального корпусу, визначено, що тваринні рештки трапляються з частотою 58,56%. Це кістки, пір'я, залишки безхребетних. Знайдені також рештки птахів, якими живилися тварини на горищі. У посліді визначено 16 видів рослин. Встановлено, що звірі охоче харчуються урожаєм тису ягідного, виноградом, кизилом, черешнями. Трофічний аналіз стосується різних років та сезонів, оскільки послід на горищі накопичувався багато років поспіль. Сезонну харчову поведінку вивчено за 37 зразками свіжого посліду, що були зібрані у вересні та жовтні 2025 року. У цей період звірі охоче поїдали тис ягідний та виноград. Вперше для Львова за допомогою фото-пасток встановлено, що куниці кам'яні охоче їдять котячий сухий корм, активно переміщуються на даху будівлі навчального корпусу університету та всередині горища. У цей період спостерігали за двома дорослими особинами куниці кам'яної. За характерними мітками посліду із включеннями рослинних решток визначено наземні міграційні шляхи на прилеглих вулицях до місця проведення наших досліджень на вулиці Ольги Кобилянської, 1. На горищі знайдені лежанки куниці, які були розміщені в матеріалі для утеплення будівлі.

Ключові слова: раціон, аналіз посліду, харчова поведінка, мічення території, укриття, *Martes*.

Вступ

Розуміння того, чи можуть типові мешканці природних ландшафтів, зокрема і хижі (Carnivora), адаптуватися до урбанізованого середовища і за рахунок чого відбувається цей процес, стає все більш важливим, оскільки постійно йде втрата природних оселищ, зокрема й у типових лісових мешканців. Куниця кам'яна (*Martes foina* Erxleben, 1977) є типовим мешканцем міських екосистем по всій континентальній Європі, зокрема й завдяки своїй гнучкій поведінці у пошуку поживи [Hisano *et al.* 2016].

Дослідження раціону куниці кам'яної за сезонами і роками в Україні у 1950–60 рр. активно проводив В. І. Абелєнцев, який аналізував як травну систему, так і екскременти тварин [Abelentsev 1958, 1965, 1968]. Основною їжею протягом всього року були хребетні тварини, з переважанням в раціоні гризунів, на другому місці перебували корми рослинного походження, значення яких в зимовий період могло зростати у зв'язку із ускладненням добування хребетних тварин. В якості другорядних кормів виступали безхребетні тварини. В населених пунктах куниця може харчуватися падлом і вмістом смітників [ibid.].

Дослідники вважають, що куниця кам'яна є найбільш вираженою серед представників роду *Martes* рослиноїдною формою [Ternovsky 1977] а обмеженість асортименту рослинних кормів, поряд з суворістю клімату, вважається лімітуючим чинником при розселенні виду на північ, зокрема й в глибину Алтайських гір [Jurgenson 1933].

При дослідженні раціону куниці кам'яної копрологічним методом в екосистемах степової зони України О. Міхеєвим досліджено його сезонні аспекти, а також проведено порівняльний

аналіз раціонів куниці кам'яної й лісової [Mikheyev 2002, 2004, 2007]. Зокрема, показано, що частка рослинної їжі в середньорічному раціоні куниці кам'яної складала 23,2 %, а основну роль в харчуванні протягом усього року відігравали різні види хребетних (76,7 %).

Мешкають куниці кам'яні у зелених насадженнях Львова постійно, однак спостережень за звірами вкрай мало. Через сутінкову та нічну активність, а також потайний спосіб життя, представники цього виду залишаються досі мало вивченими ссавцями Львова. Упродовж XX та початку XXI ст. науковцями для міста зібрані лише фрагментарні дані по цьому виду. Присутність куниці кам'яної на території дендрарію Ботанічного саду Національного лісотехнічного університету України, зважаючи на сліди її життєдіяльності (екскременти), фіксувалася у попередніх працях авторів, проте досліджень щодо екології виду не проводили [Palamarenko & Rizun 2025]. У працях М. Марців та І. Дикого з співавторами зазначено, що завдяки переважанню в раціоні куниці кам'яної рослинних кормів (47 %) вона більше пристосована до урбоценозів. Рослинні корми переважають у всі пори року, окрім весняного періоду, коли домінують хребетні [Dykyy *et al.* 2017; Martsiv & Dykyy 2023].

Харчові звички куниці кам'яної добре вивчені, передусім, у країнах Західної та Центральної Європи. У Центральній Європі основним компонентом її літнього та осіннього раціону є фрукти, а ссавці як здобич (особливо полівки та миші) становлять більшу частку зимового та весняного раціону [Lanszki *et al.* 1999; Baghli *et al.* 2002]. В центральній Польщі аналіз 155 екскрементів куниці кам'яної показав, що в її раціоні були присутні дрібні гризуни і птахи, але найчастіше вони харчувалися фруктами і комахами [Posluszny *et al.* 2007].

В посліді куниці кам'яної на території Чехії виявлено 107 таксонів тварин і рослин, а також численні матеріали антропогенного походження, що є черговим підтвердженням всеїдності цього виду, зокрема в Богемії. Домінуючою частиною харчових залишків були рослини. Значна представленість насіння, яке зазвичай міститься в цільнозерновому хлібі (льон, соняшник, червоний мак) та певних типах матеріалів антропогенного походження, свідчать про харчування виду залишками їжі зі сміттєвих баків [Nováková & Vohralík 2017].

Порівняльний аналіз раціонів куниць в урбанізованих (села) і природних середовищах (лісові гірські масиви) центральної частини Болгарії протягом травня–липня показав переважання в обох біотопах фруктів, проте в урбанізованому середовищі фрукти становили більшу частку. Безхребетні та гризуни споживалися значно більше у природному середовищі. Використання культивованих харчових ресурсів (зокрема фруктів, вирощених у садах і на городах, а також уздовж вулиць) дозволяє тваринам формувати гнучкий і адаптивний універсальний раціон, який впливає на успішність їхнього проживання в урбанізованих екосистемах [Hisano *et al.* 2013, 2016]. Вплив умов зволоження на раціон куниці кам'яної в умовах конкуренції з лисицею рудою (*Vulpes vulpes*) досліджували у Національному парку Сьєрра-Невада (Іспанія). В умовах з помірним зволоженням куниці були більш адаптивними, ніж лисиці, ймовірно, через свій менший розмір та деревний спосіб життя, що дозволяло їм використовувати плоди. В посушливому середовищі в раціоні куниці були дрібні ссавці і плоди, а в умовах помірного зволоження їх раціон був схожим на раціон лисиць [Padial *et al.* 2002].

В складі раціону в середземноморській екосистемі центральної частини Греції найчастіше споживану групу їжі складають членистоногі, далі в порядку зменшення часток — фрукти, ссавці, птахи і пташині яйця, плазуни і молюски [Bakaloudis *et al.* 2012]. Дослідження шлунків і екскрементів куниці кам'яної в північній і центральній Греції засвідчили чіткі відмінності в основних категоріях їжі (ссавці, пташині яйця, комахи, рослини та фрукти, а також плазуни та земноводні), проте без очевидної широтної диференціації. У загальному географічному масштабі тварини реагують на зміну доступності їжі, коригуючи свою стратегію пошуку їжі [Papakosta *et al.* 2014].

Основу раціону куниці кам'яної на рівнинах півночі Італії складали фрукти, птахи, зайцеподібні, дрібні гризуни. Сезонні коливання спостерігалися щодо фруктів, які куниці більше їли в період дозрівання, та птахів, на яких менше полювали навесні і влітку. Збільшення част-

ки птахів в раціоні порівняно з іншими середземноморськими районами пов'язують зі малою доступністю дрібних гризунів в інтенсивно оброблюваних районах [Balestrieri *et al.* 2013].

Порівняння раціонів куниць лісової і кам'яної в Італійських Альпах у симпатричних і в алопатричних умовах, проведене з допомогою генетичної ідентифікації посліду, показало, що фрукти та гризуни становили основну частину раціону обох видів, проте куниця кам'яна споживала вдвічі більше видів фруктів, ніж куниця лісова, і частіше їла фрукти в районах симпатрії, таким чином споживаючи менше білка та більше вуглеводів відносно своєї цільової норми споживання. Такий конкурентно-орієнтований, незбалансований раціон може відігравати важливу, але до цього часу недостатньо вивчену роль у регулюванні відносної чисельності спільнот куниці [Granata *et al.* 2022].

Таким чином, куниця кам'яна є типовим опортуністичним видом, що харчується дрібними ссавцями, птахами, комахами, фруктами, а також падлом і їжею із смітників.

Метою цієї роботи був аналіз раціону куниці кам'яної в умовах дендрарію Ботанічного саду Національного лісотехнічного університету України у Львові. Завдання роботи: 1) аналіз зразків екскрементів із горища, накопичених за різні роки та сезони, 2) вивчення вмісту екскрементів, зібраних у вересні–жовтні 2025 р. довкола навчального корпусу, 3) спостереження за куницями з допомогою фотопасток, 4) встановлення особливостей переміщень, мічення території та вибору місць відпочинку.

Матеріал і методи

Польовий матеріал збирали безпосередньо у навчальному корпусі (рис. 1) та на території дендрарію Ботанічного саду Національного лісотехнічного університету (НЛТУ) загальнодержавного значення. Заповідний об'єкт розташований у центральній частині Львова по вул. О. Кобилянської, 1. Займає він лише 0,81 га (рис. 2).

Рис. 1. Корпус № 3 НЛТУ (вул. О. Кобилянської, 1) як місце постійного перебування куниці кам'яної.

Fig. 1. Building No. 3 of the UNFU (1 O. Kobylianska Street) as permanent habitat of the stone marten.

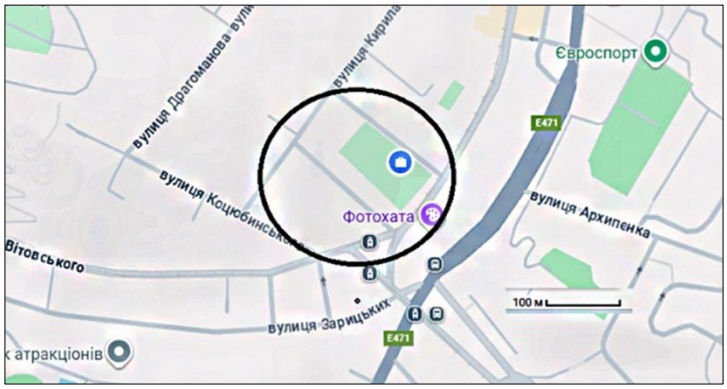


Рис. 2. Місце розташування корпусу № 3 НЛТУ України у центральній частині Львова.

Fig. 2. Location of Building No. 3 of the UNFU in the central part of Lviv.

Багате видове різноманіття дендрофлори на обмеженій ділянці (537 колекційних представників дендрофлори) формує особливі захисні, кормові та інші умови для тварин. Також особливістю дендрарію є те, що він повністю оточений міською забудовою кінця XIX ст. [Kendzora 2022; Palamarenko & Rizun 2025].

Наші дослідження живлення куниці кам'яної базуються на 148 зразках екскрементів. За допомогою фотопасток, встановлених на горищі та даху будівлі восени 2025 р., підтверджена присутність двох звірів та отримано дані щодо їхньої активності, живлення і деяких особливостей поведінки. Крім дендрарію у 2025 р. обстежено прилеглі вулиці, через які куниці у темний період доби здійснюють переміщення наземним способом.

Живлення куниці кам'яної вивчали копрологічним методом. Послід (екскременти) замочували й аналізували його якісний склад. Вилучені фрагменти тваринних організмів, насіння і залишки рослин, по можливості, визначали до видового рівня. Результати виражали у вигляді переліку знайдених таксонів, а також частоти їх зустрічей в пробах.

Частину дослідного матеріалу (111 зразків) становив сухий послід, який накопичувався в допоміжному приміщенні корпусу протягом тривалого періоду. Іншу частину у вигляді свіжих зразків посліду (37 одиниць) зібрано протягом вересня–жовтня 2025 р. довкола корпусу. У цей же період встановлені дві фотопастки, проведений збір матеріалу щодо активності звірів у сутінковий та нічний час на горищі й даху. Прилади налаштовували на режим відеозйомки. Для приваблення звірів до приладів на даху використовували сухий котячий корм.

Анкетним способом отримано інформацію від працівників корпусу, які тут перебувають у нічні години. Проаналізовано 8 анкет, в шести підтверджено присутність куниці.

Результати досліджень

Аналіз екскрементів, зібраних на горищі, свідчить про те, що куниці кам'яні охоче живляться рослинною і тваринною їжею (рис. 3, 4).

Найчастіше в екскрементах із тваринних решток ми натрапляли на пір'я (40,5 %). Під час обстеження горища, у місцях поїдання добутих птахів, знайдені рештки пір'я дрозда чорного (*Turdus merula*) та голубів (Columbiformes).

В цілому, у екскрементах із горища тваринні рештки хребетних становлять 58,6 %, для безхребетних цей показник суттєво нижчий — 13,5 %. Останні є, імовірно, випадковою їжею, яка заковтується разом із рослинними складниками, наприклад, виноградом чи тисом ягідним. З безхребетних виявлені жуки (Coleoptera), перетинчастокрилі (Hymenoptera), голови та кінцівки дрібних комах, лялечки, багатоніжки (Myriapoda).

Із 37 зразків, зібраних надворі восени 2025 р. (рис. 5, 10), у 16,2 % випадків були рештки тваринного походження (пір'я та кігті). Із безхребетних у посліді виявлено осу (*Vespa* sp.), яка, імовірно, була проковтнута разом із виноградом. В 97,3 % проб були рештки рослин.

На території дендрарію куниці мають змогу живитися урожаєм тису ягідного (*Taxus baccata* L.), кизилу справжнього (*Cornus mas* L.), актинідії гострої (*Actinidia arguta* (Siebold & Zucc.) Planch. ex Miq.), винограду звичайного (*Vitis vinifera* L.), японської айви звичайної (*Chaenomeles japonica* (Thunb.) Lindl. ex Spach).

Для поїдання цих рослинних кормів тваринам доводиться переміщуватися по гілках на різній висоті, іноді використовуючи дахи. Плоди японської айви звірі поїдають, перебуваючи на поверхні ґрунту. Алича (*Prunus divaricata* Ledeb.), вишня (*P. cerasus* L.) та черешня (*P. avium* L.) не зростають у дендрарії, проте в екскрементах кісточки цих рослин ідентифіковані. Це свідчить про живлення куниці кам'яної у межах індивідуальних ділянок, які охопоюють також прилеглі до дендрарію зелені насадження.

Зокрема, йдеться про Ботанічний сад ЛНУ імені І. Франка на вулиці Кирила і Мефодія та інші локації, в т. ч. приватні прибудинкові ділянки, розташовані поруч. Частина ботанічного саду ЛНУ, яка розташована неподалік дендрарію, майже постійно зачинена для відвідувачів, тому чинник турбування для куниці тут відсутній.

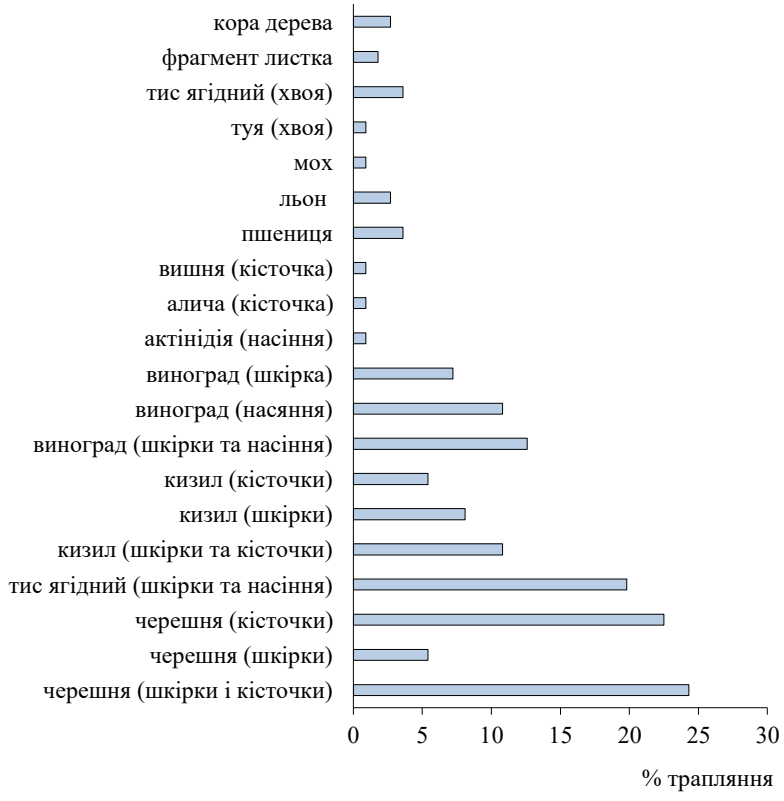


Рис. 3. Рослинні компоненти посліду куниці кам'яної за різні роки та сезони, відібрані на горищі корпусу № 3 НЛТУ України (n = 111).

Fig. 3. Plant residues in stone marten droppings over different years and seasons, collected in the attic of building No. 3 of the Ukrainian National Forestry University (UNFU, n = 111).

Рис. 4. Тваринні компоненти посліду куниці кам'яної за різні роки і сезони, відібрані на горищі корпусу № 3 НЛТУ України (n = 111).

Fig. 4. Animal residues in stone marten droppings over different years and seasons, collected in the attic of building No. 3 of the UNFU (n = 111).

Рис. 5. Компоненти посліду куниці кам'яної за вересень і жовтень 2025 р. (n = 37), відібрані довкола навчального корпусу.

Fig. 5. Components of stone martens droppings in September and October 2025 (n = 37), collected around the educational building.

Льон та пшениця в екскрементах куниці, імовірно, є випадковими об'єктами, що потрапили у травну систему під час поїдання голубів. Випадково заковтнутими вважаємо плодоніжки кизилу, черешні, фрагменти хвої та листя, дрібних комах, багатоніжок, мох, кору.

У період дозрівання урожаю на кущах та деревах, куниці намагаються споживати регулярно рослинну їжу. Їхні екскременти в цей час повністю можуть складатися із тису ягідного чи винограду. У такому випадку кал має характерне червоне чи фіолетове забарвлення. У 2025 р. нами відмічені також варіанти екскрементів, які поєднували рослинну і тваринну їжу (див. далі рис. 11). У таких варіаціях колір свіжого посліду був іншим, як поєднанням коричневого та червоного або фіолетового.

Отже, у екскрементах куниць нами знайдено 16 видів рослин. З них три зразки (мох, насіння та дрібні плоди округлої форми) встановити не вдалося. До переліку рослинних решток, які вдалося визначити, належать: виноград, тис ягідний, кизил, черешня, вишня, алича, актінідія. Хеномелес і глід кошенільний (*Crataegus coccinea* L.), які зростають біля навчального корпусу, виявлені в екскрементах восени 2025 р. Максимальну кількість твердих тваринних та рослинних решток у проаналізованих зразках наводимо на рис. 6. Домінує серед твердих включень тис ягідний, виноград та фрагменти кісток хребетних тварин.

Горище навчального корпусу куниці використовують впродовж багатьох років як укриття. Дві лежанки знайдені у скловаті. Крім того, звірі можуть відпочивати серед скупчень мотлоху у прилеглому до горища підсобному приміщенні. Серед старих книг, навчальних матеріалів та інших речей звірі мають можливість вільно переміщуватися, про що свідчить запис із фотопастки, здійснений у вересні 2025 р. (рис. 7 *a*). Підтверджують присутність куниці шість із восьми респондентів, які були опитані в ході проведення досліджень. Шум із даху та горища в сутінкові та нічні години респонденти чули від одного до десятків разів.

Вперше фотопасткою куницю у приміщенні вдалося зафіксувати 23.09.2025 р. о 06:41. Температура повітря у цей час сягала 18°C. Можемо припустити, що тварина повернулася в своє укриття після нічної мандрівки довколишніми ділянками. На фото помітні розсмикані куски скловати поміж дошками. Саме у ніші, що знаходиться між двома нижніми дошками, розташована одна із лежанок куниці.

Горище та підсобні приміщення куниці мітять сечею та послідом практично повсюдно. Однак, є декілька ділянок із багаторічним накопиченням екскрементів на горищі. Зокрема, мова іде про прилеглі довкола комина зони. Через багаторічні накопичення калу, неприємний запах постійно проникає у кабінети викладачів, які розміщені нижче. Слід також зазначити, що п'ять останніх зимових сезонів корпус не опалювався, тому температурний режим горища майже не відрізнявся за температурою назовні. Однак, горище для куниць привабливість не втратило, оскільки цю частину будівлі ніхто не відвідує. Горище надійно береже звірів від вітру та атмосферних опадів. Також куниці на горищі можуть живитися добутими птахами, про що свідчать сконцентровані скупчення пір'їн (рис. 7 *b*).

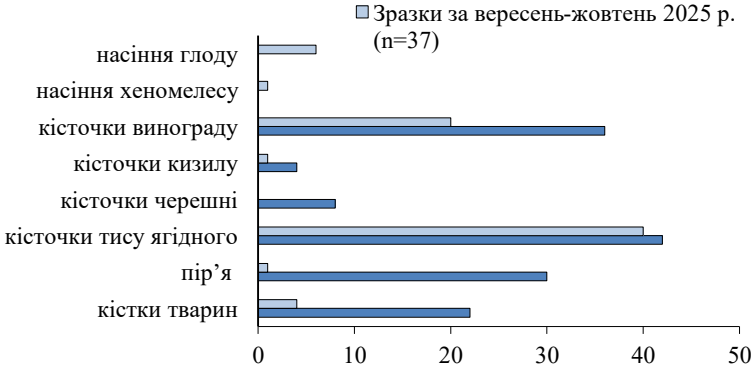


Рис. 6. Максимальна кількість твердих тваринних і рослинних решток у проаналізованих зразках посліду.

Fig. 6. The maximum amount of solid animal and plant materials in the analysed dropping samples.

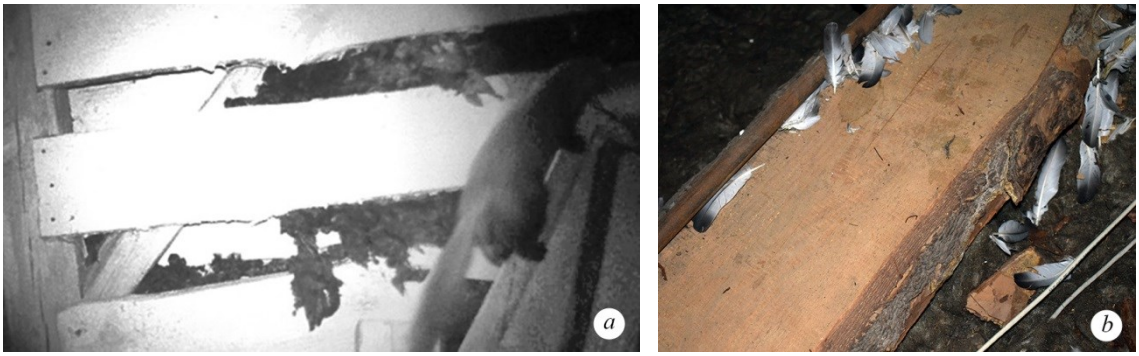


Рис. 7. Підсобне приміщення навчального корпусу на території дендрарію: (*a*) куниця кам'яна, (*b*) рештки птаха.

Fig. 7. Utility room of the educational building on the grounds of the arboretum: (*a*) stone marten, (*b*) bird remains.

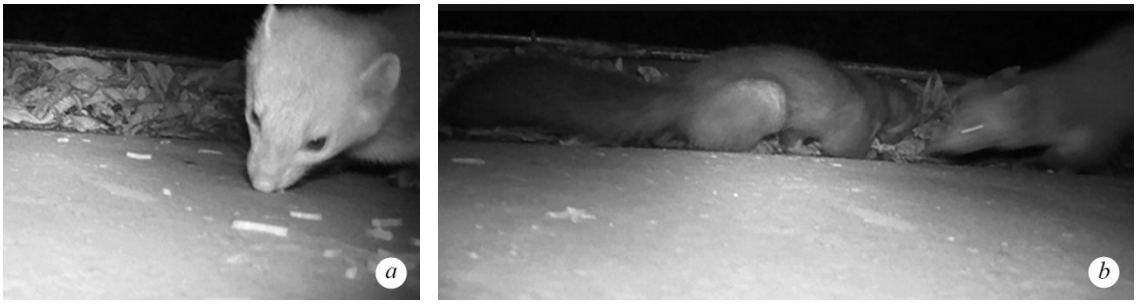


Рис. 8. Поїдання куницями котячого корму на даху навчального корпусу: (*a*) одна особина (09.10.2025, 19:20, 9°C), (*b*) дві особини на тому ж місці через дві години шукають залишки корму серед листя (09.10.2025, 21:22, 10°C).

Fig. 8. Martens consuming cat food on the roof of the educational building: (*a*) one individual (09.10.2025, 19:20, 9°C), (*b*) two individuals at the same place two hours later searching for food remains among the leaves (09.10.2025, 21:22, 10°C).

За допомогою фотопасток, розміщених за вікнами, вдалося встановити, що у жовтні 2025 р. одночасно у пошуку їжі на даху може перебувати дві тварини (рис. 8 *a–b*).

Звірів приваблював викладений за вікном сухий котячий корм. Частина корму знаходилась у ринві посеред накопиченого листя та гілок. Куниці активно занурювали голови у товщу листя та використовували кінцівки для добування їжі. Фотопастка в цей період зафіксувала і момент вибирання повзиком (*Sitta europaea* L.) із вологого посліду куниці, який знаходився на даху, насіння тису ягідного. Це є доволі цікавим фактом, оскільки на території дендрарію птахи мали можливість живитися свіжим урожаєм тису як у кронах, так і на землі.

Куниці кам'яні в умовах дендрарію активно живляться рослинною їжею (рис. 10). Поїдають тис ягідний, виноград, кизил, черешню та інші плоди. Підтвердженням цього є рис. 9 *a* та рис. 11. Фото скупчень екскрементів зроблене на горищі. Поїдають куниці також дрібних тварин. Рештки птахів на горищі та фрагменти кісток і кігті в екскрементах підтверджують наявність у раціоні тваринної їжі (рис. 9 *b*, 12 *a–b*).

Варто зазначити, що на горищі не живуть голуби. Усіх принесених в приміщення птахів куниці добувають назовні. Залишений біля фотопасток котячий корм приваблював звірів. Біля навчального корпусу розміщений сміттєвий бак, кришка якого періодично буває відчиненою. Однак, у проаналізованих екскрементах куниць залишків їжі із смітника (наприклад, фрагменти поліетилену та інших упаковок) жодного разу знайдено не було. Вважаємо, що дендрарій повною мірою забезпечує куниць рослинною і тваринною їжею упродовж цілого року. Корм для домашніх тварин куниці можуть поїдати поблизу житлової забудови будь-коли впродовж року, проте очевидно, що він є випадковою їжею, яка трапляється нерегулярно.

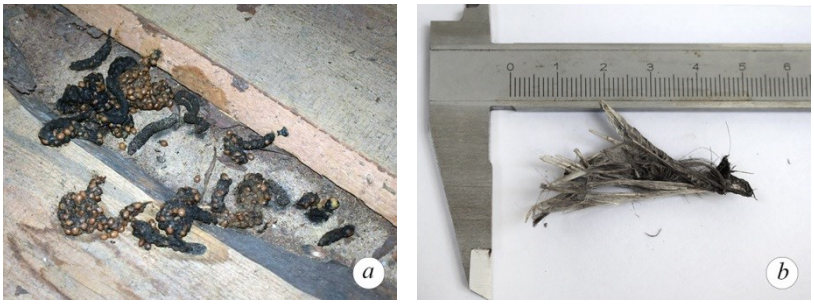


Рис. 9. Нагромадження посліду та вміст одного із зразків: (*a*) скупчення посліду куниці кам'яної із домінуванням тису ягідного; (*b*) пір'я у екскрементах куниці кам'яної.

Fig. 9. Accumulation of faeces and contents of one of the samples: (*a*) a concentration of stone marten droppings with a predominance of yew berries; (*b*) feathers in the droppings of a stone marten.

48x48!

Рис. 10. Послід куниці, поблизу корпусу № 3, знайдений у вересні-жовтні 2025 р.: (*a*) у правому верхньоу кутку фотографії зліва помітний кіготь тварини, інші компоненти рослинні (виноград і тис ягідний), (*b*) кал рідкої консистенції з рослинних компонентів, (*c*) кал на паперовій серветці із включенням тису ягідного, (*d*) кал куниці після споживання котячого корму.

Fig. 10. Marten droppings near building No. 3, found in September–October 2025: (*a*) in the upper right corner of the photo on the left, an animal's claw is visible, the other components are plant residue (grapes and yew berries), (*b*) faeces of liquid consistency comprising plant components, (*c*) faeces on a paper napkin with yew berries, (*d*) marten faeces after consuming cat food.

Рис. 11. Різноманіття твердих рослинних компонентів із зразків калу, зібраних на горищі. На фото з ліва на право: алича, вишня, черешня, тис ягідний, кизил, виноград.

Fig. 11. A variety of solid plant components from faecal samples collected in the attic. In the photo from left to right: cherry plum, cherry, sweet cherry, yew berry, cornelian cherry, grape.

Рис. 12. Матеріал з посліду куниці кам'яної: (*a*) фрагменти кісток, хвоя тису та пір'я, (*b*) кігті птаха.

Fig. 12. Material from the droppings of a stone marten: (*a*) bone fragments, yew needles and feathers, (*b*) claws.

Восени 2025 р. у дослідженому нами дендрарії ми знаходили пориї, в тому числі поблизу старих і трухлявих пнів. Оскільки маємо підтвердження із фотопастки активного пошуку їжі звірами серед накопичень листя та гілок у ринві на даху, то можемо припустити, що і в наземному середовищі куниці здатні шукати поживу таким чином.

Вигул псів у дендрарії заборонений (і фактично відсутній), тому повністю відкидаємо їхню причетність до формування таких пориїв. Ще одним аргументом на користь куниць є численні мітки з посліду у різних наземних локаціях довкола навчального корпусу. Отже, звірі певну частку доби проводять в наземному середовищі, де позначають межі своєї території. При прибиранні доріжок чи інших місць в дендрарії, де був відмічений послід куниць, куниці намагаються повторно мітити ті ж самі зони.

На рис. 2 позначено ділянку, де знаходяться обстежені будівлі корпусу № 3 НЛТУ України та прилеглі ділянки, якими звірі переміщуються. Мова іде про вулиці О. Кобилянської та Кирила і Мефодія — до Ботанічного саду ЛНУ ім. І. Франка (в напрямку біологічного факультету, що на вул. М. Грушевського) та у протилежному напрямку — до вулиці М. Коцюбинського. Маршрути куниць визначено за характерними мітками з посліду із включеннями тису та винограду, у вересні–жовтні 2025 р.

З усних повідомлень працівниці біологічного факультету (О. Гнатина) відомо, що на горищі біологічного факультету ЛНУ ім. І. Франка на початку 2000-х років знаходили екскременти куниці. Будівля біологічного факультету, як і корпус № 3 НЛТУ України, є спорудами XIX ст. Будинок, у якому розміщений біологічний факультет, — це старий корпус університету, перебудований у 1842 р. архітектором Ф. Штадлером. Досліджена нами вілла, що є тепер навчальним корпусом НЛТУ України на вул. О. Кобилянської, побудована у 1880-х роках. Дві будівлі, що є навчальними закладами, привабливі для куниці кам'яної, оскільки їх оточують зелені насадження природно-заповідного фонду з великим різноманіттям кущів та дерев, а горища цих будівель придатні для укриття.

Важливим є повідомлення від мешканки вулиці Йосифа Сліпого: пані М. Гринько втратила двох курей, не зачинивши дверцят до підвалу на ніч. Птицю львів'янка утримувала на прибудинковій території сім років тому. Відреагувавши на нічний галас курей, господиня не застала хижого звіра, однак побачила характерні для куниць сліди атаки та відгризені дві курячі голови. Одна птаха була травмована та в подальшому вилікувана у ветеринарній клініці. Згадана локація розташована на віддалі близько 800 м від дослідженого нами дендрарію. Тому можемо стверджувати, що в межах старої забудови Львова, зокрема й на вулиці Йосифа Сліпого, для куниць є гарні умови проживання. Звірі доволі активно переміщуються у пошуках їжі в темний період доби, тому залишаються непоміченими.

Повідомлення про присутність куниць на горищах Львова відоме також від мешканців вулиці Г. Чубая. Від дослідженої нами локації до цієї вулиці відстань близько 1 км. Екскременти куниці кам'яної у жовтні 2025 р. помічені посеред дороги на вул. Генерала Чупринки, неподалік основної частини Ботанічного саду НЛТУ України. На цій ділянці також присутні старі будівлі із горищами, що лише зрідка відвідуються їхніми мешканцями, і це створює сприятливі умови для поселення куниць.

При зменшенні світлового дня, куниці центральної частини Львова у вересні–жовтні із настанням сутінок виходять на пошуки поживи. Свідченням цього є реєстрація звірів на даху корпусу з допомогою фотопастки 09 жовтня 2025 р. з 19:20 до 23:59. 07.10.2025 р. куниць на даху фіксували о 00:04, 04.10.2025 р. — о 01:23, 05.10.2025 р. — о 05:45. З 10 по 21 жовтня куниці потрапляли на відео з 19:20 до 23:02. На горищі (в приміщенні) куницю вдалося зафіксувати 23 вересня о 06:42. Записи із фотопастки (рис. 8) є підтвердженням повторного відвідування куницями за темний час доби тих же місць.

Отже, восени — у вересні–жовтні — куниці кам'яні на ділянках із значним запасом рослинної їжі тримаються невеликої території і є активними протягом темного періоду доби. Вони спускаються із дахів та горищ, де розташовані їхні сховища, обстежують наземне середовище, де й залишають свої мітки з посліду.

Обговорення

Відомо, що в раціоні представників роду *Martes* рослинна їжа має важливе значення, а куниця кам'яна є найбільш вираженою рослиноїдною формою. Обмеженість асортименту рослинних кормів, поряд з суворістю клімату, вважається лімітуючим чинником при розселенні виду на північ [Jurgenson 1933; Ternovsky 1977]. Охочість до рослинної їжі підтверджено і для львівських куниць (див. рис. 9 *a*, 10, 11). Варто зазначити, що практично усі рослинні компоненти, знайдені у раціоні куниць є деревними та споживаються, імовірно, у кронах на різній висоті. Кліматичні умови Львова для куниць є комфортними.

Вбиваючи жертву середнього розміру норки, тхори, горностаї та інші куницеві поїдають в першу чергу задню частину голови з кістками черепа, м'язи шиї і внутрішні органи. Шкіру, передню частину черепа із зубами, лапи і хвіст, тобто ті частини, за якими дослідник визначає вид і кількість жертв, хижаки часто не чіпають [Ternovsky 1977]. Проаналізувавши десятки зразків посліду куниці кам'яної із горища, а також зразки, зібрані надворі, ми не виявили зуби чи хвости (або хвостові хребці). Однак, серед гострих та твердих зразків знайдено кігті, найімовірніше пташині. Знайдені також численні фрагменти пташиного пір'я.

У середині XX ст. дослідження по живленню куниці кам'яної проводилися на території Київської, Дніпропетровської та Миколаївської обл., де стандартними біотопами для виду є старі лісосмуги з густим підліском і лісові ділянки, а у якості сховищ використовуються горища будівель досвідної станції і навколишніх сіл, а також стаєнь і зерносховищ кінного заводу. Вивчали сезонний аспект живлення і добовий раціон. Встановлено, що гризуни в раціоні посідають перше місце, безхребетних куниця споживає як другорядну поживу, а також при нестачі або відсутності звичайної поживи. На другому місці — рослинна їжа, особливо її значення зростає в зимовий період, коли добування тварин ускладнене [Abelentsev 1958]. За результатами наших досліджень, куниця кам'яна є поліфагом — охоче споживає різноманітну їжу. У період дозрівання винограду, тису ягідного чи інших плодів, активно живиться ними, не витрачаючи енергію на добування тваринної їжі. Проте, мисливський азарт не втрачає і в цей період, про що, наприклад, свідчить послід із комбінованим складом (див. рис. 10 *a, d*, 12 *a*). Твердження про те, що в теплий період року шлунки бувають наповнені тільки одним видом плодів [Abelentsev 1965] підтверджені нами за послідом для центральної частини Львова. Підтверджується також здатність вишукувати і поїдати їжу не природну, біля людських осель. У нашому випадку — поїдання куницями котячого корму (див. рис. 8, 10 *d*).

Інформація по раціону куниці кам'яної ретельно вивчена європейськими дослідниками [Bakaloudis *et al.* 2012]: визначено 1025 видів здобичі, включаючи 21 вид, 7 родів, 12 родин та неідентифіковані зразки. Членистоногі траплялися у 60,9 % шлунків, частка фруктів — 55,4 %, ссавців — 30,4 %, птахів та яєць — 20,7 %, плазунів — 13,0 %, молюсків — 7,6 %. Для центральної частини Львова існує свій, динамічний набір доступних кормів, як рослинних, так і тваринних. Саме тому, наприклад, у посліді ми не виявили рептилій. У центральній частині міста вони практично відсутні.

За даними для Львівщини встановлено, що зимовий раціон куниці кам'яної включає 14 видів їжі (аналіз 12 зразків) [Martsiv & Dykyy 2023]. У цей період цей хижак віддає перевагу їжі рослинного походження (69,2 %). Соковиті плоди (яблука, груші, терен) та сухофрукти (насіння, трави, пшениця і соняшник) зустрічаються з однаковою частотою (34,6 %). У зимовому раціоні присутні тільки хребетні (30,8 %). Це переважно ссавці, а саме — гризуни (23,1 %), рідше — птахи (3,8 %). Окрім полівки звичайної (11,5 %), у раціоні була знайдена хатня миша (*Mus musculus* L.) (3,8 %).

У проаналізованих нами в 2025 р. 111 зразках із горища корпусу НЛТУ України присутні рослинні компоненти, які характерні для даної місцевості, наприклад, тис ягідний, виноград, кизил. Отже, куниці можуть мати доволі специфічні раціони з рослинних компонентів, особливо якщо вони заселяють ботанічні сади та старі частини міст із скверами, приватними подвір'ями та вулицями, де є різновидові зелені насадження не тільки з декоративних представників, а й з плодових. Потрапляння пшениці у екскременти звірів вважаємо не випадковим,

оскільки маємо підтвердження добування куницями голубів. Останніх львів'яни підгодовують зерном, хлібом, крупами. При поїданні птахів зерно із травної системи птаха, на наш погляд, випадково заковтується. В посліді воно залишається без візуальних змін.

Осінній раціон кам'яної куниці, за інформацією М. Марців та І. Дикого [Martsiv & Dykyy 2023], включає 21 кормовий елемент. У цей період хижак також споживає велику кількість рослин (54,5 %). Сухі фрукти та трави складають 27,3 % раціону, соковиті фрукти — 24,2 %. Восени куниці охоче їдять яблука, груші, виноград. Об'єкти тваринного походження становлять 45,5 %. У цей період кам'яна куниця споживає невелику частку безхребетних (6,7 %).

За тими ж даними, серед хребетних жертвами хижака є переважно гризуни та птахи, частка яких у раціоні однакова (по 18,2 %). Восени до раціону кам'яної куниці входять сорока звичайна (*Pica pica* L.), куріпка сіра (*Perdix perdix* L.), сич малий (*Athene noctua* L.), чорний дрізд (*Turdus merula* L.) та пацюк сірий (*Rattus norvegicus* L.), а також полівка звичайна (*Microtus arvalis* L.), яка має найвищу частку серед гризунів (15,2 %). У весняно-літній період цими самими дослідниками знайдено 19 об'єктів раціону. Тваринна їжа становила 57,1 %. Частка безхребетних — 7,1 %. Хребетні представлені ссавцями (32,1 %), серед яких хижак найчастіше полює на гризунів (25,0 %), птахів (14,3 %) та свійських ссавців (3,6 %). Частка соковитих і сухих плодів — 17,9 %. Це переважно плоди вишні, сливи, а також трави. У раціоні куниці кам'яної неїстівних предметів не виявлено.

Дослідники висловлюють думку про те, що куниця часто живе поруч з людиною, переважно на горищах. Тому звірі можуть харчуватися рослинними запасами людей, що для них більш вигідно, ніж полювати на хребетних, яких було в зимовий період зареєстровано менше, ніж восени (39 %), у весняний період в раціоні куниць переважали хребетні (66 %), також були відмічені рештки комах (17 %) та рослини (17 %) [Dykyy *et al.* 2017].

Отже, порівнюючи результати наших досліджень для куниць з центральної частини міста Львова із даними щодо раціону куниці кам'яної для Львівської обл., можемо стверджувати значне різноманіття рослинної і тваринної їжі в раціоні цього виду хижих. У дендрарії Ботанічного саду НЛТУ України, куниця кам'яна має можливість обирати рослинну їжу за смаковими характеристиками. Восени 2025 р. у раціоні домінували тис ягідний та виноград. При цьому тільки зрідка споживалися хеномелес чи глід.

Із 37 зразків, зібраних нами восени 2025 р., у 16,2 % випадків були рештки тваринного походження (пір'я та кігті). В 97,3 % проб знайдені рештки рослин. Після порівняння отриманих даних з раніше опублікованими [Dykyy *at al.* 2017] (рис. 13) стає зрозумілим, що восени 2025 р. при рясному плодоношенні тису ягідного та винограду у дендрарії звірі регулярно включають їх у свій раціон. У куниці кам'яної у вересні та жовтні зменшується необхідність витрачати енергію на пошуки альтернативних варіантів тваринної поживи, яку добути складніше. Раціон куниці кам'яної у центрі Львова в 2025 р. та в різних куточках Львівської обл. у 2015–2017 рр. має закономірні відмінності. У наших дослідженнях проаналізовано послід двох звірів з невеликої території, що підтверджують реєстрації куниць на фотопастках. У дослідженнях раціону цієї куниці у Львівській обл. колегами вивчено зразки із різних місцевостей, на основі аналізу 18 шлунків.

Отже, виявлені відмінності у раціоні куниць в місті та пози містом можуть бути пов'язані із відмінностями в урожаї рослинної їжі, її доступності, наявності тваринної їжі, а також з температурним режимом та іншими чинниками, що впливають на пошукову активність.

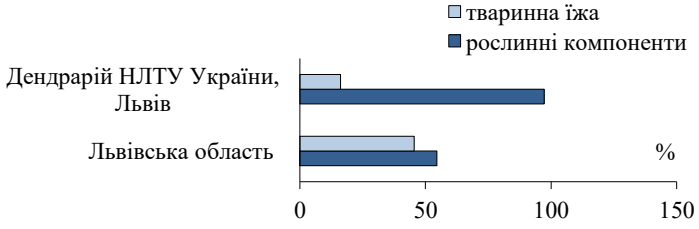


Рис. 13. Раціон куниці кам'яної у Львові та області.

Fig. 13. Diet of the stone marten in Lviv and Lviv Oblast.

Висновки

Куниця кам'яна завдяки гнучкій поведінці у пошуку поживи є типовим представником теріофауни міст по усій континентальній Європі, що знайшло підтвердження і у наших дослідженнях у Львові на прикладі дендрарію ботанічного саду НЛТУ України.

За копрологічним аналізом сухих зразків із горища у кількості 111 одиниць та 37 свіжих зразків, зібраних довкола будівлі НЛТУ України восени 2025 р., вдалося встановити, що куниця кам'яна є поліфагом. У її раціоні присутні рослинні й тваринні компоненти. Також звірі охоче поїдають сухий корм для котів. У пошуках їжі вони активно переміщуються у кронах дерев та на землі. Залюбки використовують горище для відпочинку та в якості вбиральні упродовж тривалого періоду.

У зразках із горища, що охоплюють різні роки та сезони, значну частку становить черешня, тис ягідний, кизил та виноград. Із тваринних компонентів домінують фрагменти кісток та пір'я. Хоча в посліді виявлені комахи, багатоніжки та інші рештки дрібних тварин, однак вони є скоріш випадковими. Вважаємо, що деяких комах, як, наприклад, перетинчастокрилих, куниці поїдають разом із рослинною їжею.

У вересні–жовтні 2025 р. куниці надавали перевагу рослинній їжі. Це тис ягідний та виноград. Тваринна їжа траплялася рідше. Це хребетні та безхребетні. Рештки, які свідчать про наявність хребетних, — кігті, пір'я, кістки. Через доступність у великих кількостях винограду і тису на території дендрарію, куниці у темний період доби тут вдосталь наїдалися. Хоча, не виключено, що і на прилеглих вулицях вони теж доповнюють раціон. Варто також зазначити, що при можливості проникнути у курник, навіть у межах Львова звірам іноді це вдається. Порівнюючи наші дані осіннього раціону куниці з літературними для Львівської обл., стає зрозуміло, що в місті тварини в цей період є більш рослиноїдними.

За допомогою фотопасток встановлено, що куниці добре орієнтуються на даху та горищі корпусу. З відео зрозуміло, що тварини вкрай обережні, постійно крутять головою і перебувають на сторожі, вправно пересуваються по ринвах та підбирають котячий корм, залишений перед фотопастками. На горищі, в середині приміщення куницю відзняли 23 вересня о 06:42. Імовірно, що тварина прийшла на ранковий та денний відпочинок. Звірі з'являються біля фотопасток з настанням сутінок та протягом ночі можуть повторно відвідувати ті самі місця. Найбільш рання вечірня реєстрація на даху відбулася 09.10.2025 о 19:20.

Куниці мітять територію послідом та сечею. Мітки з посліду часто намагаються залишати у одних і тих же місцях. Багаторічні накопичення калу виявлені нами на горищі навчального корпусу. Місця відпочинку, які імовірно, використовували куниці, розташовані в захаращених приміщеннях, серед утеплюючого прошарку зі скловати. Міграції протягом доби відбуваються винятково у темний період. Переходи між вулицями здійснюють наземним шляхом, долаючи таким чином відстані у декілька десятків метрів. Природних ворогів куниця у Львові немає, однак поводить себе завжди вкрай обережно.

Подяки

Дякуємо І. Загороднюку (Національний науково-природничий музей НАНУ) за консультації щодо методики опрацювання дослідного матеріалу і пошуку давніх публікацій; О. Гнатині (Львівський національний університет ім. І. Франка) та М. Гринько (Львівський державний музичний ліцей ім. С. Крушельницької) за надану інформацію щодо сучасних знахідок куниці кам'яної.

Декларації

Фінансування. Дослідження виконані авторами без будь-якої фінансової підтримки, в порядку власної ініціативи.

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

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

References

Abelentsev, V. I. 1958. Materials for feeding the stone marten. *Scientific Notes of the State Museum of Natural History*, **6**: 147–158. [Ukrainian]

Abelentsev, V. I. 1965. On the ecology of the stone marten in Ukraine, in *Terrestrial Vertebrates of Ukraine*. Naukova dumka, Kyiv, 35–44. [Ukrainian]

Abelentsev, V. I. 1968. *Mustelids.* Naukova dumka, Kyiv, 60–91. (Series: Fauna of Ukraine. Vol. 1: Mammals, Is. 3). [Ukrainian]

Bakaloudis, D. E., C. G. Vlachos, M. A. Papakosta, V. A. Bontzorlos, E. N. Chatzinikos. 2012. Diet composition and feeding strategies of the stone marten (Martes foina) in a typical Mediterranean ecosystem. *The Scientific World Journal*, **1**: 1–11. CrossRef

Baghli, A., E. Engel, R. Verhagen. 2002. Feeding habits and trophic niche overlap of two sympatric Mustelidae, the polecat Mustela putorius and the beech marten Martes foina. *Zeitschrift für Jagdwissenschaft*, **48** (4): 217–225. CrossRef

Balestrieri, A., L. Remonti, R. B. Capra, L. Canova & C. Prigioni. 2013. Food habits of the stone marten (Martes foina) (Mammalia: Carnivora) in plain areas of Northern Italy prior to pine marten (M. martes) spreading. *Italian Journal of Zoology*, **80** (1): 60–68. CrossRef

Dykyy, I., M. Martsiv, V. Shelvinskiy, A. Zatushevsky. 2017. The feeding peculiarities of the Mustelidae family on the territory of the Lviv region. *The Journal of V. N. Karazin Kharkiv National University,* **29**: 135–141. [Ukrainian] CrossRef

Granata, M., A. Mosini, M. Piana, F. Zambuto, E. Capelli & A. Balestrieri. 2022. Nutritional ecology of martens (Martes foina and Martes martes) in the western Italian Alps. *Ecological Research*, **37** (1): 127–136. CrossRef

Hisano, M., E. G. Raichev, H. Tsunoda, R. Masuda, Y. Kaneko. 2013. Winter diet of the stone marten (Martes foina) in central Bulgaria. *Mammal Study*, **38** (4): 293–298. CrossRef

Hisano, M., E. G. Raichev, S. Peeva, H. Tsunoda, C. Newman, [et al.]. 2016. Comparing the summer diet of stone martens (Martes foina) in urban and natural habitats in Central Bulgaria. *Ethology Ecology & Evolution*, **28** (3): 295–311. CrossRef

Kendzora, N. Z. 2022. Taxonomic structure of the collection of tree and shrub plants of the arboretum of the Botanical Garden UNFU. *Ethnobotanical Traditions in Agronomy, Pharmacy and Garden Design*. National Arboretum 'Sofiivka' of the NAS of Ukraine, Uman, 88–99. [Ukrainian]

Lanszki, J., S. Kórmendi, C. Hancz, A. Zalewski. 1999. Feeding habits and trophic niche overlap in a Carnivora community of Hungary. *Acta Theriologica*, **44** (4): 429–442. CrossRef

Martsiv, M., I. Dykyy. 2021. Comparative analysis of the diet of members of the families Mustelidae and Canidae. *Theriologia Ukrainica*, **21**: 133–140. CrossRef

Martsiv, M., I. Dykyy. 2023. Seasonal features of the diet of predatory mammals in the western regions of Ukraine. *Theriologia Ukrainica*, **25**: 203–212. CrossRef

Mikheyev, A. V. 2002. Comparative Characteristics of Genus Martes Diet in Forest Ecosystems of Ukrainian Steppe Zone. *Vestnik zoologii*, **36** (3): 45–54. [Russian]

Mikheyev, A. V. 2004. The seasonal transformation of ration structure of martes genus in forest ecosystems of Ukrainian Steppe Zone. *Scientific Bulletin of Ukrainian Forestry University*, **14** (6): 71–76. [In Russian]

Mikheyev, A. V. 2007. Seasonal aspects of genus Martes (Mustelidae) diet in forest ecosystems of the Ukrainian Steppe Zone. *Vestnik zoologii,* **41** (5): 449–456. [Russian]

Nováková, L., V. Vohralík. 2017. Diet of Martes foina in Bohemia, Czech Republic (Carnivora: Mustelidae). *Lynx. New Series*, **48**: 155–164. CrossRef

Padial, J. M., E. Avila, J. M. Sanchez. 2002. Feeding habits and overlap among red fox (Vulpes vulpes) and stone marten (Martes foina) in two Mediterranean mountain habitats. *Mammalian Biology*, **67** (3): 137–146. CrossRef

Palamarenko, O. V., E. M. Rizun. 2019. Animal population of the arboretum of the botanical garden of Ukrainian National Forestry University. *Scientific Bulletin of the Ukrainian National Forestry University*, **29** (3): 44–47. [Ukrainian]

Palamarenko, O., E. Rizun. 2025. Arboretums as habitats for birds and mammals (a case of the Botanical Garden of the National Forestry University of Ukraine). *Geo&Bio*, **27**: 182–195. CrossRef

Papakosta, M., K. Kitikidou, D. Bakaloudis, C. Vlachos. 2014. Dietary variation of the stone marten (Martes foina): A meta-analysis approach. *Wildlife Biology in Practice*, **10** (2): 85–101. CrossRef

Posłuszny, M., M. Pilot, J. Goszczyński, B. Gralak. 2007. Diet of sympatric pine marten (Martes martes) and stone marten (Martes foina) identified by genotyping of DNA from faeces. *Annales Zoologici Fennici,* **44**: 269–284.

Jurgenson, P. B. 1933. On the peculiarities of marten habitats (genus Martes). *Bulletin of the Moscow Society of Nature Experimenters. Biological Department*, **42** (1): 62–77. [Russian]

Ternovsky, D. V. 1977. *Biology of Mustelids.* Nauka, Novosibirsk, 1–280. [Russian]

Theriologia Ukrainica, **29**: 166–172 (2025)
p-ISSN 2616-7379 • e-ISSN 2617-1120
DOI: 10.53452/TU3017

CONSERVATION OF LARGE CARNIVORANS: INTERNATIONAL INITIATIVES AND UKRAINE

Volodymyr Domashlinets

Key words

large carnivorans, coexistence strategy, Bern Convention, Carpathian Convention, transboundary monitoring, compensation schemes, Ukraine

doi

http://doi.org/10.53452/TU3017

Article info

submitted 24.10.2025
revised 17.12.2025
published 30.12.2025

Language

Ukrainian, English summary

Affiliations

Deutsche Gesellschaft für Internationalle Zusammenarbeit (GIZ) GmbH (Kyiv, Ukraine)

Correspondence

Volodymyr Domashlinets; Deutsche Gesellschaft für Internationalle Zusammenarbeit (GIZ) GmbH; 16b Antonovycha Street, Kyiv, 01024 Ukraine;
Email: vdomashlinets@yahoo.com
orcid: 0000-0001-5438-6189

Abstract

The conservation of large carnivorans (LCs) in Europe requires a transition from strict protection to a comprehensive strategy of coexistence. This shift is reflected in the decisions of the Bern Convention (BC) and the Carpathian Convention (CC), which are key regional legal frameworks. LCs (brown bear, grey wolf, and Eurasian lynx) have gradually recovered their populations thanks to international and national conservation measures. At the same time, human–wildlife conflicts have intensified, particularly in agriculture. International policy now demands the development of effective mechanisms for damage prevention and adequate compensation schemes for local communities. At the global level, LC protection is regulated by the CBD, CITES (Appendix II), and CMS. The Bern Convention (BC) is the most influential European instrument, distributing LCs between Appendix II (Strictly Protected) and Appendix III (Protected). This aligns with the EU Habitats Directive (Annex IV). A key achievement of the BC is the adoption of the population approach in 2008, which mandates the transboundary management of populations as a single unit, regardless of state borders. In 2024, a decision was made to move the wolf from Appendix II to Appendix III. The Carpathian Convention (CC) is critically important for Ukraine, as the Carpathians are home to Europe's largest LC populations. The International Action Plan for LCs was adopted within the CC framework. The CC initiated cooperation with the CIC to standardise LC monitoring procedures in 2018. In 2021, Ukraine adopted a law that strengthened the protection of BC species, including LCs. Practical cooperation on LC protection is realised through transboundary projects in the Carpathians, such as OBWIC and ConnectGREEN, in line with the basic requirements of the BC. The success of LC conservation in Ukraine depends on integration into national programs and requires the following: (1) harmonisation of legislation with the Habitats Directive, especially regarding the clear definition of conditions for applying derogations from strict protection; (2) institutionalisation of transboundary mechanisms, ensuring a transition from project funding to sustainable state support for harmonized monitoring systems; and (3) creation of a national conflict management system.

Cite as

Domashlinets, V. 2025. Conservation of large carnivorans: international initiatives and Ukraine. *Theriologia Ukrainica*, **309**: 166–172. [In Ukrainian, with English summary]

Збереження великих хижих: міжнародні ініціативи та Україна

Володимир Домашлінець

Резюме. Охорона великих хижих (ВХ) у Європі вимагає переходу від суворого захисту до комплексної стратегії співіснування. Ця зміна відображена у рішеннях Бернської (БК) та Карпатської конвенцій (КК), які є ключовими регіональними правовими рамками. ВХ (бурий ведмідь, вовк, рись євразійська) поступово відновили свої популяції завдяки міжнародним та національним природоохоронним заходам. Водночас загострилися конфлікти між людиною та дикою природою, особливо у сільському господарстві. Міжнародна політика тепер вимагає розробки ефективних механізмів запобігання шкоді та адекватних компенсаційних схем для місцевих громад. На глобальному рівні захист ВХ регулюється КБР, CITES (Додаток II) та CMS. БК є найбільш впливовим європейським інструментом, що розподіляє ВХ між Додатком II (під суворою охороною) та Додатком III (під охороною). Це узгоджується з Директивою ЄС про оселища (Annex IV). Ключовим досягненням БК є прийняття у 2008 р. популяційного підходу, що вимагає транскордонного управління популяціями як єдиним цілим, незалежно від державних кордонів. У 2024 році було прийнято рішення про перенесення вовка з Додатка II до Додатка III. КК критично важлива для України, оскільки Карпати є домом для найбільших у Європі популяцій ВХ. В рамках КК прийнято Міжнародний план дій щодо ВХ. КК ініціювала співпрацю з СІС для стандартизації процедур моніторингу ВХ у 2018 р. Україна у 2021 р. прийняла Закон, яким посилено захист видів БК, у тому числі ВХ. Практична співпраця щодо захисту ВХ реалізується через транскордонні проєкти у Карпатах, такі як OBWIC та ConnectGREEN відповідно до основних вимог БК. Успіх збереження ВХ в Україні залежить від інтеграції таких зусиль у національні програми та вимагає: 1) гармонізації законодавства з Директивою про оселища, особливо щодо чіткого визначення умов застосування відступів від суворої охорони; 2) інституціоналізації транскордонних механізмів, забезпечуючи перехід від проєктного фінансування до сталої державної підтримки гармонізованих моніторингових систем; 3) створення національної системи управління конфліктами між ВХ та людиною.

Ключові слова: великі хижі, стратегія співіснування, Бернська конвенція, Карпатська конвенція, транскордонний моніторинг, компенсаційні схеми, Україна.

Вступ

Збереження великих хижих (ВХ) є критично важливим індикатором здоров'я європейських екосистем. На території Євросоюзу і сусідніх країн, зокрема й України, мешкають шість видів ВХ: ведмідь бурий (*Ursus arctos*), вовк (*Canis lupus*), рись євразійська (*Lynx lynx*), рись іберійська (*Lynx pardina*), росомаха (*Gulo gulo*) та шакал золотистий (*Canis aureus*) [European... 2024a]. Історично ці види зазнали значного скорочення чисельності та ареалів через антропогенний тиск. Однак завдяки послідовним міжнародним зусиллям та національним природоохоронним програмам популяції багатьох із них відновлюються [ibid.].

Відновлення популяцій ВХ, хоча і є успіхом консерваційної біології, одночасно призвело до загострення конфліктів між людиною та дикою природою, особливо у сферах сільського господарства і тваринництва. Це спричинило зміни у міжнародній політиці: якщо раніше акцент робився на суворій охороні видів, що перебувають під загрозою зникнення, то тепер глобальні та регіональні договори вимагають переходу до комплексного *управління співіснуванням*. Це включає не лише захист ареалів, але й розробку механізмів запобігання шкоді та адекватних компенсаційних схем для громад [European... 2022; Linnell & Boitani 2025].

Для України, яка є домівкою для значних популяцій вовка, ведмедя та рисі, особливо у Карпатському регіоні, збереження ВХ має важливе транскордонне значення. Участь у міжнародних конвенціях, таких як Бернська та Карпатська, є необхідною умовою для забезпечення життєздатності цих популяцій, оскільки їхній ареал не обмежується державними кордонами. Таким чином, аналіз міжнародних рішень щодо ВХ для України є не лише питанням дотримання міжнародного права, але й критичною складовою національної стратегії збереження біорізноманіття та європейської інтеграції.

1. Глобальні багатосторонні природоохоронні договори

Збереження ВХ регулюється широким спектром міжнародних правових інструментів, що охоплюють як загальні рамки збереження біорізноманіття, так і специфічні механізми контролю торгівлі та захисту мігруючих видів.

1.1. Конвенція про біологічне різноманіття (КБР)

Конвенція про біологічне різноманіття (КБР) 1992 р. встановлює широку політичну і філософську основу для збереження біорізноманіття на національному, регіональному і глобальному рівнях. Хоча КБР не містить специфічних рішень щодо управління видами великих хижих, вона зобов'язує Договірні Сторони розробляти національні стратегії та плани дій, які забезпечують збереження видів *in situ*. КБР є глобальною парасольковою угодою, що легітимізує та спрямовує роботу більш операційних договорів, у т.ч. CITES та CMS [CBD... 2016].

1.2. CITES

Конвенція про міжнародну торгівлю видами дикої фауни і флори, що перебувають під загрозою зникнення (CITES) є ключовим інструментом для регулювання транскордонної торгівлі, метою якого є запобігання нестійкому використанню диких видів, що може призвести до їхнього зникнення. Конвенція ділить види на три додатки, що визначають рівень контролю: Додаток I (комерційна торгівля суворо заборонена); Додаток II (торгівля суворо регулюється для уникнення загрози) [Czech... 2017]; та Додаток III (види, що охороняються на національному рівні однієї Сторони) [ibid.].

Багато видів ВХ, особливо позаєвропейських, включені до Додатків I або II [US Fish... 2025; US FWS 2023]. Рішення та резолюції CITES щодо підвищення рівня захисту виду вимагають підтримки більшості у дві третини голосів на Конференції Сторін (COP) [Rules... 2022]. Європейські популяції великих хижих, зокрема вовка (*Canis lupus*), ведмедя бурого (*Ursus arctos*) та рисі європейської (*Lynx lynx*), включені до Додатку II CITES, чим забезпечено базовий міжнародний захист проти нелегальної торгівлі, але оперативні вимоги до управління популяціями встановлюються регіональними європейськими конвенціями.

1.3. Конвенція про збереження мігруючих видів диких тварин (CMS)

CMS (Боннська конвенція) спрямована на збереження мігруючих видів та їхніх середовищ існування в межах усього їхнього ареалу [Convention... 2025]. Вона є релевантною для ВХ завдяки їхній здатності долати значні транскордонні відстані, що є критичним для підтримання генетичної різноманітності популяцій. Конвенція містить два Додатки: Додаток I (мігруючі види, яким загрожує зникнення, підлягають суворій охороні) та Додаток II (види, для збереження яких потрібна міжнародна співпраця) [ibid.].

З європейських популяцій ВХ до Додатку II CMS у 2024 р. включена лише рись євразійська (*Lynx lynx*). Такі види, як вовк (*Canis lupus*) та ведмідь бурий (*Ursus arctos*), можуть бути актуальними для CMS, оскільки їхній ареал часто охоплює кілька країн, особливо у Східній та Центральній Європі. Її ефективність для ВХ реалізується через регіональні угоди, що забезпечують транскордонну співпрацю.

2. Ключовий європейський Інструмент: Бернська конвенція

Конвенція про охорону дикої флори та фауни і природних середовищ існування в Європі (Бернська Конвенція) є найбільш впливовим європейським правовим інструментом, що регулює охорону ВХ, включаючи ведмедя бурого, вовка та рись євразійську.

2.1. Правова База та Статус Охорони

Бернська Конвенція розподіляє види дикої фауни між двома основними додатками: Додаток II (види під суворою охороною, заборона умисного вбивства, відлову, порушення місць розмноження) та Додаток III (види під охороною, дозволено регульоване використання).

Таблиця 1. Регуляторний статус ключових великих хижих Європи за основними міжнародними конвенціями чи актами права ЄС

Table 1. Regulatory status of key large European carnivorans under major international conventions or EU law acts

Вид (наукова назва)	Бернська конвенція (Annex)	Директива ЄС про середовища існування (Annex)	CITES (Регулювання торгівлі)
Вовк (*Canis lupus*)	Annex III	Annex IV (Суворий захист) [European... 2024a]	Додатки I, II, залежно від підвиду [Czech... 2017]
Ведмідь бурий (*Ursus arctos*)	Annex II & Annex III	Annex IV (Суворий захист) [ibid.]	Додатки I, II, залежно від підвиду [ibid.]
Рись євразійська (*Lynx lynx*)	Annex II	Annex IV (Суворий захист) [ibid.]	Додаток II

Ведмідь бурий, рись та вовк, залежно від популяції, фігурують у Додатку II або Додатку III (табл. 1). Наприклад, більшість європейських популяцій підлягає суворій охороні, що відображено у Директиві ЄС про середовища існування (Habitats Directive), де ці види включені до Додатка IV, що вимагає найсуворішого захисту [European... 2024a].

2.2. Спеціальні інструменти та рішення Конвенції

Постійний Комітет Бернської Конвенції затверджує стратегічні документи та рекомендації, що деталізують зобов'язання Сторін:

2.2.1. Європейські плани дій та популяційний підхід

У 1999 р. у співпраці з Ініціативою з великих хижих (ВХ) для Європи (LCIE) було прийнято п’ять Європейських Планів Дій для ВХ [LCIE 2022; Council... 2025]. Ключовим стратегічним досягненням стало прийняття у 2008 р. *популяційного підходу* до управління ВХ, який вимагає розглядати популяцію як єдине ціле в межах її ареалу, незалежно від державних кордонів [Council... 2025].

2.2.2. Рекомендації Постійного комітету щодо ВХ

Постійний комітет Бернської комісії приділяє значну увагу збереженню ВХ, про що свідчить той факт, що за період 1988–2021 років прийнято 21 рекомендацію щодо різних аспектів збереження цієї групи тварин, а саме:

- № 10 (1988) щодо охорони ведмедя бурого (*Ursus arctos*);
- № 17 (1989) щодо охорони вовка (*Canis lupus*);
- № 19 (1991) про охорону рисі іберійської (*Lynx pardinus*) на Піренейському півострові;
- № 20 (1991) про охорону рисі європейської (*Lynx lynx*);
- № 37 (1992) про збереження ведмедя кантабрійського;
- № 43 (1995) про збереження видів ссавців, що перебувають під загрозою зникнення, в Європі;
- № 74 (1999) про збереження великих хижих;
- № 82 (2000) про невідкладні заходи щодо впровадження планів дій для великих хижих у Європі;
- № 89 (2001) про збереження європейської рисі в Альпах;
- № 94 (2002) про невідкладні заходи зі збереження рисі іберійської (*Lynx pardinus*);
- № 100 (2003) про збереження великих хижих у Карпатах;
- № 101 (2003) про впровадження Пан-альпійської стратегії збереження рисі (PACS);
- № 115 (2005) про збереження та управління транскордонними популяціями великих хижих;
- № 137 (2008) про управління популяціями великих хижих на популяційному рівні;
- № 148 (2010) про збереження великих хижих на Кавказі;
- № 162 (2012) про збереження популяцій великих хижих у Європі, які потребують спеціальних природоохоронних заходів;
- № 163 (2012) про управління популяціями великих хижих, що розширюються, в Європі;

• № 173 (2014) про гібридизацію між дикими сірими вовками (*Canis lupus*) та свійськими псами (*Canis lupus familiaris*);

• № 198 (2018) про використання штучного годування як інструменту управління популяціями великих хижих та їхньої здобичі, з особливим акцентом на ведмедя бурого;

• № 204 (2019) про збереження рисі євразійської (*Lynx lynx*) у континентальній Європі;

• № 211 (2021) про заходи зі збереження в національних парках Північної Македонії, зокрема щодо національних парків Маврово та Галичиця й Охридського озера.

Ці рекомендації підкреслюють необхідність інтеграції екологічних стратегій та соціально-економічного управління, включаючи створення адекватних компенсаційних схем для місцевих громад, у плани охорони чи менеджменту ВХ [European ... 2022].

Слід зазначити, що у 2024 р. Постійний комітет Бернської конвенції за пропозицією ЄС ухвалив рішення про перенесення вовка з Додатка II до Додатку III [Bern... 2024].

3. Регіональне управління: Карпатська Конвенція і транскордонне співробітництво

Карпатська Конвенція (КК) є ключовим регіональним інструментом для України та інших шести країн Карпатського регіону [UNEP 2023]. Вона функціонує за принципом рамкової конвенції, що деталізується через спеціалізовані Протоколи, зокрема Протокол про біорізноманіття [Carpathian ... 2025b]. Карпати визнані одним з ключових територій біорізноманіття (biodiversity hotspot), де знаходяться найбільші в Європі популяції бурого ведмедя, вовка та рисі [UNEP 2023]. Збереження цих видів є питанням забезпечення територіальної екологічної зв'язаності. На шостій Конференції Сторін (COP6) було прийнято Міжнародний План дій щодо великих хижих та екологічної зв’язаності [Carpathian... 2025a].

Ключові результати цього Плану Дій включають:

1) покращення моніторингу даних через використання узгоджених та гармонізованих протоколів [Carpathian... 2025a];
2) обмін інформацією щодо управління та зменшення конфліктів між людиною та великими хижими [ibid.];
3) кліматична стійкість, що стосується зменшення впливу зміни клімату на ВХ та їхні середовища існування [ibid.].

Однією з найбільших перешкод у транскордонному управлінні була відсутність порівнянних даних. У відповідь на це, Секретаріат КК у співпраці з Міжнародною радою з полювання та охорони дикої природи (CIC) ініціював процес стандартизації процедур моніторингу ВХ у 2018 р., що призвело до створення спільної публікації для розробки єдиних транскордонних схем [CIC... 2021].

4. Україна у міжнародних процесах збереження великих хижих

Україна як Договірна Сторона Бернської та Карпатської конвенцій активно бере участь у міжнародних ініціативах (табл. 2).

4.1. Імплементація Бернської конвенції на національному рівні

У липні 2021 р. в Україні ухвалено Закон «Про внесення змін до деяких законодавчих актів України щодо імплементації положень деяких міжнародних угод та директив ЄС у сфері охорони тваринного та рослинного світу» [Verkhovna... 2021]. Закон спрямований на:

1) узгодження зі Списком II Бернської конвенції: Посилення охорони видів, включених до Червоної книги України, та видів, що фігурують у Списку II Бернської конвенції (суворо охоронювані види); 2) захист ареалів: заборону всіх видів рубок лісу за периметром охоронних ділянок у лісах навколо місць проживання та розмноження рідкісних видів у радіусі 500 м. Це створює правовий механізм захисту критичних ділянок середовищ існування ВХ, що відповідає вимогам Бернської конвенції.

Таблиця 2. Основні транскордонні ініціативи за участі України (Карпатський регіон)
Table 2. Main transboundary initiatives with Ukraine's participation (Carpathian region)

Ініціатива / Проєкт	Конвенційна основа	Основна мета	Участь України (регіони та роль)
OBWIC («Відкриті кордони для дикої фауни»)	Карпатська Конвенція (КК)	Визначення та забезпечення функціональності екокоридорів. Закупівля електропастухів	Закарпатська, Івано-Франківська, Чернівецька області. Польовий моніторинг
ConnectGREEN	КК (Протокол про біорізноманіття)	Забезпечення екологічної зв'язаності в Карпатсько-Динарському регіоні [Carpathian... 2025a]	Участь у транскордонних дослідженнях та плануванні [Carpathian... 2025a]
Гармонізація моніторингу	КК / CIC	Розробка узгоджених протоколів для оцінки стану популяцій ВХ [CIC ...2021]	Впровадження єдиних стандартів моніторингу ВХ [CIC... 2021]

4.2. Участь у транскордонних проєктах у Карпатах

Практична реалізація зобов'язань здійснюється через активну участь у транскордонних проєктах під егідою Карпатської конвенції.

4.2.1. Проєкт «Відкриті кордони для дикої фауни у Карпатах» (OBWIC)

Цей проєкт, реалізований за участі WWF-Україна та партнерів з Румунії, Словаччини й Угорщини, зосереджений на впровадженні принципів екологічної зв'язаності [WWF 2024]. Основні заходи включають:

- Визначення екокоридорів: розробка спільної методики для ідентифікації міграційних шляхів та критичних територій для вільного пересування популяцій ведмедя (який може мігрувати до 5 тис. км), рисі та вовка.
- Відновлення та безпека: відновлення ділянок екокоридорів та підвищення безпеки співіснування. Для цього передбачена закупівля та встановлення електропастухів (спеціальних електроогорож) для захисту пасік та домашньої худоби.

Впровадження превентивних заходів, таких як електропастухи, є прямою відповіддю на міжнародні рекомендації Бернської конвенції, які вимагають просування методів пом'якшення шкоди, що завдається хижими.

4.3. ВХ та моніторинг біорізноманіття

Німецьким товариством міжнародного співробітництва (GIZ) у рамках Міжнародної кліматичної ініціативи (IKI) реалізується проєкт «Підтримка України на шляху до амбітної та інтегрованої кліматичної політики (GreenUkraine)». Складовою проєкту є сприяння розвитку моніторингу біорізноманіття в Україні, з відповідними заходами щодо ВХ [IKI… 2025].

5. Висновки та рекомендації

Міжнародні ініціативи щодо збереження ВХ вимагають комплексного підходу, що поєднує сувору правову охорону з управлінням конфліктами та соціально-економічною підтримкою [European... 2022]. Ключовим викликом, визнаним Європейським Парламентом та Бернською конвенцією, є забезпечення співіснування без фінансових втрат для фермерів. Це вимагає ідентифікації довгострокових фінансових можливостей для профілактичних заходів (наприклад, електроогорожі) та створення комплексних компенсаційних схем, які покривають прямі та непрямі збитки, пов'язані з хижацтвом [European... 2022]. Довгострокова стійкість природоохоронних заходів в Україні не може залежати лише від тимчасових грантових проєктів, а має бути інтегрована у національні бюджетні програми.

На основі аналізу міжнародних договорів та їхніх рішень, а також поточного рівня участі України, можна сформулювати такі рекомендації:

1. Поглиблення імплементації правових стандартів ЄС: Продовжити процес гармонізації законодавства з вимогами Директиви про середовища існування (*Habitats Directive*), особливо щодо чіткого визначення умов, за яких можуть застосовуватися відступи (*derogations*) від суворої охорони (Стаття 16) [European... 2024a].

2. Інституціоналізація транскордонних механізмів: Забезпечити перехід від проєктного фінансування транскордонної співпраці (OBWIC, ConnectGREEN) до сталого інституційно підтримуваного фінансування, включаючи постійну підтримку гармонізованих моніторингових систем для ВХ [CIC... 2021].

3. Створення національної системи управління конфліктами: Розробити та запровадити фінансово стійкі та прозорі національні компенсаційні схеми для відшкодування збитків від великих хижих, що відповідають вимогам Європейського Парламенту та рекомендацій Бернської конвенції [European... 2022]. Паралельно має бути забезпечена державна або міжнародна субсидія на впровадження превентивних заходів у регіонах, де ризик конфліктів є найвищим.

Декларації

Фінансування. Дослідження проведено в рамках особистої ініціативи автора поза бюджетними або грантовими проектами.

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

Bern Convention Secretariat. *Recommendations on large carnivores*. URL

Bern Convention Secretariat. 2024. *Report of the 44th Meeting of the Standing Committee (2–6 December 2024)* URL

Carpathian Convention COP6. [no date]. *International Action Plan on Large Carnivores and Ecological Connectivity*. Adopted at the Sixth Conference of the Parties (COP6). URL

Carpathian Convention Protocols. [no date]. *Convention Protocols Overview*. URL

CBD in a nutshell. 2016. *A Guidebook to the CBD Process*. URL

CIC & Carpathian Convention. 2021. *Large Carnivore Monitoring in the Carpathian Mountains. BOKU-Reports on Wildlife Research & Game Management*. Vienna, Austria. URL

Convention on the Conservation of Migratory Species of Wild Animals. URL

Council of Europe. 2025. *Bern Convention: On Large Carnivores*. URL

Czech Environmental Inspectorate. 2017. *CITES Appendices*. URL

European Commission. 2024a. *Habitats Directive: Large carnivores*. URL

European Parliament. 2022. *European Parliament resolution of 24 November 2022 on the protection of livestock farming and large carnivores in Europe (2022/2952(RSP))*. URL

IKI Ukraine. [no date]. *IKI Interface: Supporting Ukraine Towards Ambitious and Integrated Climate Policy (GreenUkraine)*. URL

LCIE. 2022. *Publications and Resources Overview*. https://www.lcie.org/Publications

Linnell, J. D. C., L. Boitani. 2025. *Best practices for management of protected and strictly protected populations of large carnivores in Europe Version 1*. Report to the Bern Convention secretariat. Norwegian Institute for Nature Research, Lillehammer, 1–80. URL

Rules of Procedure of the Conference of the Parties. 2022. CITES. URL

UNEP. 2023. *Carpathian Convention Marks its 20th Anniversary With New Biodiversity and Climate Commitments*. URL

US Fish & Wildlife Service. [no date]. *Species Profile: CITES Status*. URL

US FWS. 2023. *Species profile: Canis lupus*. Available at: https://ecos.fws.gov/ecp/species/4488.

Verkhovna... 2021. Law on the Implementation of Provisions of Certain International Agreements and EU Directives...). Published 15 July 2021. URL [Ukrainian]

WWF Ukraine... 2024. Carpathians: WWF Ukraine launched the project ‘Open Borders for Wildlife’. Available at: URL [Ukrainian]

Theriologia Ukrainica, **30**: 173–200 (2025)
p-ISSN 2616-7379 • e-ISSN 2617-1120
DOI: 10.53452/TU3018

VERNACULAR NAMES OF MAMMALS OF THE FAUNA OF UKRAINE IN A SYSTEM OF COMPETING LISTS, WITH ATTENTION TO GAME FAUNA

Igor Zagorodniuk

Key words

zoonomics, vernacular names, game fauna, mammals, Ukraine

doi

http://doi.org/10.53452/TU3018

Article info

submitted 09.09.2025
revised 18.12.2025
published 30.12.2025

Language

English, Ukrainian 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 article examines the specifics of the development of zoonomics in relation to game mammals known in the fauna of Ukraine, as well as the complexity of implementing specific Ukrainian words and the current principles of taxonym unification. The reason for preparing this work was the administrative influence on the application of certain naming systems with the imposition of outdated schemes that are not widely used, but are a tool of administrative pressure on the use of other naming systems, in particular those adopted by the Ukrainian Theriological Society of NAS of Ukraine. The ways of forming the system of Ukrainian zoonyms in relation to taxa of genus and species ranks are briefly described, with comments on the names of families and orders. The main features and differences of the latest fauna reviews from 2005 to 2020 are presented, with references to the main scientific works in which such naming systems are justified. A detailed analysis of the list of mammal species known in the fauna of Ukraine, which is recommended by the Presidium of the NAS of Ukraine as the only valid list for use in the practice of maintaining hunting documents and designating any species in any official documents (list on the website izan.kiev.ua), is provided. The many systematic errors in the representation of the modern taxonomy of mammals in this scheme, defined as the only correct one, as well as gross errors in the citation of scientific names, are shown. The errors reach up to 19% of the taxonomic list at the genus and species levels. Numerous errors, inconveniences and inconsistencies in the use of Ukrainian names of taxa, including genus and species ranks, are analysed in detail. It is shown that a significant proportion of the names copy Russian names, which are given there in a separate mandatory column. The shortcomings of the old schemes are examined in detail, continuing the discussion on the system of Ukrainian names for game species adopted in documents related to the management of hunting grounds, including the Law of Ukraine 'On game management and hunting'. A list of game mammal species is provided, including current scientific names, names adopted in textbooks recommended by the Ministry of Education and Science for the training of game experts, names recommended by the Ukrainian Theriological Society, and names used in documents related to game management.

Cite as

Zagorodniuk, I. 2025. Vernacular names of mammals of the fauna of Ukraine in a system of competing lists, with attention to game fauna. *Theriologia Ukrainica*, **30**: 173–196. [In Ukrainian, with English summary]

Вернакулярні назви звірів зі складу фауни України у системі конкуруючих списків, з увагою до мисливської фауни

Ігор Загороднюк

Резюме. Розглянуто особливості розвитку зооніміки стосовно мисливських звірів, відомих у складі теріофауни України, та складності впровадження питомо українських слів і актуальних засад уніфікації таксонімів. Приводом для підготовки праці стали адміністративні впливи на застосування тих чи інших систем назв з нав'язуванням застарілих схем, які не користуються увагою, проте є інструментом адміністративних тисків на вжиток інших систем назв, зокрема прийнятих Українським теріологічним товариством НАН України. Стисло охарактеризовано шляхи формування системи українських зооназв стосовно таксонів родового й видового рангів, з невеликими коментарями й щодо назв родин і рядів. Наведено основні особливості й відмінності останніх оглядів фауни 2005–2020 років, з зазначенням основних наукових праць, в яких обґрунтовуються такі системи назв. Проведено детальний аналіз списку видів ссавців, відомих у фауні України, який рекомендується Президією НАНУ як єдиний валідний для використання у практиці документування у мисливствознавстві та позначення будь-яких видів у будь-яких офіційних документах (список вебсайту izan.kiev.ua). Показано численні системні помилки у відображенні сучасної таксономії ссавців у схемі, що визначена як єдино правильна, а також грубі помилки у наведенні наукових назв. Загальна частка помилок сягає 19 % таксономічного складу списку на рівні родів і видів. Детально проаналізовано численні помилки, незручності й недолугості у використанні українських назв таксонів, зокрема й родового та видового рангів. Показано, що значна частка назв копіює російські назви, які наведено там само окремим обов'язковим стовпчиком. Детально розглянуто недоліки старих схем, чим продовжено дискусії щодо системи українських назв мисливських видів тварин, прийнятої в документах, пов'язаних з управлінням мисливськими господарствами, зокрема й у Законі України «Про мисливське господарство і полювання». Наведено список видів мисливських звірів, що включає актуальні наукові назви, назви, прийняті у рекомендованих МОН підручниках для підготовки мисливствознавців, назви, рекомендовані Українським теріологічним товариством, і назви, вжиті у документах, пов'язаних з управлінням мисливським господарством.

Ключові слова: зооніміка, вернакулярні назви, мисливська фауна, ссавці, Україна.

Передмова

Пам'яті колег, спільно з якими творилися зоонімічні історії, але яких вже немає з нами, — Юрія Некрутенка, Олександра Кондратенка, Івана Делегана, Анатолія Щербухи, Євгена Писанця.

Ознакою розвитку спеціального знання є формування специфічного понятійного апарату, включно з назвами таксонів. Наукова термінологія й номенклатура розвиваються неперервно, і в цьому розвитку завжди має місце діалектичне поєднання двох процесів — формування нових позначень для об'єктів, процесів або явищ, які стають самостійними об'єктами уваги, їх відокремлення від інших подібних, у тому числі й шляхом формування власних неасоціативних назв, та збереження традицій, які є основою тяглості наукової мови і, отже, стабільності системи позначень об'єктів спеціальної уваги. Особливо яскраво це проявляється у стосунку до біотичного різноманіття і надто таксонімів групи «вид» [Zagorodniuk 2020c].

Серед них одними з дискусійних є вернакулярні назви тварин, система яких не так жорстко регульована, як система власне наукових назв, правила добору яких чітко регульовані Міжнародним кодексом зоологічної номенклатури [ICZN... 2003]. Для подолання численних неоднозначностей подібні до МКЗН традиції закладено і в українській номенклатурі [Markevych & Tatarko 1983; Zagorodniuk & Kharchuk 2017; Zagorodniuk 2023a][1], завдяки чому система позначень таксонів (тобто таксонімів) є стабілізованою, і її прийнято у виданнях Українського теріологічного товариства [Zagorodniuk & Emelyanov 2012].

[1] Всі подальші приклади стосуються ссавців, назвам яких і присвячено цю статтю.

На сьогодні для опису таксономічного різноманіття ссавців, представлених у фауні України та суміжних країн, створено доволі струнку систему уніфікованих українських назв, які стосуються всіх таксономічних рангів, включно з рядами і родинами для світової фауни [Zagorodniuk 2008; Kharchuk & Zagorodniuk 2019], родинами і родами для європейської фауни [Zagorodniuk & Kharchuk 2011], родами і видами для фауни України [Zagorodniuk 2007a; Zagorodniuk & Emelyanov 2012; Zagorodniuk & Kharchuk 2020b].

Розроблена в Українському теріологічному товаристві (далі УТТ), у т.ч. за участі автора, система таксонімів є стабілізованою [Zagorodniuk & Emelyanov 2012] і поширена на низку галузей, включно з енциклопедіями (Вікіпедія), навчальними посібниками [напр., Reshetylo 2013], довідковими виданнями. Проте час від часу виникають суперечки, пов'язані зі спробами повернення у вжиток старих радянських назв, по суті книжних, переважно калькованих з російської і часто уведених для заміщення питомо українських назв. Це особливо яскраво проявляється у стосунку до груп таксонів, які є загальновідомими і тому тут багато хто вважає себе експертами, і надто гарячими стають дискусії щодо номенклатури видів зі складу так званої «мисливської фауни» [Zagorodniuk & Dykyy 2012].

Останнє стало приводом для підготовки й цього тексту, провокацією чого стали запити до НАН України від Всеукраїнської асоціації мисливців та користувачів мисливських угідь (далі «Асоціація») і подальші листи-відповіді від низки установ, зокрема й Національного науково-природничого музею НАН України (далі ННПМ), при якому діє й Українське теріологічне товариство. Історія розвинулася у червні 2025 р., коли чиновники з Президії НАН України без жодних пояснень відкинули доробки УТТ і надали перевагу застарілим спискам, жодним чином не обґрунтованим і не опублікованим. Власне, аналіз цієї ситуації і таких списків став однією з задач цього огляду, оскільки такі рішення мають виразний парасольковий ефект і реанімують давні хиби в розвитку української зооніміки, включно з засиллям російських наративів при наявності протилежних позицій наукового товариства.

Все це викликало невиправдані емоції щодо нерівності академічних інституцій та практики нав'язування схем таксономії та зооніміки на основі називничих практик інших країн, з відкиданням питомо українських назв і по суті загалом українських доробків. Через це автору довелося приділити увагу тим невиваженим спискам, які нав'язуються суспільству від імені академії всупереч фаховим публікаціям і практиці вжитку назв у доробках УТТ за останні 30 років. Ці роки позначені активною роботою товариства над створенням україномовного простору, у тому числі у трьох базових формах його діяльності — розвитку вебсайту (включно з форумом і сторінками у соцмережах), проведенні щорічних зібрань і підготовці періодичних видань. Ці три активності є не лише україномовними, але й майданчиками для проведення дискусій щодо україномовної номенклатури та засад опису біології ссавців, складу локальних фаун та моніторингу найбільш значимих груп. Тобто назви тварин і суміжні терміни існують не тільки у списках, а живуть і розвиваються.

1. Загальна частина

1.1. Вступні зауваги

Наукова термінологія є основою наукового мовлення і покликана забезпечити сталість розвитку знань. Система вернакулярних назв таксонів особливо важлива у прикладних галузях, зокрема й пов'язаних з вивченням теріофауни, включно з описами, моніторингом і охороною видів та угруповань, медико-біологічними дослідженнями, тваринництвом, мисливствознавством, діяльністю зоопарків та зоозахисних організацій. Важливо це й для імплементації на національному рівні всіх міжнародних угод, що містять списки видів, серед яких — Бернська, Боннська та Вашингтонська конвенції, ратифіковані Україною.

Одними з постійних користувачів таксономічних назв є мисливствознавці, користувачі мисливських угідь й мисливці, «армія» яких в Україні становить не менше 800 тис. фізичних та юридичних осіб, тобто в сотні разів більша за «армію» дослідників. І не дивно, що питання термінології першими підняли ці колеги: в мисливському господарстві з радянських часів

сформувалася невиправдана система калькування назв тварин для різних документів і статистичної звітності (зокрема й «2тп-мисливство») з інших мов. Це детально описано й проаналізовано у статті «Мисливська теріофауна України: видовий склад і вернакулярні назви» [Zagorodniuk & Dykyy 2012] та адаптовано у офіційний список теріофауни України, прийнятий УТТ і опублікований у фаховому виданні [Zagorodniuk & Emelyanov 2012].

Проте згаданий перелік видів так і не був належним чином адаптований в офіційні документи управлінців і, понад те, не є єдиним, на який можна посилатися. Тому Одним із очікуваних результатів змін став запит від Асоціації мисливців «Щодо сучасних офіційно затверджених українських назв тварин», скерований 06.05.2025 до НАН України. Звідти ННПМ (а через нього й УТТ) отримало доручення на підготовку фахової відповіді. Подібні доручення були розіслані ще до кількох установ, включно з Державним природознавчим музеєм та Інститутом зоології НАНУ. Звернення до музеїв було важливим і доречним, оскільки цей тип установ займається не тільки експозиціями й каталогами, але також і поширенням знань та консультативною допомогою для найрізноманітніших проєктів, як медійних, так і природоохоронних, і все це має бути орієнтовано особливо на місцеву біоту та осучаснено відповідно до нових таксономічних схем і включати незмінно українські назви таксонів.

Нарешті, через три місяці (11.09.2025) історія отримала розвиток: на адресу УТТ прийшов лист від Асоціації — з відповіддю НАНУ (по суті Відділення загальної біології, ВЗБ) щодо наукових і вернакулярних назв мисливських тварин. Дуже неприємно, але відповідь від музею і товариства, яку готував автор, академією повністю проігнорована. Понад те, усіляко оспівано роль Інституту зоології НАНУ в розробці наукової й української термінології й номенклатури стосовно ссавців. Мене це вразило, тому й сів писати цей текст. Фактично було показано, що думка інших установ — ніщо. Знаю, що, окрім нас, відповіді надавали Державний природознавчий музей і, ймовірно, Інститут екології Карпат. І знаю, що їхня позиція точно була близька до нашої, оскільки й розробки спільні, а щодо птахів — так вони є лідерами.

Але тут спрацювала невідома автору схема — значимість (офіційні відповіді) всіх інших установ, до яких було адресовано запит ВЗБ, було обнулено, і лише одна установа — ІЗАН — визнана компетентною. Чи зроблено це свідомо, чи просто взято за основу довідку з одної установи, яку нашвидкуруч перероблено на узагальнену довідку від НАНУ — не ясно, але, найімовірніше, правдою є перша версія. Та й відповідь НАНУ на тому й побудована — замість обговорення списків чи їхніх розходжень читаємо дифірамби Інституту зоології НАНУ (далі — ІЗАН) як провідній установі в галузі наукової термінології й номенклатури. Оскільки цим листом фактично перекреслено всі доробки товариства (і мої власні) за останні 25 років, було започатковано цю статтю з розбором ситуації і аналізом списку теріофауни ІЗАН, а також спробами усвідомити нерівнозначне ставлення керівництва НАНУ до різних установ. Ясно, що варто було би оцінити і списки птахів у складі «мисливської» фауни, але цим мають зайнятися відповідні фахівці-орнітологи, яких достатньо.

Оскільки відповіді на нашу довідку, сформовану на запит ВЗБ, не було отримано, а відповідь на запит мисливствознавців готувалася довгих три місяці, можна припустити, що відповідь довго узгоджувалася і не є формальною, а виражає позицію НАНУ щодо формальності запитів, неважливості фахових публікацій, неприйняття доробків наукових товариств, і по суті появу наукової кастовості, яка виражається в явно неоднаковому ставленні до доробків різних установ. Фактично одним листом чиновників перекреслено багаторічну роботу наукового товариства, що має отримати відповідні коментарі.

У цій першій частині розглянемо почергово:

1) документи, які спонукали автора до написання цього тексту, у т.ч. запит Асоціації, що став основою нової історії, відповідь УТТ (= ННПМ) до НАНУ та відповідь останньої на згаданий запит; 2) стислу історію і статуси номенклатурних комісій, включно з давніми і сучасними, створеними в кількох різних установах; 3) таксономію і наукові назви; 4) статуси українських назв тварин як реєстрових (титульних) в офіційних переліках фауни, а також вживання терміну «вернакулярна назва».

1.2. Листування чиновників і науковців

Очевидно, що історія з «мисливськими» видами — лише лакмус, привід проаналізувати тему альтернативних списків. Всього було шість документів, включно з запитом до НАНУ, дорученням НАНУ до своїх інституцій, відповідями чотирьох інституцій і відповіддю НАНУ на первинний запит. Тут стисло розглянуто три документи — запит, відповідь ННПМ (однієї з 4 інституцій, по суті УТТ) та відповідь на запит. Зміст листів наведено з купюрами.

Ці документи за інших обставин були б незначимою подією, але вони висвітлили системну кризу з хронічною неувагою академії до розвитку української зооніміки, вкрай необхідної для науково-прикладних проєктів, серед яких — червоні списки, переліки карантинних і чужорідних видів, додатки до міжнародних угод, задачі просвіти й поширення природничих знань. Всі такі задачі найповнішою мірою виконуються природничими музеями, зокрема й ННПМ, проте саме роль таких музеїв (і підготовлені ними документи) була знівельована в позиції Президії НАНУ у відповіді на запит громадської спілки.

1. Запит Асоціації мисливців за підписом її президента — важливий документ, враховуючи проблеми у частині звільнення від старих помилок і застарілих назв мисливських звірів, так і потреби стабілізації осучаснених списків, включно з подоланням суперечливих ситуацій, викладених раніше [Zagorodniuk & Dykyy 2012].

> *Запит Асоціації до НАНУ (06.05.2025). [...] «Всеукраїнська асоціація мисливців та користувачів мисливських угідь», керуючись своїм Статутом, бере участь у підготовці змін до Закону України «Про мисливське господарство та полювання» [...]. Однією із змін, яких потребує зазначений Закон, є впорядкування назв мисливських звірів та птахів. Аналіз цього питання показав, що існують декілька списків українських назв тварин, у т.ч. [...] затверджені Комісією із зоологічної термінології Інституту зоології НАН України (URL), а також списки видів, представлені на вебсайті ННПМ НАН України в розділі «Матеріали Комісії ННПМ з природничої термінології та номенклатури» (URL). [...]Просимо дати роз'яснення [...]: 1) чи існує офіційний Порядок затвердження українських назв звірів та птахів; 2) чи існують офіційно затверджені [...] українські назви тварин; 3) які сучасні назви звірів та птахів ми можемо правомірно пропонувати для внесення змін до Закону [...]?*

2. Відповідь ННПМ (спільно з УТТ) за підписом директора ННПМ (він ще голова УТТ) містить посилання на актуальні огляди, фахові публікації та вебресурси, а також з акцентуванням на тому, що УТТ і є товариством фахівців з вивчення ссавців, в якому українські назви використовують повсякденно у публікаціях та документах упродовж останніх 30 років, у т.ч. у фахових виданнях, серед яких і журнал *Theriologia Ukrainica* (видано 30 томів). Дуже подібну, близьку за змістом відповідь, як згодом стало відомо, надіслано до Президії НАНУ й від Державного природознавчого музею НАН України.

> *Відповідь ННПМ (17.06.2025) [...] У ННПМ НАН України діє Комісія ННПМ з природничої термінології та номенклатури [...], якій доручено регулювати вжиток українських назв тварин, що пов'язано з поновленнями експозицій, підготовками каталогів, наявністю кількох фахових видань з україномовним контентом та регулярними зверненнями різних установ (видавці, просвітяни, масмедіа, краєзнавчі музеї тощо) щодо використання тих чи інших назв тварин. Матеріали Комісії і положення про Комісію викладені на офіційному сайті ННПМ (URL). Основною засадою є не стільки розробка списків назв, скільки відбір і рекомендація до вжитку тих чи інших вже існуючих списків, з абсолютним пріоритетом до списків, що є анотованими (не тільки переліками назв) і видані з відповідними обґрунтуваннями у фахових виданнях НАН України. Відповідно до Положення про цю комісію, викладеного тут URL, такими списками щодо груп тварин, які входять до переліку мисливських видів (ссавці і птахи), рекомендованими є переліки ссавців, видані належним чином і прийняті відповідними науковими товариствами, у Віснику ННПМ (список ссавців URL) і окремому виданні ДПМ НАН України (список птахів URL). Ці списки є загальноприйнятими у відповідних фахових виданнях НАН України, зокрема теріологічному журналі Theriologia Ukrainica (http://doi.org/10.53452/TU) та орнітологічному журналі Branta (https://doi.org/10.15407/branta). [...] «Мисливська» частина списку була кількаразово обговорена на конференціях Українського теріологічного товариства НАН України і опублікована 2012 року у фаховому виданні членами Ради товариства (URL) [...]. Загальний список викладено на вебсайті Українського теріологічного товариства НАН України [...] (URL). На тій самій вебсторінці викладено й інформацію про статус списку [...].*

Тепер стисло щодо поставлених питань: 1) [...] порядок затвердження українських назв звірів та птахів визначається практикою діяльності і рішеннями відповідних наукових товариств, що підкріплено рішеннями рад цих товариств, редколегій відповідних фахових видань і рішеннями Вчених рад установ, при яких діють товариства і видаються відповідні фахові видання. Наведені два списки (ссавців і птахів) цілком відповідають цим критеріям; 2) [...] українські назви тварин, рекомендовані до вжитку в україномовних наукових публікаціях, довідковій літературі, різного роду документах, що практикують використання українських назв (як от списки чужорідних видів, видів під охороною, списків видів для зоопарків, мисливствознавців, рибінспекцій, станцій захисту рослин тощо) «офіційно затверджені» відповідно до п. 1; 3) [...] рекомендуємо вживати назви, прийняті у фаховій україномовній науковій літературі, джерела яких наведено вище. [...].

3. Відповідь НАНУ (за підписом її віце-президента) за підсумками опрацювання позицій чотирьох академічних установ; це документ, який ігнорує відповідь ННПМ і по суті є рекламою діяльності колишньої номенклатурної комісії при ІЗАН. В документі невиправдано розлого пояснюються засади називництва і засади роботи комісії ІЗАН, проте немає жодного остаточного рішення щодо поставлених питань.

Відповідь НАНУ (11.09.2025). [...] Національна академія наук України розглянула ваш лист від 06.05.2025 [...] та повідомляє таке. [...] В усьому світі чинними є саме наукові латинські назви, і саме їх необхідно включати до будь-яких офіційних документів. Національні «вернакулярні» назви можуть мати численні синоніми [...]. Це зумовило певну нестабільність у наявних практичних рекомендаціях [...]. Списки [...], затверджені Комісією із зоологічної термінології Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України, [...] були затверджені як усталені, проте пізніше окремі дослідники опублікували низку альтернативних назв, що є цілком природним розвитком процесу. [...] Існування деяких неоднозначностей в українських назвах вимагає вирішення на рівні Національної академії наук України. [...] У відповідь на запитання повідомляємо також таке: 1. Порядок затвердження українських назв тварин (і зокрема, звірів і птахів) існує, і він включений до Положення про Комісію із зоологічної термінології при Інституті зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України [...]. 2. Наразі значна кількість оновлених, консенсусних переліків назв тварин перебуває на розгляді Комісії при ІЗ для наступного погодження Відділенням загальної біології НАН України та Комітетом наукової термінології при Президії НАН України. 3. До остаточного затвердження списків назв рекомендовано використовувати списки [...], розміщені на сайті Інституту зоології (URL) як такі, що мають пріоритет за часом публікації, але з обов'язковим зазначенням наукових латинських назв [...].

Докладніше рішення Президії НАНУ щодо таксонімів і комісій розглянуто в п. 4.1.

1.3. Статуси термінологічних комісій

Академічних комісій з питань зоологічної номенклатури при установах НАНУ на сьогодні існує принаймні три, про що було зазначено в листі ННПМ до НАНУ, проте проігноровано. Окрім ІЗАН, про що повідомляється у довідці НАНУ, існують також відповідні комісії при обох академічних природничих музеях — ДПМ і ННПМ. Ці комісії, як зазначено в положеннях про них, є відкритими для участі в їхній роботі для співробітників різних установ. Засади роботи музейних комісій викладено на вебсайтах цих установ. Прикладом є сторінка «Комісії ННПМ з природничої термінології та номенклатури» (що зазначено в листі ННПМ):

https://museumkiev.org/public/checklists/komisia-ABC.html

Для довідки: в ННПМ Положення про Комісію прийнято Вченою радою ННПМ у першому читанні 15.02.2021, поновлено і затверджено 03.05.2023. Прообразом цієї комісії стала відповідна робоча група ABC, що діяла у 2000–2011 рр. при УТТ (товариство існує при ННПМ) з задачами узгодження різних варіантів родових і видових назв ссавців і формування стабільних списків теріофауни з увагою до трьох рівнів узагальнень: видових і родових назв в обсязі фауни України, назв родів і родин в обсязі фауни Європи і родин та рядів в обсязі світової фауни. Підстави створення комісії при центральному природничому музеї очевидні, їх викладено в Положенні про Комісію, у тому числі у зв'язку з експозиційною і просвітницькою діяльністю ННПМ. Цю особливість не повинні перекривати задачі інших установ та організацій, включно з науково-дослідними інститутами, міністерствами та відомствами, громадськими об'єднаннями. І в цьому не повинні домінувати фольклористи чи філологи, оскільки далеко не всі вернакулярні назви є однозначними відповідниками наукових назв. Аналогічну термінологічну комісію при ДПМ створено 20.04.2023.

Про існування комісій при ДПМ та ННПМ і рекомендовані ними списки фауни йдеться у листах-відповідях на запит Президії НАНУ, проте цей факт був проігнорований, і в листі-відповіді НАНУ йдеться про лише комісію ІЗАН та її доробки.

Комісія при ІЗАН створена (поновлена) рішенням Вченої ради ІЗАН від 14.03.2023. Комісія мала передісторію, про що йдеться далі в довідці «Історія та зміст списків ІЗАН». Унікальність комісії в її значній теріологічній спрямованості: в її складі сім зоологів, з яких аж три (!) — теріологи, проте немає фахівців з багатьох інших груп, що зовсім не відображає ні структуру установи, ні структуру фауни, а тому засвідчує якісь неоголошені задачі комісії. Доробки цієї комісії стосовно теріофауни України, які Президія НАНУ вважає базовими, аналізуються далі, у вже згаданому п. «Історія та зміст списків ІЗАН».

Якщо вести мову про пріоритети, то найдавнішою є академічна комісія 1918–1920 років, доробки якої тривалий час залишалися основними для підготовки наукових текстів українською. Зразок рішень такої комісії стосовно назв ссавців наведено на рис. 1. Надалі було опубліковано зоологічний словник 1927 р. [Charlemagne 1927] та багатомовний зоологічний словник 1983 р. [Markevych & Tatarko 1983], які врешті стали лише видавничими пам'ятками через тотальне переведення наукової продукції на російську [Zagorodniuk & Parkhomenko 2018]. Цей процес тривав до середини 1990-х років, після чого почалися доволі болісні процеси повернення української мови до наукового вжитку [Nekrutenko 2003].

Покажчик українських назв.

(Назви ухвалені Термінологічною Комісією Природничої Секції Українського Наукового Т-ва).

	Стор.
Бабак	24, 43
байбак	24, 43
білка	24, 42
бобер	5, 12, 23, 43
борсук	5, 20, 39
Ведміль	5, 19, 39
вепр	31, 50
вечерниця велика	15, 35
„ возірна	15, 36
„ мала або Лейспер.	15, 36
вивірка	24, 42
вивіркуваті	23, 24
видниха	20, 40
видра	20, 40
вихухіль	12, 18, 38
вовк	5, 22, 41
вовчкуваті	23, 25
вовчок великий	25, 44
„ лісовий	25, 44
„ садовий	25, 44
водяний щур	26, 36
вухан	14, 48, 55
Горностай	21, 40, 56
гризуни	8, 10
Дик	31, 50
довгокрилець	14, 37
дика коза	51
Житник	25, 47
Зайцюваті	10, 22, 31
заєць біляник	31, 49
„ сірий	31, 49
земляний заєць великий	30, 49
„ „ малий	30, 49
зінське щеня	30, 48
Їжак звичайний	9, 10, 17, 36
„ південний	36, 37
Кажан гірський або пізній	14, 36
кажани	9
кажануваті	14
кертиця звичайна	11, 18, 38
„ південна	38
китовці	6
кіт дикий	5, 22, 41
кішка дика	22, 41
козуля скальниця	51
комахоїди	8
котуваті	20
копитні	11
кріт звичайний	11, 18, 38, 55
„ південний	38
куна лісова	5, 20, 39
„ хатня	21, 39
куниця лісова	20, 39
„ хатня	21, 39
кунуваті	19
Ласиця	22, 40
ласичка	22, 40, 56
летючі миші	9, 10, 11
лилик двобарвий	14, 36
лис	22, 41
лисиця	22, 41
лісункулька	25, 44, 55
лось	5, 32, 50
лускгорішок	25, 44
Миша польова	28, 47
„ жовтогорла	46
„ лісова	29, 46
„ маленька	29, 47, 55
„ садова	29, 46
„ степова	29, 46
„ хатня	8, 29, 46
мишівка	28, 49
мишуваті	8, 23, 25
мідицюваті	12
мідиця білозуба	19, 23, 37
„ звичайна	20, 38
„ мала	19, 38
„ малюсенька	37

80 М. ШАРЛЕМАНЬ.

	Стор.
Нетопирь малий	16, 35
„ пухнатий	16, 35
„ середземноморський	15, 35
нічвид вусатий	17, 35
„ довговухий або Бехштейнів	16, 34
„ коловодний або Добантонів	17, 35
„ оторочений	16, 34
нічвид рясокрилий	17, 35
„ сірий або звичайний	16, 34
„ ставковий	17, 35
норка	21, 39
норик земноводний	26, 36
нориця звичайна	27, 47
„ лісова або руда	27, 47
„ темна	27, 48
„ шуроголова	27, 48
Олень	31, 50
Паристокопиті	9, 11
пацюк	29, 45
перев'язка	20, 40
перегузня	5, 20, 40
підковик великий	13, 34
„ малий	14, 34
підковикуваті	13
повх звичайний	27, 47
„ лісовий або рудий	27, 47
„ темний	27, 48
„ шуроголовий	27, 48
Рись	22, 42
росомаха	5, 40
рясоніжка звичайна	18, 38
Сарна звичайна	5, 31, 51
„ сибірська	32, 51
свиня дика	31, 50
свистун	43
сліпець звичайний	30, 48
„ угорський	30, 48
сліпушок	26, 48
сліпцюваті	23, 30
собакуваті	20, 22
ссавці	9
стрибак трипалий	29, 49
стрибакуваті	23, 29
строкатка степова	26, 48
Тхір звичайний	21, 39
„ степовий	21, 40
Харсун	20, 38
хахуля	12, 18, 38
хижаки	10, 19
ховраш. західньо-европейський	24, 43
„ крапчастий	24, 43
„ сірий	24, 43
хом'як звичайний	26, 47
хом'ячок сірий	26, 47
хребетники	9
Широковух	14, 36
Щур звичайний	29, 45
„ індійський або рудий	45
„ єгипетський	45
„ чорний	29, 45

Рис. 1. Покажчик українських назв звірів, ухвалених Термінологічною комісією Природничої секції УНТ [за: Charlemagne 1920: 79–80], яка у подальшому стала Другим УАН, згодом ВУАН, а нині є Відділенням загальної біології НАНУ (ВЗБ). Наразі ніхто не буде говорити про потребу дотримання пріоритетів, оскільки таксономія й номенклатура розвиваються, і деякі назви не тільки відкинуті або трансформовані, але й є такими, що відносяться до інших таксонів і мають бути заміщені іншими назвами.

Fig. 1. Index of Ukrainian names of mammals, approved by the Terminological Commission of the Natural Sciences Section of the Ukrainian Scientific Society [after: Charlemagne 1920: 79–80], which later became the Second Department of the Ukrainian Academy of Sciences, later the All-Ukrainian Academy of Sciences, and now the Department of General Biology of the Presidium of the NAS of Ukraine (DGB). At present, nobody would speak about the need to adhere to priorities, since taxonomy and nomenclature are developing, and some names are not only rejected or transformed, but also recognised as belonging to other taxa or as those that replaced by other names.

Колеги, які виросли на підручниках і довідниках пізнього СРСР, не сприймали питомо українські назви, що й породило суперечки і появу альтернативних реєстрових списків фауни, надто в описах різноманіття хребетних. Про ссавців годі було й говорити, надто про мисливську фауну, де кожний вважав себе експертом, включно з чиновниками, які в усі документи епохи незалежності протягали кальки з російських ресурсів. І списки мисливських звірів стала найбільш яскравим зібранням росіянізмів, суржику й недолугостей, годі говорити про засади уніфікації назв, як видових і родових, так і вищих таксонів. Через що й мали «польовок» і «повчків», а також вид «бобер» з роду «бобри» і родини «бобри» (огляд проблем представлено автором у ревізії родових назв 2001 р. [Zagorodniuk 2001a]).

Повертаючись до комісій та їхніх задач, варто бачити відмінності їхніх задач. Зокрема, комісії обох музейних установ (ДПМ та ННПМ) створені у зв'язку з тим, що музеї виконують задачу експонування об'єктів природи, поширення знань, підготовки довідників і каталогів, а також періодичних фахових видань українською мовою. Те саме можна сказати і про наукові товариства, зокрема й УТТ, де вся діяльність (семінари, вебсайти, збірники праць) ведеться українською мовою. Тому й потреби в українській зооніміці для цього очевидні, і саме тому при УТТ й діяла номенклатурна комісія, робота якої завершилася оглядом «Контрольний список теріофауни України» [Zagorodniuk & Emelyanov 2012].

Створення комісій суто дослідницьких установ може бути спрямовано на їхню участь у різного роду «хлібних» проектах. Серед останніх — різноманітні «червоні» списки, зокрема й міжнародні угоди (і додатки до них) в українських версіях. Проте варто одразу відзначити і не забувати надалі, що фахових (зокрема й опублікованих належним чином) доробків щодо українських назв видів, які не входять до складу фауни України, в таких установах фактично немає, а всі (чи абсолютна більшість) видань стосовно дальніх фаун готувалися незмінно на «общепонятном», прикладів чому легіон. Годі сказати, що й зоологічний словник О. Маркевича й К. Татарка [Markevych & Tatarko 1983] є не українським по суті, оскільки українські назви в ньому наведені лише як відповідники до російських і в поясненнях до них. Натомість, у музейній роботі це одна з ключових задач.

1.4. Про статус українських назв і поняття пріоритетів

Докладно тему різних статусних назв (вернакулярних, реєстрових, актових, титульних) розглянуто у праці автора 2023 р. [Zagorodniuk 2023a]. Вернакулярних назв може бути безліч, проте в наукових доробках важливими є лише ті з них, які можуть бути рекомендовані як реєстрові, проте не є суто науковими (про що далі), але є відповідниками наукових. Як зазначено у згаданій праці автора, тільки «коли вернакулярна назва є титульною, вона є відповідником наукової назви» (с. 46). В усіх інших випадках це різні статуси.

Про титульні (реєстрові) назви. Тему докладно розглянуто у згаданій статті [Zagorodniuk 2023a]. За авторським визначенням, «титульна назва — одна з поширених назв таксона, яку наводять як основну у спеціальній (науковій або довідковій) літературі, звичайно, без розгляду синонімії або зазначаючи тільки найпоширеніші синоніми. Зведення різноманітних титульних (актуальних) назв у єдині списки становлять сутність словників і довідників, а також контрольних списків біоти.» (с. 46). У передмові до МКЗН щодо назв, які є відповідниками наукових, але не є по суті такими і є вернакулярними [Nekrutenko 2003], говориться як про елементи «актової мови» (див. цитату нижче), тобто їх можна назвати «актовими назвами». Це повний відповідник титульних, або реєстрових назв. Тобто реєстрові — це ті назви, які вживаються у змістах наукових видань (заголовках розділів) і в списках фауни.

Нерідко титульними стають не вернакулярні (народні) назви, а переклади, «книжні назви», прикладами яких у мисливській фауні України є «козуля» (*Capreolus*), відома в народі як «сарна» або «дика коза», «єнот» як відповідник *Canis viverrinus* (див. далі) та значна кількість видових означень, явно перекладених із латини. Годі казати про таку книжку назву, як «водяна нориця» (англ. «water vole»), якою намагалися замістити вернакулярну назву «щур». Але вони також є реєстровими і приймаються без застережень.

Про поняття «вернакулярних» назв. Докладно авторське розуміння цього поняття викладено у статті «Особливості називництва хребетних тварин в українському науковому вжитку» [Zagorodniuk 2023a]. Стаття написана за матеріалами, що, були перед тим підготовлені для комісії ІЗАН (до якої на початку 2000-х входив і автор) і розіслані всім її членам, проте залишилися без коментарів, а тому й опубліковані самостійно як авторська позиція. Вернакулярні назви (від vernacular = простолюдний, побутовий) — це різноманіття позначень видів та інших таксонів або внутрішньовидових груп, які часом представлені значними синонімічними рядами (для прикладу див. огляд назв немишовидих гризунів: [Zagorodniuk 2009]).

І які з цих назв мають бути прийняті як титульні — пересічні люди не мають перейматися, оскільки побутові назви — це часто данина місцевим традиціях, які можуть суперечити поглядам фахівців (напр. «єнот» як Canidae чи як Procyonidae). Таким мають займатися фахівці-фауністи і систематики і для такого й створюють термінологічні комісії та впорядковують словники. Про зручність вернакулярних назв на практиці немає сенсу повторюватися. Не вся латина є зручною, і не всі назви є іменниками II відміни чоловічого роду або I відміни жіночого [Zagorodniuk & Emelyanov 2012; Zagorodniuk & Kharchuk 2017]. Як тест — спробуйте запропонувати мисливцю виговорити «*Nyctereutes procyonoides*» взамін «єнот». Та й ні мисливцям, ні навіть мисливствознавцям така латина на практиці не потрібна.

Звісно, «народне слово у своєму незмінному вигляді не може вживатися як наукова назва. Найкращим способом утворення наукових назв із народних слів є їхня відповідна латинізація» [ICZN 2003: рек. 11A]. Проте у певних колах вернакулярними можуть бути не тільки титульні назви, але й сленгові. Серед прикладів останнього у практиці автора й моїх ближчих колег були такі номени, як «арвалка» (для *Microtus arvalis*), «собачка» або й «каніда» (для Canidae indet.), годі казати про такі специфічні соціуму з їхніми сленгами, як мисливці, де «косий», «хряк» чи «рогач» є нормальними локальними назвами мисливських звірів, для позначення яких зовсім не потрібні уточнення. Те саме можна сказати й про назви у аматорів. Звісно, в кожному середовищі є своя система знань, яка відповідає певним реєстрам видів (з уточненнями вікових і статевих груп), часом навіть з латиною.

Про «українські наукові назви». Попри всі бажання колег бачити українські назви в якості наукових, вся міжнародна практика свідчить, що науковими є виключно латинські або латинізовані реєстрові назви, усталені відповідно до засад придатності і пріоритету відповідно до положень Міжнародного кодексу зоологічної номенклатури, перекладеного й українською [ICZN 1995]. Всі інші назви прийнято називати «common names», тобто «звичайними» або народними назвами. Це можуть бути будь-які назви будь-якою мовою, і при позначення позиції «common names» вказують відповідну мову (напр., англ.). Звісно, в таких випадках мова не йде про будь-які синоніми (або й неологізми, чого є багато і у списках ІЗАН), а наводиться той їх варіант, який прийнято у якості реєстрової назви автором списку, науковим комітетом або товариством, що варто зазначати.

При всій повазі до колеги-орнітолога Г. Фесенка, який докладає надвисоких зусиль на сторінках фахових видань [Fesenko 2007, 2008, 2013, 2015, 2016] та у монографічних виданнях [Fesenko & Bokotey 2007; Fesenko 2018, 2022] до впровадження виваженої системи українських назв птахів називати українські назви «науковими» не можна. Правильним терміном, на мою думку, має бути «українська реєстрова назва». На відміну від вернакулярних назв, якими можуть бути величезні синонімічні ряди, власне реєстрові — це назви, що визнані придатними і фіксованими (затвердженими належним чином) для офіційних переліків. І стартовим критерієм визнання є їх публікація у фахових виданнях. Зазначу також, що навіть «common names» англійською, яка домінує у науковій літературі по всьому світу, не рекомендовано ніде й ніким вживати як «наукові».

> Як зазначено у передмові до українського видання Міжнародного кодексу зоологічної номенклатури (МКЗН), «Мовою наукових назв тварин є латинська мова, ці назви є міжнародними, вони не залежать від номенклатури народної (побутової) або офіційної (актової) мови і вживаються у науковому тексті, писаному будь-якою мовою» [Nekrutenko 2003].

Про пріоритетність у номенклатурі. Тема пріоритетності назв[2] важлива у кількох аспектах. Насамперед, це поняття стосується наукових назв (не вернакулярних), для реєстрів яких пріоритет, відповідно до положень МКЗН, віддається найдавнішим назвам за умови їхньої придатності (коли їх запропоновано з дотриманням певних правил). По-друге, положення цього кодексу жодним пунктом не поширюються на вернакулярні назви, про які, власне, тут і йде мова. По-третє, дійсно, пул вернакулярних назв, явно відстаючи у своєму розвитку від змін у таксономії та системі наукових назв, не можуть бути їхніми повними відповідниками, хоча таке наближення, часто з помітною затримкою у часі, є важливим, і його внесено в засади розвитку системи вернакулярних назв [Zagorodniuk 2023a]. Нерідко це пов'язано з інертністю, зокрема при поділі великих родів на серії малих і навіть піднятті їхніх рангів до родинних, як це було не раз з різними групами, а надто з дрібними ссавцями («землерийка», «миша», «полівка», «нетопир», «лилик» як назви груп родів, а колись родові, хоча родовими вони і є в розумінні теорії множин, у т.ч. як гіперонімів, а не строгих таксонімів).

Звісно, вернакулярні назви не варто міняти у відповідь на кожну зміну в зоологічній таксономії і номенклатурі. І ми маємо чимало прикладів інертності системи вернакулярних назв порівняно з науковими. Проте, деякі зміни набувають актуальності. Прикладами є виокремлення сарн із роду олень (*Cervus capreolus* = дослівно «олень козулистий») у самостійний рід *Capreolus* (дослівно — «козуля», що по суті є книжною назвою, калькою з латини capra+olus) з подальшим поділом тепер вже роду на декілька видів, у т.ч. *C. capreolus* (s. l.) (сарна європейська) та *C. pygargus* (азійська). Те саме було з родом псів (*Canis*), у складі якого були вовк, єнот, песець, лисиця, для яких згодом встановлено низку нових родів [Zagorodniuk 2001a]. Все це відомі факти, які, на жаль, потрібно знову і знову доносити опонентам. Прикладом є й родина «сонь» (вовчкових), чотири види якої у складі фауни України представляють чотири різні роди двох підродин, і називати всіх «сонями» давно не варто [Zagorodniuk 2009].

Ще один аспект, що випливає з попередніх, — стабільність номенклатури. Коли вдається реформувати списки і позбутися очевидних недолугостей, невиправданих і застарілих позначень, настає період стазису, коли чергові поточні зміни можуть заважати. Наприклад, при веденні баз даних, каталогів і контрольних списків або об'єднанні різних масивів даних, коли перейменування комірок можуть створювати небажаний шум і провокувати помилки. Тому прийняті на певному етапі списки назв і термінів не варто міняти у кожній новій формі обліку. Часті зміни правил шкодять всій системі моніторингу і накопичення знань. Яскравим прикладом є назви, прийняті УТТ після низки послідовних обговорень, з яких ключовими були рішення IX Теріошколи (2002), відображені у списках 2005–2007 рр. [Delehan *et al.* 2005; Zagorodniuk 2007a], а стабілізованими стали два списки 2012 рр. [Zagorodniuk & Dykyy 2012; Zagorodniuk & Emelyanov 2012], про які більше буде у наступному розділі.

Пропозиція НАНУ, що «До остаточного затвердження списків назв рекомендовано використовувати списки, розміщені на сайті Інституту зоології, як такі, що мають пріоритет за часом публікації», залишає спектр запитань. Перше з них — хіба можна рекомендувати для законодавчих пропозицій використовувати списки, супроводжені фразою про їхню тимчасовість («до остаточного затвердження»)? І головне — про який «пріоритет за часом публікації» мова? Чим визначається пріоритет? Де й коли їх опубліковано? І якщо визнавати пріоритети, то варто повернутися до списків, затверджених академічною Термінологічною комісією 1918 р. [Charlemagle 1920][3] або до списків назв від тієї ж комісії у версії 1927 р. [Charlemagle 1927], відкинувши всі наступні доробки разом із розвитком систематики і поглядів на склад фауни. Але така пропозиція НАНУ, на думку автора, є хибною і має бути змінена.

---

[2] Про пріоритети вимагає говорити ситуація: у відповіді НАНУ на запит Асоціації (див. дод. 3), є груба неправда про пріоритети: у довідці НАНУ пріоритет прямим текстом віддано спискам «комісії ІЗАН». Ті списки датовані 2004–2009 рр. (роки взято з вебсторінки).

[3] У книзі М. Шарлеманя 1920 р. цей перший офіційний список таксонімів ссавців названо так: «Українсько-російський словничок термінів, що їх уживано в книзі (Терміни ухвалені Термінологічною Колегією Природничої Секції Українського Наукового Товариства)» (див. рис. 1).

2. Про списки УТТ та їх розвиток у часі

Списки ссавців, відомих у складі фауни України, впорядковано з нагоди започаткування видання УТТ «Праці Теріологічної школи» (ПТШ) і опубліковано у другому випуску ПТШ 1999 року [Zagorodniuk 1999]. Надалі обговорено на низці конференцій і круглих столів (огляд звітів про Теріошколи: [Zagorodniuk & Ocheretna 2019]). В рамках роботи Теріошколи на семінарі 2000 р. (біостанція «Ядути») було створено групу з термінології й номенклатури, в задачі якої входило створення багатомовного теріологічного словника і впорядкування реєстру таксонімів зі складу фауни України (на рівні видів і вище), Європи (від родів і вище), світу (від родин і вище). Група отримала назву «АВС», інформація про неї є на сайті УТТ (>>>). Склад групи на час створення сайту «Теріошкола» і відповідної сторінки у травні 2003 р. — «координатор: Ігор Загороднюк; ядро групи: Ігор Дикий, Борис Кедров, Олександр Киселюк, Василь Покиньчереда, Євгенія Сребродольська».

Вдруге списки УТТ опубліковано 2007 р., в основу чого було покладено матеріали засідань АВС на 9 та 10 Теріошколах [Zagorodniuk 2007], а згодом, вже як повну версію, з обґрунтуваннями, ухвалено ще за 10 років, на 18 Теріошколі (2011 р.) і за дорученням Теріошколи опубліковано головою групи АВС спільно з головою УТТ у 2012 р. [Zagorodniuk & Emelyanov 2012]. Ще за 8 років у зв'язку з появою різних таксономічних новин і формуванням відповідних номенклатурних рішень реєстри видів було уточнено і доповнено, про що було опубліковано відповідні довідки (разом 24) [Zagorodniuk & Kharchuk 2020b]. Окрім того, у 2012 р. підготовлено велику статтю з докладним аналізом назв мисливських звірів [Zagorodniuk & Dykyy 2012], основні результати якої було включено до згаданого базового контрольного списку фауни того ж 2012 р. Ці ключові публікації такі (у хронологічному порядку):

1999. «Контрольний список теріофауни України»;
2001. «Контрольний список родів і видів кажанів України»;
2005. «Біологія лісових птахів і звірів» (підручник МОН);
2007. «Українські назви ссавців, поширених на території України»;
2009. «Таксономія і номенклатура немишовидних гризунів фауни України»;
2012. «Мисливська теріофауна України: видовий склад і вернакулярні назви»;
2012. «Таксономія і номенклатура ссавців України»;
2019. «Родини ссавців світу: огляд таксонів та їхні українські назви»;
2020. «Список ссавців України 2020: доповнення та уточнення».

Ці та інші публікації про склад теріофауни України та українські назви ссавців, серед авторів яких не раз був і автор цього тексту, на диво, проігноровано у відповіді НАНУ на запит Асоціації. Ці списки — результат багатьох обговорень на теріологічних школах і форумі теріологічного товариства. Це є результат великих колективних дискусій, а не доробок однієї якоїсь людини. І це був непростий шлях, оскільки точок зору і звичок було не менше, ніж різноманіття рівнів заглиблення колег в історію таксономії і зооназв. Якщо одні не знали навіть назви, прийняті у попередньому циклі досліджень їхніх вчителів і вважали те, на чому вони виросли, головним (і часом єдино правильним), то інші вивчали історію досліджень і, понад те, знали і про незаслужено забуті назви, і про назви репресовані. Основні розробники і автори публікацій про назви (за абеткою) — М. Банік, І. Дикий, І. Ємельянов, І. Загороднюк, М. Коробченко, С. Харчук. Загалом мова йде про близько 20–25 праць у фахових виданнях і загалом понад 50 праць різного рангу про списки фауни українською мовою.

Згадані списки фауни взято за основу в усіх виданнях Українського теріологічного товариства, зокрема в Бюлетені теріологічних новин «*Novitates Theriologicae*» (видано 17 випусків за 2000–2025 рр.) і в журналі УТТ «*Theriologia Ukrainica*» (видано 30 томів за 1998–2025 рр.), і, що важливо, з 2016 р. це видання має статус фахового, а з 2022 р. покривається Scopus. Вся система українських назв ссавців, від видів до родів і родин, розроблена у згаданих працях, без виключень інтегрована в систему українських назв ссавців у Вікіпедії, що також є важливим фактором і визнання, і значимості, і поширеності назв. Зміст та зміни останніх списків (2005 та 2012 рр.) у стосунку до мисливської теріофауни України викладено в розділі 4.

3. Історія та зміст «списків ІЗАН»

Загалом мова не тільки про списки ІЗАН, а про будь-які списки, в яких домінує активне використання російських маркерів і демонструється зневага до питомо українських назв тварин. «Списки ІЗАН» — це лише приклад реєстру фауни, який Президією НАНУ обрано у якості взірцевого на противагу списком, які використовуються Українським теріологічним товариством НАН України і підкріплені фаховими публікаціями.

3.1. Стисла історія списків

Комісія в ІЗАН активно працювала протягом близько 1998–2004 років, і автор брав у її роботі активну участь, мотивуючи колег обговорювати потреби розвитку української зооніміки. Власним поштовхом стало важке «протискання» у друк огляду «Ключі до визначення вищих таксонів звірів...» з низкою питомо українських термінів [Zagorodniuk 1998], який упродовж трьох років притримували бесідами про недоцільність наукових видань українською[4]. І через фазу нетривалої історії з появою україномовних праць це видання скоро переросло в англомовне, а тому ідея відпала сама собою. Проте у журналу був додаток, і автор ініціював випуск про українські назви хребетних. Але слідом виникло кілька взаємовиключних версій списків, у т.ч. «правильні», якими було пересилено позиції ініціаторів комісії й авторів «надто українських» списків (окрім автора, в опозиції до «правильних» були Г. Фесенко, А. Щербуха, Є. Писанець). «Неправильні» списки довелося публікувати деінде.

> Списки ссавців було опубліковано у одному з видань Мінприроди в циклі «Флора і фауна під охороною Бернської конвенції» [Zagorodniuk 1999] та, після корекцій і обговорень на кількох Теріошколах (далі докладніше), їх було викладено на сайті УТТ (2003 р.) та використано і розвинуто у низці теріологічних видань [Delehan *et al.* 2005; Zagorodniuk 2007a].
>
> Огляди птахів також було опубліковано «на стороні», у Львові, спільно з колегами з ДПМ НАНУ, і впродовж 2000–2007 рр. було видано три версії списків, кожна з яких послідовно розвивала попередню [Fesenko & Bokotey 2000, 2007] (є й зовсім нова: [Fesenko 2022]).
>
> Списки риб також було опубліковано як окрему брошуру в ННПМ [Щербуха 2003], проте і з важкою історією її неприйняття через жорстку позицію автора «правильного» списку, що описано автором у окремій статті [Zagorodniuk 2020b]; у цій брошурі 2003 р. зроблено низку важливих проривів в уніфікації назв, подібних тим, які автор реалізував у списках теріофауни.
>
> Те саме сталося з амфібіями — список їхніх таксонів увійшов до відповідного монографічного видання, підготовленого в ННПМ [Писанець 2007]; його особливістю стали по суті революційні зміни в номенклатурі, з відновленням низки питомо українських назв родів і видів, хоча й зі «старим» розташуванням видових означень та без стандартизації родинних назв.

Власне, все це стало справжньою історією української зооніміки, підтвердженою відповідними фаховими публікаціями. А те, що залишилося незатребуваним, стало відомими «списками ІЗАН», відомими лише у форматі вебсторінки (URL). Її історія почалася у 2010–2011 р. (на сторінці вказано «2004–2009»). Влітку 2009 р., коли стартували гонки з виданням «Червоної книги України», вийшов наказ № 7 директора ІЗАН, в якому повідомлялося:

> «В наукових звітах, кадастрі, актах, офіційних листах, зверненнях тощо, а також статтях, підготовлених співробітниками Інституту, використовувати лише українські наукові назви тварин, що затверджені термінологічною комісією Інституту [...]. Перелік назв знаходиться в локальній мережі Інституту [...].» (10.06.2009). (Звісно, ніхто наказ не виконував, що показала видана в кінці того ж року «Червона книга України» [Akimov 2009], та й рішення цієї комісії не відомі.)

Як видно з тексту, наказ і списки стосувалися виключно публічної діяльності співробітників інституту, без розголошення самих списків. Їх було викладено на вебсайті ІЗАН тільки згодом (дата не відома; проте відомо, що ще 1.04.2010 наказ і списки були у внутрішньому сховищі, звідки їх і було переслано автору) і, найімовірніше, це сталося у березні 2011 р. (дата збереження цих файлів у автора — «23.03.2011»).

---

[4] Ця історія, переповнена тривалими дискусіями зі старшими колегами (ВПШ, МФК, ВОТ), завершилася створенням відповідної термінологічної комісії, про яку тут мова.

Чи не найбільшу активність щодо списків ссавців розвивав колега-морфолог І. Дзеверін, який листом від 18.03.2008 повідомив автора про підтриману дирекцією ідею готувати Supplement «Вісника зоології» зі списками хребетних і вислав пропозицію долучитися, з чого зав'язалося тривале листування. Одним із мотивів могла бути підготовка «ЧКУ» 2009 р., проте ця гіпотеза є хибною через відсутність вказаного колеги серед авторів ЧКУ і через помітні розходження у списках ЧКУ та ІЗАН. Суперечки були запеклими. «Позиція ІЗАН» була спрямована на дотримання максимальної відповідності системи назв до російських (рис. 2), а фіналом стала домовленість про те, що пропозиції від УТТ (які представляв автор) будуть наведені через кому, якщо вони відмінні від «основної» версії. Цим історія «списків ІЗАН» завершилася, оскільки наукову продукцію цього інституту тоді ж (2010–2011) почали переводити на англомовний формат, що відправляло всі списки до Ирію.

На сторінці з назвами ссавців від ІЗАН нічого, окрім таблиці і невеликої передмови, немає. Жодних пояснень, деталізацій, обґрунтувань, посилань на джерела. Понад те, цей список не був належним чином опублікований (відсутній у жодному фаховому академічному виданні); не вийшов і обіцяний всім «Supplement». Але ці списки дотепер згадуються в різних дискусіях і рішеннях, тому маємо докладніше зупинитися на їхньому змісті.

3.2. Таксономія та наукові назви

Мисливські види відмічено жирним, відсутні у списках таксони позначено значком «○». Про українські назви — в наступному підрозділі.

Sicista subtilis (Pallas 1773) — давня назва політипного виду, давно поділеного на серію нових, у т.ч. *Sicista loriger* Nathusius, 1840 [Zagorodniuk 2009]; до ЧКУ-2021 цей (?) вид подано як «*Sicista lorigera* (Nordman, 1839)», і який вид зі списку ІЗАН має бути під охороною — не ясно. Поява в «червоних списках», присвячених фауні України, назв видів, не відомих в публікаціях про фауну України, є некоректним, і чим керувалася комісія з питань ведення ЧКУ, не зрозуміло.

○ *Spermophilus odessanus* Nordmann, 1842 — відсутній у списку, хоча ІЗАН включив до ЧКУ–2009 цей вид, і автори нарисів про ховрахів в ЧКУ–2009 — також фахівці з ІЗАН, що виглядає принаймні дивним; включено його і до ЧКУ–2021 (№ 651) (є проблеми з укр. назвою, про що див. далі).

Spermophilus pigmaeus (Pallas 1779) — некоректна назва, recte *pygmaeus*. В Україні мешкає вид *S. planicola* (Satunin, 1908), що засвідчено у фахових публікаціях [Zagorodniuk & Kharchuk 2020b].

Marmota bobac (Muller 1776) — некоректна назва; переписано з давніх нефахових джерел, recte *Marmota bobak*, що засвідчено в сотнях фахових джерел. На диво, в наказі про новий список видів, включених до Червоної книги (2021), вид прописано як «*Marmota bobak*» (№ 653).

○ *Microtus oeconomus* (Pallas 1776) має бути у складі *Alexandromys*, що визнано [Bannikova *et al.* 2010; Kryštufek & Shenbrot 2022] і враховано у списках фауни України [Zagorodniuk & Emelyanov 2012].

Наукові назви ссавців України, затверджені Комісією із зоологічної термінології Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України

Факультативні частини назви поставлені в круглі дужки, а варіанти частин – в квадратні дужки. Наприклад, "тхір лісовий [звичайний, темний]" слід читати: " тхір лісовий, тхір звичайний, тхір темний "; "(звичайний) їжак" слід читати: " їжак звичайний, їжак".

ЛАТИНСЬКА НАЗВА	УКРАЇНСЬКА НАЗВА	РОСІЙСЬКА НАЗВА
MAMMALIA	ССАВЦІ, ЗВІРІ	МЛЕКОПИТАЮЩИЕ, ЗВЕРИ
THERIA	ТЕРІЇ, (ВЛАСНЕ) ЗВІРІ	ТЕРИИ, (СОБСТВЕННО) ЗВЕРИ
EUTHERIA, PLACENTALIA	ПЛАЦЕНТНІ, ЕВТЕРІЇ, ЕУТЕРІЇ	ПЛАЦЕНТАРНЫЕ, ЭУТЕРИИ
Primates	Примати	Приматы
Haplorrhini	Мавпи та довгоп'яти	Обезьяны и долгопяты
Hominidae	Гоміниди	Гоминиды
Homo	Людина	Люди
Homo sapiens L. 1758	Людина розумна	Человек разумный
Rodentia	Гризуни	Грызуны
Sciuromorpha	Білкоподібні [вивіркоподібні] (гризуни)	Белкообразные (грызуны)
Sciuridae	Білячі, вивіркові	Беличьи
Sciurus	Білка, вивірка	Белки
Sciurus vulgaris L. 1758	Білка звичайна, вивірка звичайна	Обыкновенная белка, векша

Рис. 2. Шапка і початок таблиці з українськими назвами ссавців на сайті ІЗАН (URL), розміщеними між науковими і російськими. Сторінка датована «2004–2009». Найбільшим прогресом стало форматування назв родинної групи, наведення родових назв в однині та видових означень на другому місці.

Fig. 2. Header and beginning of the table with Ukrainian names of mammals on the IZAN website (URL), placed between scientific and Russian names. The page is dated '2004–2009'. The greatest progress was made in formatting family group names, placing generic names in the singular, and species names in the second position.

Chionomys nivalis (Martins 1842) перейменований на поч. 2020-х років, і його визнаною валідною назвою є *Chionomys syriacus* (Brants, 1827) [Kryštufek *et al.* 2021], що відмічено на сайті МСОП [Krystufek 2016] та в контрольному списку фауни на вебсайті УТТ (раніше назва була в синонімії *Microtus socialis*).

Cricetulus migratorius (Pallas 1773) — назва коректна, але 2021 р. від ІЗАН до ЧКУ подано як *Nothocricetulus migratorius* (під № 666), хоча така родова назва не є загальновизнаною.

Apodemus flavicollis (Melchior 1834) — recte *Sylvaemus tauricus*, що є і в докторській щодо цієї родини гризунів, захищеній в ІЗАН [Mezherin 1997: 34], і що є неповагою до пам'яті акад. П. Палласа, оскільки підстав відкидати його назву 1811 р. немає [Zagorodniuk & Emelyanov 2012].

Mus spicilegus Reinwaldt 1927 — насправді автор цього виду — Petenyi, 1882, позаяк Reinwaldt 1927 — автор підвиду *Mus spicilegus hapsaliensis* Reinwaldt 1927. Історія класифікації східноєвропейських форм викладена автором 1996 р. і є загальноприйнятою (для огляду див.: [Zagorodniuk 2020a]).

Spalax arenarius Reshetnik 1939 — у виданій ІЗАН монографії 2013 р. цей вид вилучено зі складу фауни [Mezherin & Lashkova 2013], проте згодом включений до ЧКУ (2021) під № 656. Реально вид існує і відомий як єдиний для України ендемічний вид ссавців [Zagorodniuk & Korobchenko 2023].

Myocastoridae — відкинута назва, *recte* Echimyidae Gray, 1825, про що є відповідні фахові публікації щодо адаптації назви і в українському називництві [Zagorodniuk & Kharchuk 2020b].

Erinaceus concolor Martin 1838 — такого виду немає у фауні України, це колишній синонім попереднього у списку ІЗАН виду (*E. roumanicus* Barret-Hamilton 1900), а тепер (і давно) — назва окремого виду, який мешкає в Малій Азії (для огляду див.: [Evstafiev & Zagorodniuk 2025]).

Erinaceus europaeus L. 1758 — такого виду немає у фауні України. Таку назву невиправдано використовували для українських популяцій *E. roumanicus* до ревізії 1995 р. [Zagorodniuk & Mishta 1995]. Відтоді згадка цього виду для фауни України є невиправданою [Evstafiev & Zagorodniuk 2025].

○ *Sorex isodon* Turov, 1924 — у списку відсутній, хоча вид введено до фауни України дослідниками ІЗАН [Mezhzherin 1995], а згодом визнано «фантомним» і обґрунтовано «закрито» [Zagorodniuk 1996], що прийнято у подальших оглядах [Zagorodniuk & Emelyanov 2012; Evstafiev & Zagorodniuk 2025].

○ *Sorex volnuchini* Ognev 1922 (= *Sorex* cf. *pusillus* Gmelin, 1774) — у списку відсутній; це єдиний суто кримський вид ссавців у складі теріофауни України, наче Крим — це не Україна. Його статус окремого виду давно припущено [Zagorodniuk 1996], підтверджено молекулярними даними [Vega *et al.* 2020], і цей вид включено в сучасні огляди [Zagorodniuk, Emelyanov 2012; Evstafiev & Zagorodniuk 2025].

Neomys anomalus Cabrera 1907 — відкинута назва, яку змінено на *Neomys milleri* Mottaz, 1907. Це є загально прийнятим в сучасних працях [Castiglia *et al.* 2007; Igea *et al.* 2015; Gazzard & Meinig 2024], зокрема й на сайті УТТ [URL] та в нових публікаціях товариства [Evstafiev & Zagorodniuk 2025].

○ *Myotis alcathoe* Helversen & Heller 2001 — у списку відсутній, хоча його визнано у світі [напр., Benda 2004], і включено в сучасні огляди фауни України [Zagorodniuk & Emelyanov 2012 та ін.] та підтверджено публікаціями [напр., Zagorodniuk & Dykyy 2009; Bashta *et al.* 2010, 2011, 2018].

Pipistrellus kuhlii (Kuhl 1817) — надвид, представлений аловидом *P. lepidus* Blyth, 1845, що й варто вказувати; про адаптацію назви останнього у списках фауни України див.: [Zagorodniuk & Kharchuk 2020b].

○ *Tadarida teniotis* (Rafinesque 1814) — у списку відсутній, хоча існує кілька праць про його знахідки, тому вид внесено до списку ще 2012 р. [Zagorodniuk & Emelyanov 2012] та наведено у обновах списку теріофауни України [Zagorodniuk & Kharchuk 2020b].

Equus przewalskii Poliakov 1881 — recte *Equus ferus* (Boddaert, 1785), про що є фахові публікації щодо адаптації назви у списках теріофауни України [Zagorodniuk & Emelyanov 2012]. В наступних за списком ІЗАН версіях ЧКУ цей само вид подано то як «*Equus caballus* Boddaert, 1785» (2009), то як «*Equus gmelini* Antonius, 1912» (2021).

Bison bonasus (Linnaeus 1758) — recte *Bos bonasus* Linnaeus, 1758. Виокремлення в самостійний рід є недоречним, про що є фахові публікації [Groves & Grubb 2011; Soubrier *et al.* 2016] і відповідні адаптації назви у списках теріофауни України [Zagorodniuk & Kharchuk 2020b].

○ ***Bubalus bubalis*** (Linnaeus, 1758) — відсутній у списку. Хоча вид відомий упродовж багатьох століть і по суті в окремих регіонах натуралізований [Biliak 2015; Zagorodniuk 2023b].

Підсумки аналізу цього списку таксонів такі. Не рахуючи написання авторів і дат, маємо: неправильних родових і родинних назв — 3, ненаведених видів (явно присутніх) — 5, фантомних видів (явно відсутніх) — 3, некоректних видових назв — 8. Для списку зі 131 виду маємо 19 неточностей або неоднозначностей, що становить 14,5 %. Мотиви чиновників у наданні переваги цьому списку, повному помилок і не поновленому з 2009 р., не зрозумілі.

3.4. Вернакулярна частина

Вернакулярні назви — основна частина запиту мисливствознавців. У рекомендованому для вжитку «списку ІЗАН» маємо доволі високу увагу до російських назв (без зазначення джерела) і узгодження списку українських вернакулярних назв (також без джерела) саме з ними. Попри загальновідомі рекомендації скоротити російськомовні сегменти академічних вебресурсів, чомусь саме цей ресурс рекомендовано для вжитку. При тому обсяги такої інформації показові (вебсторінка датована 2009 р., аналіз версії 11.09.2025):

- латинський стовпик містить 4406 знаків інформації,
- український стовпик містить 4542 знаків інформації,
- російський стовпик містить 4712 знаків інформації.

Чому російські, а не, скажімо, англійські, — не зрозуміло[5]. У цьому списку значна частина назв наведена з синонімами. Хоча синонімія явно не сприяє стабільності, при впорядкуванні списку це був вимушений компроміс: на другому місці наведено назви, на існуванні яких наполягав автор як координатор групи ABC (про групу вище)[6]. Варто зазначити, що в традиції словникових статей при рівнозначності назв їх подають за абеткою [Markevych & Tatarko 2003]. Попри це, у списку ІЗАН назви від УТТ опинилися у синонімах, тобто подані як другорядні. Тут розглянуто тільки перші назви як основні від ІЗАН.

Аналізуючи цей список (URL), маємо низку коментарів, які засвідчують численні проблеми і непридатність списку до вжитку. Приділимо основну увагу родовим і видовим назвам. Щодо інших назв, зокрема родинних. У списку явно не приділено увагу засадам стабілізації й уніфікації назв, нерідко родові назви біноменізовані, а значна частина видових, навпаки, є уніномінальними, ідентичними до родових. Тому й маємо такі різнотипні назви родин, як «білячі», «боброві», «вовчки», «земляні зайці», «хом'яки та нориці», «їжаки», «гладконосі кажани» (тобто «товстоносі»), «ведмежі», «конячі», «порожнисторогі». І зовсім не ясно, чому назва роду «(звичайний) їжак» не формує назву родини «звичайноїжакові»? І маємо такі неоковирні комбінації, як вид «бобер» з роду «бобер», вид «нориця водяна» з роду «водяна нориця», вид «їжак вухастий» з роду «пустельний їжак», вид «горностай» з роду «тхір» з родини «куницеві» (з типовим родом «тхір»), , вид «лось» з роду «лось», вид «білобокий дельфін» з роду «білобокий дельфін» з родини «звичайні дельфіни» (чомусь не «білобокі»). Відсутність жодних правил узгодження родових і родинних назв просто жахає, а варіантів формування родинних назв (з урахуванням численних синонімів) більше, ніж самих назв. Як приклади кричущих неузгоджень — вид «кабан» з роду «свиня» родини «кабанячі», вид «миша степова» з роду «лісова миша (польова миша)». Останнє — біномени для видових чи родинних назв — є одним з найпримітніших недоліків цієї класифікацій, який важко не тільки пояснити, але й зрозуміти. Все це рекомендовано Президією НАНУ до вжитку.

У цьому параді є чотири невеличкі перемоги автора, а саме: (1) деякі з назв збережено хоча б як синоніми (серед родів — бабак, вивірка, кандибка, лилик, нориця, пацюк, пергач, перегузня, рясоніжка, сарна, свиня, строкатка, фоцена та ін.); (2) для родових назв прийнято однину (і в частині випадків вдалося наполягти на однослівності хоча би в синонімах); (3) для частини родин збережено форматування через «-ові/еві/єві», принаймні в синонімах (напр., бикові, оленеві, зайцеві); (4) для видів прийнято давати означення на другому місці (миша хатня) і, за можливості, такі назви біноменізовано. Щодо форманту «-подібні», неодноразово вжитого для різних рангів, проте, як правило, не для рядів (напр., бобропoдібні»), автор не раз порушував питання про потребу фіксації такої морфеми для назв рядів [Zagorodniuk 2008]. Відповідні коментарі через їхню однотипність у подальшому викладі вилучені.

---

[5] Відсутність англійських назв у списку ІЗАН (натомість вони присутні у списку УТТ: URL) не зрозуміла, оскільки вони за умовчанням більш важливі для наукових текстів. Це тим паче дивно, оскільки це сталося на тлі переходу видань ІЗАН з російської на англійську. Проте, не варто забувати, що в ті роки в країни буяли мовні пристрасті, які завершилися навесні 2010 р. ухвалою «харківських угод».

[6] Автор також був у тогочасній комісії (2000–2004) і у список 2009 р. було включено частину назв.

«Гомініди» (і тут же «Людина») — невиправдане змішування українізованої латини і українських назв. Якщо вже Hominidae — це «Гомініди», то й рід *Homo* треба подавати як «Гомо», або навпаки, називати родину «людинові», що логічно і запропоновано до вжитку [Kharchuk & Zagorodniuk 2019].

«Білкоподібні», «Білячі» та «Білка» — історію з «вивірками» і «білками» розглянуто не раз, і загальновизнаним є номен «вивірка», що показано в аналізі історії вжитку цих назв [Zagorodniuk 2009], зокрема й у стосунку до мисливської фауни [Zagorodniuk & Dykyy 2012]. З урахуванням засад уніфікації мало би бути «вивірковиді» (не -подібні), «вивіркові» (не вивіркячі) і «вивірка».

«Бобороподібні» та «Боброві» — те саме, що й з іншими варіантами підрядів, тобто має бути «бобровиді» (Castorimorpha) [Zagorodniuk 2009]; напрочуд неочікувано, що в цьому випадку родинну назву наведено не як «Бобрячі», а на основі форманта «-ові/-еві» («боброві» pro «бобер»).

«Ховрах подільський» — що збігається з назвою у списках УТТ, проте в ЧКУ-2009 чомусь вид подано як «одеський», що є явною калькою з латини (*Spermophilus odessanus*) і не підкріплено жодною відомою на той час публікацією, тобто назву введено непослідовно. При виокремленні виду запропоновано назву «ховрах подільський» [Zagorodniuk & Fedorchenko 1995; Zagorodniuk 2009].

«Лісовий вовчок» — назва (при тому у формі біномену) ідентична для роду *Dryomys* і виду *D. nitedula*, що, по-перше, є вкрай незручним для описів таксономічного різноманіття, а, по-друге, назва «вовчок» стосується іншого роду (*Glis*), позаяк цей рід добре відомий як «соня» [Zagorodniuk 2009], що й прийнято у контрольному списку фауни [Zagorodniuk & Emelyanov 2012].

«Вовчок садовий» з роду «садовий вовчок» — поширений номен, який містить три неточності: 1) вовчок — назва іншого від *Eliomys* роду (*Glis*), 2) походження означення «садовий» є невиправданою калькою з англійського «garden dormouse», 3) у фауні України садовим є передусім *Dryomys nitedula*, що породжує численні псевдознахідки «садових сонь». В ЧКУ подається як «соня» (що також хибно, але «соні» хоча би з тієї ж підродини, що й *Eliomys*). Як власну назву для роду запропоновано «жолудниця» [Zagorodniuk 2009], запозичена з польської; вид — «жолудниця європейська».

«Ліщинний вовчок» — невиправдана фантазія для роду «ліскулька». Назва (означення) є калькою з латини — *Muscardinus avellanarius*. В історії цього виду є багато назв [Zagorodniuk 2009], проте «ліщинного» немає[7]. Чому б авторам не прийняти назву «ліскулька», поширену у давній та сучасній літературі, не зрозуміло. Ну і «вовчок ліщинний» з роду «ліщинний вовчок» — це стиль цього списку.

«Вовчок сірий» з роду «сірий вовчок» — все те саме, без нових коментарів. Один із небагатьох прикладів коректного формування біномену, який цілком збігається зі списками УТТ (вовчок сірий = *Glis glis*, з роду вовчок = *Glis*) [Zagorodniuk 2009; Zagorodniuk & Emelyanov 2012].

Бобер як вид (з факультативним означенням «європейський», поданим у дужках) з роду бобер — це так само, як вид лось з роду лось (див. далі) та інші подібні пари. Очевидно, що в основі таких ідентичних родових і видових пар назв — концепт «родовиду», характерний для описів локальних фаун, в яких кожний вид часто представляє окремий рід, і необхідності у видових означеннях немає.

«Земляні зайці» як родина з типовим родом «(п'ятипалий) земляний заєць» і видом «земляний заєць», хоча за логікою авторів списку мало би бути в назві родини «п'ятипалоземлянозайцеві» (= тушканові). Чому не «тушкан великий» з роду «тушкан» родини «тушканові», як це прийнято в списках УТТ [Zagorodniuk 2007a: 32; Zagorodniuk & Emelyanov 2012]. Окрім того, назва «земляних зайців» первинно стосувалася пискух (*Ochotona pusilla = Lepusculus terrestris* [Zagorodniuk 2016].

«Мишівка південна» (для *Sicista strandi*) — невиправдана зміна таксономії й номенклатури цієї групи. Назва «південна» здавна існує для позначення «степових» мишівок, відомих як *loriger* [напр., Шарлемань 1920], ніяк не *strandi*, для якої існує українська назва «донська» [Zagorodniuk 2007b, 2009 та ін.]. Автори списку явно невдало комбінували українські й наукові назви, подаючи назву «південна» як основну для *strandi*, при тому з синонімом «донська».

«Сіра нориця» — невиважений неологізм для роду *Microtus*. Назву раніше використовували для триби Arvicolini (зокрема й автор), а рід *Microtus* завжди позначали однослівною назвою, зокрема й «полівка» (як це вказано у контрольних списках від УТТ [Zagorodniuk 2007b; Zagorodniuk & Emelyanov 2012]); раніше автор використовував назву «нориця» (1999) та «звичайна нориця» (2002).

«Нориця економка» — калька родової назви і видового означення з латини (*Microtus oeconomus*), відома й раніше [напр., Sokur 1960], хоча ще раніше калькували ще іншу назву — «Полівка щуроголова» (*M. ratticeps*) [Korneev 1952]; у працях автора була трансформація біномена на основі означення «сибірська» (запозиченого з давніших праць): 1999 — нориця сибірська (*M. oeconomus*), 2007 — полівка сибірська (*M. oeconomus*), 2012 — шапарка сибірська (*Alexandromys oeconomus*); остання зміна — у зв'язку з визнаннями родового рівня *Alexandromys*, що включає цей вид «полівок».

[7] Автори списку ІЗАН — не перші у формуванні подібних назв. У визначнику О. Корнєєва [Korneev 1952: 167] є «горішниковий», і що таке «горішник» — можна лише здогадуватися у «пекельних борошнах».

«Водяна нориця» — книжна назва, подібна до англ. (water vole) і російської, попри наявність питомої української назви «щур» [Zagorodniuk 2021]. Щурам дісталося забуття після появи пацюків, яких також зарахували до «щурів» (передусім через польські впливи), що надовго стабілізувало назву «водяної полівки» і їй подібних [Korneev 1952; Sokur 1960]. Відновлення почато автором 2002 р. через позначення синонімії «рід нориці водяні, щурі» [Zagorodniuk 2002], і вже надалі — «щур» як рід і «щур водяний» та «щур гірський» як види (списки 2007 та 2012 рр.).

«Нориця снігова» з роду «снігова нориця» — все те саме, без нових коментарів. Для виокремлення цього таксону, який поза сумнівом є окремим родом [Gromov & Polyakov 1977; Kryštufek & Shenbrot 2022], запропоновано вернакулярну назву «хіономіс» [Zagorodniuk & Kharchuk 2011], а слідом більш благозвучну «снігурка» [Zagorodniuk & Barkaszi 2018], поширену як сленг.

«Сліпушок (звичайний)» з роду «сліпушок» і синонімом «сліпунець» (без варіанту «сліпачок») — одна з візитівок цього списку: окрім збігу родової і видової назв суфікс «-уш» не дуже притаманний українським зоонімам, хоча й зустрічався (напр., «сліпушок звичайний» у [Korneev 1952: 182][8]), проте скоро замінений на «сліпачок звичайний» [Sokur 1960; Zagorodniuk 1999, 2002]; а слідом, задля уникнення означення «звичайний» для рідкісних видів — як «сліпачок степовий» [списки 2007, 2012 рр.].

«Строкатка звичайна» ніколи не називалася «звичайною», всі її називали степовою (то лемінгом, то полівкою, а то й строкаткою): як «степова полівка» у [Korneev 1952], «полівка степова» [Sokur 1960], «строкатка степова» [Zagorodniuk 2007 та ін.]. Відносити рід *Lagurus* до «полівок» не логічно, тому назва «строкатка» цілком прийнятна, проте означення «звичайна» — ні.

«Нориця руда» з роду «лісова нориця» (чому не «нориця руда» з роду «руда нориця» — не ясно) — знову візитна картка цього списку, проте вже добре, що не «полівка лісова», як в давніших джерелах (напр., «руда лісова полівка» у [Korneev 1952: 183]), з дивним поєднанням видозмін слів «поле» і «ліс». Наразі родовою назвою прийнято «нориця», а вид — «нориця руда» (огляди 1999, 2002, 2007, 2012).

«Хом'ячок сірий» з роду «сірий хом'ячок» (і так само з «хом'як звичайний») — аналогічна до попередніх історія. Проблемою є повторення в назвах родів видових означень, чого варто уникати.

«Беззубцева миша, польова миша, лісова миша» — дивний синонімічний ряд для *Apodemus*, при тому, що всі наведені види понад 100 років як виведені зі складу роду «Миша» (*Mus*). «Беззубцева» — це, мабуть, тому, що «не-*Mus*», у якого на верхньому різці є уступ у формі «зубця». Можна припустити, що «беззубцеві» «миші» (за Криштуфеком «білоногі») — це *Apodemus* (s. l.), «польова миша» — це житник (*Apodemus* s. str.), а «лісова миша» — це мишак (*Sylvaemus*) за прийнятою в УТТ класифікацією [Zagorodniuk 2007; Zagorodniuk & Emelyanov 2012].

«Миша степова» з роду «лісова миша» — особливий варіант для любителів загадок.

«Миша-крихітка» з роду «миша-крихітка» — не ясно, чому не за логікою попередніх родових біноменів як «крихітка миша»; можливо тому, що означення в іменниковій формі, але навіщо вживати означення як прикладку, не ясно. У Маркевича й Татарка закладено правило подавати видові означення окремими словами [Markevych & Tatarko 1983], не як прикладки, що прийнято і нами (напр., кінь тарпан, лис корсак, нетопир пігмей та ін.) [Zagorodniuk & Emelyanov 2012]. Інакше «польова миша» за тією ж логікою мала би писатися як «миша-полівка» (див. «Беззубцева миша»).

«Звичайна миша» — невиправдано ускладнена назва роду «миша» (*Mus*); на диво «миша хатня» не названа «миша звичайна» і родина чомусь не «звичайномишеві» чи хоча би «мишеві», а «мишачі»[9]. Виходячи з рекомендованого для назв родин форманту «-ові/еві» родина має називатися «мишеві» [Kharchuk & Zagorodniuk 2019]. Родова назва «миша» у всіх зведеннях, зокрема й у автора (2002 та ін.).

«Щур» як основна назва роду *Rattus* з синонімом «пацюка» — помилкове твердження, недоліки якого розглянуто окремою працею [Zagorodniuk 2021]. Рід *Rattus* має достатню кількість власних назв, серед яких — «пацюк» та «криса», якими й варто послуговуватися, з визнанням переваги для «пацюк». Практика вжитку «щур» для пацюків стосується переважно лабораторних тварин, що варто змінювати.

«Нутрія» з роду «Нутрія» — знову те саме. Наведення в синонімії «болотяний бобер» невиправдане, повертати у вжиток давні асоціативні назви є небажаною практикою (аналогічно до «земляного зайця», «мускусної криси» та «єнотової собаки», які не є ні зайцями, ні пацюками, ні псами). Вид добре відомий саме як «нутрія», в біноменній формі — «нутрія болотяна» [Lazariev *et al.* 2025].

«Їжаки» — неуніфікована родинна назва (ще й з типовим родом «(звичайний) їжак»), про що вже сказано вище. В синонімах є номен «їжакові», який і має бути основним поза сумнівом і який прийнято в усіх сучасних зведеннях, зокрема й у працях автора та колег по теріологічному товариству [Zagorodniuk 2007; Zagorodniuk & Emelyanov 2012; Evstafiev & Zagorodniuk 2025].

---

[8] У списку українських назв ссавців є «ховрашок» [Zagorodniuk & Kharchuk 2020a].

[9] Родинні назви з «-ачі» є невдалими, цей формант утворює відносно-якісний прикметник [Horpynych 2004] і по суті позначає належність чому, а не чого («мишача нірка» *vs* «родина мишеві»).

«Пустельний їжак» — невідома у інших працях назва, сформована явно як антонім до «звичайних їжаків». Вид подано з означенням «вухастий», що слушно [Evstafiev & Zagorodniuk 2025], але позначення роду як «їжак», ще й із означенням, суперечить традиціям українського називництва. Оскільки мова про малих за розмірами «їжакових», запропоновано демінутив — «їжачок» [Zagorodniuk 2007], за аналогією до низки інших родових назв (мишка, хом'ячок, вовчок) [Zagorodniuk 2024].

«Землерийки, мідиці, землерийкові, мідицеві» — надмірна синонімія для родини Soricidae, при тому немає роду «землерийка», а назва «мідиці» стосується тільки роду *Sorex*. Тому не можна типіфікувати назву родини назвою неіснуючого роду «землерийка»; раніше назву «землерийкові» вжито у Корнєєва [Korneev 1952: 19]. Коректною назвою відповідно до назви типового роду є «мідицеві», що прийнято в усіх оглядах автора, а в аналізованому списку наведено як найостанніший синонім.

«Бурозубка» (pro *Sorex*) — назва неоднозначна, хоча й повторює давніші схеми, починаючи з мигулінських і корнєєвських «землерийка бурозуба» = «бурозубка» [Mygulin 1938; Korneev 1952] (з ігноруванням бурозубості *Neomys*). У фауні України є два роди «бурозубок» (*Sorex* & *Neomys*) що формують підродину Soricinae, тобто «бурозубки» — це описова назва підродини. У оглядах від УТТ за родом *Sorex* закріплено давню українську назву «мідиця» [Zagorodniuk & Emelyanov 2012][10].

«(Звичайний) кріт» як рід із видом «кріт європейський» — типова особливість списку; повторюватися щодо таких пар не варто: така назва роду і похідна назва родини «звичайнокротових» не логічні.

«Гадконосі кажани» (навіть складніше — «Гладконосі [звичайні] кажани, гладконосі [звичайні] рукокрилі, гладконосі [звичайні] летючі миші, лиликові» — надмірна синонімія з недолугою титульною (першою у списку) назвою: «товстоносими» вони не є, це є невиправданою калькою з (очевидно) російської назви. У оглядах УТТ (у т.ч. й автора) титульною назвою відповідно до традицій називництва є «лиликові» з типовим родом «лилик» (*Vespertilio* → Vespertilionidae) [Zagorodniuk & Emelyanov 2012; Kharchuk & Zagorodniuk 2019], проте цю назву поставлено в кінець синонімії.

«Кожан, пергач» — назви одного з найпримітніших родів (*Eptesicus*), перша з них, що подана як основна, — очевидна калька з російської з сумнівною етимологічною основою (шкіра?), певною мірою подібна до «кажан» (проте тут зовсім інша основа), друга — одна з давніх назв кажанів, уведена у вжиток саме для позначення цього роду [Zagorodniuk 2001b, 2007 та ін.].

«Нетопир-карлик» та «Нетопир-пігмей» — формально правильно, проте подавати означення як прикладки неправильно [Загороднюк 2001a, 2024] і не прийнято у списках УТТ [напр., Zagorodniuk & Emelyanov 2012]; окрім того, в ЧКУ-2009, виданій силами ІЗАН, назви видів сплутано місцями.

«Нетопир Саві» як вид з роду «Лиликоподібний [кожаноподібний] нетопир, гірський нетопир, гірський лилик» — нічим не виправдане ускладнення системи назв. У працях УТТ прийнято «гіпсуг гірський» [Zagorodniuk 2001b та подальші публікації], що в родовій частині збігається з латиною (*Hypsugo*), а у видовому означенні — з особливістю поширення виду. Поява номену «нетопир скельний» у документах щодо нової ЧКУ (2021), що виходять з ІЗАН, є нічим не виправданою поправкою.

«Котоподібні» та «собакоподібні» — невиправдане використання форманту для рядів, про ще сказано вище; recte «котовиді» і «псовиді» [Zagorodniuk 2008; Zagorodniuk & Emelyanov 2012] (у праці 2008 р. використано формант «-видні», надалі виправлений на «-виді»).

«Котячі» та «Собачі» — візитка списку, про форманти родинних назв вже сказано вище не раз; у працях УТТ вживається формант «-ові/еві), тобто «котові» та «псові» [Zagorodniuk & Emelyanov 2012; Kharchuk & Zagorodniuk 2019] (про якісний прикметник з формантом «-ачі» див. вище).

«Рись (звичайна)» з роду «Рись» — все те саме, не раз коментоване вище. В роді «рись»

«Єнотоподібний собака» — назва є даниною давнього калькування латини в часи, коли вид позначали як *Canis viverrinus*, з якого й сформована назва «пес віверовий» (= єнотовий)[11], який вже понад 100 років як перейменований на *Nyctereutes procyonoides*. Окрім того, «-подібний» — формант для назв рядів [Zagorodniuk 2008]. Раніше вид називали «єнотовидний собака» [Korneev 1952; Sokur 1960], нині за родом і видом закріплена назва «єнот уссурійський» [Zagorodniuk & Dykyy 2012].

«Справжні тюлені» — природи таких біноменів не ясна, родина у списках УТТ має стабільну назву «тюленеві» [Zagorodniuk & Emelyanov 2012; Kharchuk & Zagorodniuk 2019].

«Тюлень-монах» — різноманіття позначень виду і роду українською надзвичайне [Zagorodniuk 2001a]; прикладка має бути власною назвою, що врешті й стабілізовано у списках УТТ [2012].

«Норка американська» — зовсім не вид підроду норка; у 2007 р. вид позначено як «тхір американський — *M. vison*», надалі назву змінено на «візон» як відповідник латини [Zagorodniuk & Dykyy 2012].

---

[10] До певної міри (що не відмічено раніше) назву «мідиця» можна пов'язати не із забарвленням хутра, а з забарвленням коронок зубів, що може свідчити про синонімічність назв «мідиця» і «бурозубка».

[11] Означення «єнот» походить від назви найвідомішої у ті часи вівери — генети (*Viverra genetta* L., 1758).

«Кам'яна куниця» і «Лісова куниця» — назви прийнятні, але означення мали би бути на другому місці. Примітно, що рід названо без додаткових означень, як «Куниця», що збігається зі списками УТТ.

«Борсук» з роду «Борсук» — та сама проблема нерозрізнення видових і родових назв (так само у «Фауні України» [Abelentsev 1968]); у назві виду в дужках додано «звичайний», у списках УТТ «європейський».

«Перев'язка» з роду «Перев'язка», з українським перегузня у вторинному синонімі — явно позиція упорядників. Назву «перегузня» висміював ще І. Підоплічко [Pidoplichko 1967: 12], і з тих часів її соромляться ставити як титульну, проте в списках УТТ прийнято саме її, з видовим означенням «степова» [Zagorodniuk & Dykyy 2012; Zagorodniuk & Emelyanov 2012] (у списку 2007 як «звичайна»).

«Видра (звичайна)» з роду «(Річкова) видра» — незручні біноменні комбінації, ще й не узгодженні між собою. У «Фауні України» [Abelentsev 1968] цю пару таксонів подано як рід «видра» і вид «видра звичайна», що краще, проте надалі видове означення «звичайна» через статус раритетності цього виду змінено на «річкова» [Zagorodniuk & Dykyy 2012; Zagorodniuk & Emelyanov 2012].

«Ведмежі, ведмедеві, ведмеді» — титульна (перша) назва родини «ведмежі» є такою ж неприродною, які і назви на основі «-ачі/ячі» (на щастя, тут не вжиті)[12] це відносний прикметник, який вказує на належність до цього об'єкту, а не цього об'єкту до більшої множини; *recte* «ведмедеві», що й прийнято у списках УТТ [ibid.]. Родова назва у множині («ведмеді») для позначення родини не підходить.

«Ведмідь бурий» з роду «(Звичайний) ведмідь» — така сама невиправдано ускладнена система позначень, як і у випадку з іншими «мисливськими» звірами; коректна родова назва — «ведмідь».

«Кабан» з роду «Свиня» родини «Кабанячі» — коментувати не треба; те саме, що відмічено й вище. Надмірна синонімія, наведена для виду, роду й родини, ситуацію ще більше ускладнюють.

Далі все подібне — зубр з роду бізон, муфлон з роду вівця, серна з роду серна, олень благородний з роду звичайний олень, лань з роду лань, білобокий дельфін з роду білобокий дельфін, морська свиня з родини морські свині тощо. Все це коментувати не варто, і так все ясно.

4. Повернення до питання по суті

4.1. Про пропозиції Президії НАНУ по суті

Необхідно прокоментувати декілька позицій, важливих для розвитку теми.

1. Є стійке враження, що позиція НАНУ була формальною, і чиновники не вчитувалися в довідки від установ НАНУ, ретельно для них підготовлені. Принаймні, дивним є рекомендація користувалися серед іншого й списком «Наукові назви земноводних та плазунів України». Могли би порекомендувати й списки риб, що трохи ближче до задач мисливців.

2. Про назви, що «були затверджені як усталені, проте пізніше окремі дослідники опублікували низку альтернативних назв, що є цілком природним розвитком процесу»: власне, це й є чесною відповіддю на питання, якими списками користуватися. Очевидно, що опублікованими (і багато разів деталізованими) є лише списки УТТ, які також розвиваються, з дедалі більшим поверненням до питомо українських назв і усталенням правил їх вжитку, проте загалом на сьогодні вони є усталеними і затвердженими товариством.

3. Про пріоритет назв «як таких, що мають пріоритет за часом публікації» — недоречна теза для вернакулярних назв, розвиток системи яких має йти відповідно до змін в таксономії та змін мовних норм і традицій. Ми не маємо писати давнє «ссущі» (як у Верхратського) замість «звірі» або «ссавці», і не варто на вивірку казати літописне «віверица». Так саме й полівок не варто називати суржиком «польовка», як у Мигуліна [Mygulin 1938]. Тоді й на корів (*Bos taurus*) чи треба казати, як у «Велесовій книзі», — «ск*о*ти», а на овець (*Ovis aries*) — «*о*йци». Врешті, ця теза суперечить попередній, яка визнає можливість змін (а списки ІЗАН, мало того, що зросійщені і містять масу помилок, не змінювалися вже 16 років).

4. Про «існування деяких неоднозначностей в українських назвах вимагає вирішення на рівні Національної академії наук України» — абсолютно неконструктивна теза, оскільки не ясно, про який механізм визнання йде мова, та й не ясно, що мається на увазі під «неоднозначностями». Можливо, варто створити комісію з термінології та номенклатури, яка би включала представників всіх часткових комісій з інституцій і наукових товариств.

[12] На експозиції ННПМ ще сумніша історія — в залі ссавців великими літерами написано «ведмедьові».

5. Про «При Інституті зоології ... діє Комісія із зоологічної термінології» — враження, наче в довідках не було вказано про подібні комісії при інших установах, зокрема музейних, де українські назви тварин є принципово важливими для здійснення статутної діяльності (експозиції, каталоги, просвіта, експертиза, консультації тощо). У відповіді ННПМ цьому присвячено три (!) абзаци, які залишилися проігнорованими. Понад те, Комісія ІЗАН є закритою. Власне тому й були створені (поновлені) аналогічні комісії при ДПМ (20.04.2023) та ННПМ (03.05.2023), і положення про них ухвалено відповідними вченими радами.

4.2. Про обсяг мисливської фауни

Власне, питання від Асоціації стосувалося неоднозначностей у трактуванні тільки українських видових назв мисливських звірів і птахів. Тобто мова не про всю фауну, а про 44 види, у т.ч. 9 видів із надряду Glires (гризуни), 22 Ferae (хижі) та 13 Ungulata (копитні) [Zagorodniuk & Dykyy 2012]. Це максимальний список: за П. Хоєцьким [Khoetsky 2010], із 44 видів повного списку 33 зустрічаються у трьох і більше часткових списках, а 27 — у понад п'яти списках з 10 проаналізованих (список подано без українських назв таксонів).

Жодного списку не знаходимо в Законі України «Про мисливське господарство і полювання», проте у окремих його статтях знаходимо згадки частини видів, зокрема у ст. 19 згадано 21 вид, у ст. 33 — 5 видів (табл. 1). Очевидно, що цей набір включає переважно поширені на практиці родовидові назви, без дотримання будь-яких правил формування таксонімів, прийнятих у контрольних списках фауни [Zagorodniuk *et al.* 2022]. Власне, ці назви стали основою і переліків у таблицях державної статистики, відомих як «2тп-мисливство» (припинила існування з початку 2022 р.). Недоліки цього списку назв викладено в ревізії списку мисливської фауни 2012 р. [Zagorodniuk & Dykyy 2012], і тут повторюватися немає сенсу.

Власне, ревізія тому й була започаткована, що списки видів не витримували жодної критики ні з огляду на таксономію (часто це роди, а не види), ні з огляду на засади їх формування, включно з означеннями «звичайний», формантами «-видний», прикладками тощо, годі казати про домінування назв, калькованих з російської (вивірка *vs* білка, сарна *vs* козуля, свиня *vs* кабан, заєць-русак *vs* заєць сірий). Примітно, що деякі зміни після статті 2012 р. таки сталися: деякі з таксонімів було змінено та диференційовано. Такі зміни списків відмічено далі в частині «4.4. Відмінності списків».

4.3. Засади формування і зміст списку видів

Засади формування списку українських назв таксонів, яких дотримуються УТТ у своїх виданнях і публікаціях, викладено в низці спеціальних праць. Підсумковою з них є праця 2023 р. «Особливості називництва хребетних тварин в українському науковому вжитку» [Zagorodniuk 2023a]. Вказану статтю підготовлено за підсумками 25-річної роботи автора в галузі називництва і з урахуванням пропозицій, які виносилися автором на обговорення на номенклатурних комісіях в період роботи в ІЗАН та подальшої співпраці з ІЗАН.

Найголовнішими засадами відповідно до вказаної статті є:

Таблиця 1. Види (або родовиди)[13] мисливських звірів у Законі про полювання (за абеткою)
Table 1. Species (or generic species) of game mammals in the Law on hunting (in alphabetical order)

Надряд	Стаття 19	Стаття 33
Glires (6)	бабак, білка, бобер, заєць-русак, кріль дикий, ондатра	—
Ferae (10)	борсук, вовк, куниця кам'яна, куниця лісова, лисиця, норка американська, собака єнотовидний, тхір лісовий	бродячий собака, бродячий кіт, вовк, лисиця, собака єнотовидний
Ungulata (7)	кабан, козуля, лань, лось, муфлон, олень європейський, олень плямистий	—

[13] Для багатьох місцевих видів, тобто в локальній фолк-номенклатурі, визнається можливість використання небіноменізованих родовидових назв (*sensu* [Atran 1998]).

(1) родові назви є уніномінальними (однослівними), у формі іменника в однині (напр., заєць, лис, олень); (2) при наявності усталених назв родовою у граматичному розумінні може бути назва підроду (напр. зубр, тхір, шакал); (3) видові назви є означеннями у формі прикметників, а у випадку іменників родовий іменник може уникатися, тому подається у списку у квадратних дужках (наприклад, [лис] корсак, [кінь] тарпан, [мустела] ласка), і видові назви не треба робити прикладками до родових; (4) види зі складу монотипних родів можуть наводитися без означення лише за текстом, після попереднього зазначення повної назви (напр., ондатра [мускусна]); проте в табличних матеріалах, каталогах і реєстрових списках рекомендовано подавати назви у повному біноменному форматі; (5) в усіх випадках асоціативні назви за можливості варто уникати (напр., не «болотяний бобер», а нутрія [болотяна]).

В таблиці 2 наведено два основні списки українських назв (2005 та 2012/2020 років), які подано поруч з науковими назвами (ліворуч) і назвами у 2тп та в Законі України «Про мисливське господарство та полювання» (праворуч). Таблицю скорочено до переліку видів, що наводяться у останньому доступному 2тп (за 2020 р.), тобто з неї вилучено 12 видів.

Таблиця 2. Наукові й українські назви мисливських звірів фауни України (тільки видові біномени)
Table 2. Scientific and Ukrainian names of game mammals of the fauna of Ukraine (species binomials only)

Надряд	Назва наукова	Зведення 2005	Чекліст 2012 (2020)	Назва в «2тп» (2020)*
Гризуни	*Oryctolagus cuniculus*	Кролик дикий	Кріль європейський	Дикий кролик (як кріль дикий) !
	Lepus europaeus	Заєць сірий	Заєць сірий	Заєць-русак !
	Sciurus vulgaris	Вивірка лісова	Вивірка лісова	Білка !
	Marmota bobak	Бабак степовий	Бабак степовий	Бабак* !
	Castor fiber	Бобер європейський	Бобер європейський	Бобер !
	Ondatra zibethicus	Ондатра	Ондатра мускусна	Ондатра !
Хижі	*Felis silvestris*	Кіт лісовий	Кіт лісовий	Кіт лісовий
	Lynx lynx	Рись звичайна	Рись євразійська	Рись
	Canis lupus	Вовк	[Пес] вовк	Вовк !
	Canis aureus	Шакал золотавий	[Пес] шакал	Шакал*
	Nyctereutes procyonoides	Собака єнотоподібний	Єнот уссурійський	Собака єнотовидний !
	Vulpes vulpes	Лис звичайний	Лис рудий	Лисиця !
	Ursus arctos	Ведмідь бурий	Ведмідь бурий	Ведмідь бурий
	Mustela erminea	Горностай	[Мустела] горностай	Горностай
	Mustela lutreola	Норка європейська	[Мустела] норка	Норка європейська*
	Mustela putorius	Тхір чорний	Тхір темний	Тхір лісовий* !
	*Neogale vison***	Норка американська	Візон річковий	Норка американська* !
	Martes martes	Куна лісова	Куниця лісова	Куниця лісова* !
	Martes foina	Куна кам'яна	Куниця кам'яна	Куниця кам'яна* !
	Meles meles	Борсук лісовий	Борсук європейський	Борсук !
	Lutra lutra	Видра річкова	Видра річкова	Видра
Копитні	*Equus hemionus*	Кулан	[Кінь] кулан	Кулан
	Sus scrofa	Свиня дика	Свиня лісова	Кабан !
	Dama dama	Лань	Лань звичайна	Лань !
	Cervus elaphus	Олень лісовий	Олень шляхетний	Олень благородний ! (як європейський)
	Cervus nippon	Олень плямистий	Олень японський	Олень плямистий !
	Capreolus capreolus	Сарна європейська	Сарна європейська	Косуля* !
	Alces alces	Лось європейський	Лось європейський	Лось !
	*Bos bonasus***	Бізон європейський	[Бик] зубр	Зубр
	Ovis musimon	Баран-муфлон	[Баран] муфлон	Муфлон !

* Зірочками позначено назви, виправлені в 2тп-2020 порівняно з 2тп-2012 (пояснення у тексті). ** Зміни в латині: *Neogale* у списку-2012 був «*Neovison*»; *Bos bonasus* був «*Bison bonasus*» (уточнено у статті щодо корекцій списку фауни 2020 року [Zagorodniuk & Kharchuk 2020b]). Назви, згадані в «мисливському» законі (ст. 19 та 33, див. табл. 1), відмічено знаком оклику (!).

Згаданими двома списками «мисливських» видів звірів є:

(1) список назв мисливських звірів, зібраний зі змісту підручника І. Делегана з кол. 2005 р. «Біологія лісових птахів і звірів», який затверджено МОН як базовий підручник у цій галузі мисливствознавства (з низкою знаних рецензентів-мисливствознавців) [Delehan *et al.* 2005];

(2) список назв мисливських звірів відповідно до огляду-ревізії 2012 року «Мисливська теріофауна України: видовий склад і вернакулярні назви» [Zagorodniuk & Dykyy 2012], повторена фактично без змін у загальному огляді теріофауни України [Zagorodniuk & Emelyanov 2012] (з дрібними уточненнями 2020 р. [Zagorodniuk & Kharchuk 2020b].

Ці списки є узгодженими, вони виходять фактично з одного джерела — послідовних варіантів списків теріофауни, які формувалися упродовж перших 10 років діяльності УТТ у форматі щорічних Теріологічних шкіл-семінарів (1994–2003), першим з яких є список 1999 р. [Zagorodniuk 1999], і проєкт першого стабілізованого списку був прийнятий на IX Теріошколі 2002 р. [Zagorodniuk & Dykyy 2002] і опублікований згодом [Zagorodniuk 2007a]. Це був перший усталений список, який став основою як списку у згаданому зведенні І. Делегана з кол. [Delehan *et al.* 2005], так і у згаданих базових зведеннях 2012 р. Для уточнення важливих для НАНУ пріоритетів зазначу, що в резолюції IX Теріошколи 2002 р. зазначено: «Опублікувати в бюлетені [*Novitates Theriologicae*] та на сайті [УТТ «Теріошкола»] повний узгоджений список українських назв ссавців...» [Zagorodniuk & Dykyy 2002: 98]. Список видів на вебсайті УТТ створено 11.08.2003 (URL).

4.4. Відмінності списків

Списки 2005–2007 та 2012 років є максимально узгодженими, проте, звісно, відбувся деякий їх розвиток, що цілком природно. Нові зміни були затвердженні рішеннями УТТ (засідання й резолюція 18 Теріошколи 2011 р.) [Tovpinets 2012]. Зокрема, за цей час було впорядковано назви вищих таксонів [Zagorodniuk 2008] та ревізовано списки немишовидих гризунів [Zagorodniuk 2009] і гризунів-землериїв [Korobchenko & Zagorodniuk 2009, 2010; Korobchenko *et al.* 2010], розроблено називничі засади опису таксономічного різноманіття ссавців і впорядковано список родів і надродових груп ссавців Європи, включно з їхніми українськими назвами [Zagorodniuk & Kharchuk 2011].

Серед основних змін стосовно мисливських звірів став відхід від видових означень «дикий» і по можливості «звичайний», а також уникнення означення «лісовий», якого до списку 2005 р. [Delehan *et al.* 2005] було запропоновано надмірно багато (очевидно через специфіку назви самого видання), надто для видів, що далеко не завжди є лісовими (*Cervus elaphus*, *Meles meles*), хоча деяким іншим це, навпаки, запропоновано (*Sus scrofa*, на заміну означення «дика»). Також було введено «факультативні» родові назви для *Canis* [Пес], *Mustela* [Мустела], *Equus* [Кінь], *Bos* [Бик], *Ovis* [Баран], що важливо для ведення баз даних, оскільки поля родових і видових назв часто розділені. Такі назви не є обов'язковими через наявність видових означень в іменниковій формі, прикладами чого є «[Кінь] тарпан», «[Мустела] горностай», «[Лис] корсак». Демінутивну назву «Кролик» залишено для дрібних американських *Sylvilagus*, а короткий варіант у парі назв «куна/куниця» змінено з короткого (огляд 2005 р.) на довгий (огляд 2012 р.) для уникнення омонімії з багатозначним терміном «куна».

За пропозиціями мисливствознавців припинено вжиток номену «собака єнотоподібний» як архаїзму, який давно не має стосунку до роду «пес», є важким для вимови (як і його латина) і на практиці давно замінений на «єнот» [Zagorodniuk & Dykyy 2012 та ін.].

Прикладами подібних до «єнота» трансформацій у назвах ссавців є такі: «миша польова → полівка» (*Mus arvalis* → *Microtus arvalis*), «кажан вухастий → вухань», «землерийка бурозуба → бурозубка», «дельфін білобокий → білобочка», «олень козулистий» → «козуля». І в цьому ряду трансформація «пес єнотовий → єнот» нічим не відмінна і є цілком логічною.

Звісно, настав час для вилучення із вжитку комерційної назви «норка американська», оскільки пройшли часи, коли актуальною була підміна назви хутра аборигенної норки (*Muste-*

la lutreola) хутром з «норок» виду, що представляє інший рід, *Neogale* (*Neovison* auct.), для якого запропоновано благозвучний відповідник назви типового виду — «Візон», а в якості видового означення — характеристичну ознаку поширення («річковий»). Це й було закріплено в оглядах 2012 р. [Zagorodniuk & Dykyy 2012; Zagorodniuk & Emelyanov 2012] і цілком сприйнято колегами (на сьогодні — 485 результатів в Google).

Зміни в таблиці за час розвитку номенклатури, що минув від огляду 2012 р. [Zagorodniuk & Dykyy 2012] до сьогодення, позначено зірочками. Як «сьогодення» прийнято основний список теріофауни 2012 р. [Zagorodniuk & Emelyanov 2012], доповнений змінами, фіксованими на 2020 р. [Zagorodniuk & Kharchuk 2020b] з іншими дрібними уточненнями, відміченими на вебсайті УТТ, проте вони не стосуються «мисливської» фауни.

Зміни в 2тп (2020) порівняно з 2012 р. такі: «козуля» раптом стала «косулею», «байбак» став «бабаком» (що добре), «норку вільну» поділили, нарешті, на «норку європейську» та «американську», «куницю», нарешті, поділили на «куницю кам'яну» і «лісову», «тхір чорний» став «тхором лісовим», додався шакал. Було би правильно додати й нутрію болотяну (*Myocastor coypus*) та ракуна північного (*Procyon lotor*), які є в опублікованих списках 2005, 2007 та 2012 років [loc. cit.], проте поки до цього ситуація не розвинулася.

Очевидні як прогрес, як деградація списків видів у 2тп. Прогресом є поділ двох з чотирьох збірних «видів» (по суті родів) на два, у т.ч. «куниць» і «норок». В останньому випадку мова про виокремлення чужорідного виду від раритетного аборигена, що важливо, але зроблено це не до кінця послідовно, оскільки залишення «родової» назви аборигена для адвентиста може послабляти увагу користувачів мисливських угідь до відмінностей цих двох протилежних за статусами видів. Залишилися не розрізненими види «лисиці» (один із них високо раритетний, корсак) і «сарни» (сарна сибірська не відмічена також). Явним недоліком залишаються кальки назв з радянських (російськомовних) назв, зокрема «заєць-біляк», «білка», «козуля» (остання у списку 2020 взагалі стала «косулею»), «кабан», «олень плямистий». Особливості цих назв за потреби відновлення питомо українських назв докладно розглянуто в огляді назв мисливських звірів 2012 р. [Zagorodniuk & Dykyy 2012].

Так само проблемним залишається використання «родовидових» назв, тобто родових назв на місці видових. На рівні локальних фаун дійсно більшість родів представлена одним видом, тобто вони є монотипними, і часом достатньо сказати, що «в цих угіддях зустрічаються заєць, лисиця та олень», але така фраза далеко не на всіх територіях є однозначною. На Поліссі заєць може бути білим (*Lepus timidus*), на сході лисиця може бути степовою (*Vulpes corsac*), в Подніпров'ї сарна може бути сибірською (*Capreolus pygargus*). Все це й подібне детально пояснено у згаданій праці 2012 р. [Zagorodniuk & Dykyy 2012].

Ще одним недоліком списків 2тп та подібних переліків є означення, які вводять в оману. Так, «тхір лісовий» вкрай нечасто є лісовим, проте є звичайним в селищах. Тому доречно вживати більш нейтральне означення «темний», поширене в низці джерел. Стосовно «оленя плямистого» варто сказати, що «плямистим» є не тільки він, але й олень-аксис індійський, якого не менш часто називають «плямистим» і якого все частіше інтродукують або утримують у вольєрних господарствах різних країн. (Сарни, до речі, в молодості також виразно плямисті, що й відображено в самому слові «сарна» — від давнішого слова «шарий»). Тому варто, подібно до латини (*Cervus nippon*), повернутися до означення «японський».

Недолугості дотепер не опублікованих у фахових виданнях таблиць з назвами звірів на вебсайті ІЗАН проаналізовано вище, і тут цьому не варто приділяти увагу. Для нормального розвитку ситуації потрібні узгоджені дії і позиції різних установ, з аргументуванням тих чи іншим списків і використанням тих чи інших назв та урахуванням наявних фахових публікацій, що включають реєстри назв та списки біоти. Принципи пріоритету, на чому на сьогодні наполягає НАНУ, тут абсолютно недоречні, оскільки для сучасних таксономічних схем неможливо використовувати тільки старі реєстрові списки назв і оскільки сучасні списки дають шанс на виправлення недолугостей і викривлень, породжених мовною політикою у попередні періоди розвитку української наукової мови і знань про біоту України.

4.5. Список «мисливської теріофауни» України

Використовуючи «повний» список мисливської фауни за критеріями, викладеними у статті П. Хоєцького [Khoetsky 2010] і приймаючи за основу українські назви у статті 2012 р. [Zagorodniuk & Dykyy 2012], закріплені в огляді теріофауни України [Zagorodniuk & Emelyanov 2012] з подальшими окремими уточненнями [Zagorodniuk & Kharchuk 2020b], тут впорядковано максимально повний список. За його основу взято список 2012 р., що включає 44 види з 30 родів 14 родин. До нього додано п'ять видів, на які був промисел принаймні в історичні часи, — кріт, хохуля та їжак з ряду комахоїдних (крота подає в таблиці та їжака рекомендує по тексту П. Хоєцький [2010] плюс росомаха і монах з надряду хижих.

Після цих доповнень у списку є 49 видів з 35 родів 17 родин (див. табл. 2). У квадратних дужках подано: (1) необов'язкові родові назви при власних назвах видів у формі іменника (напр, «[Кінь] тарпан»), (2) необов'язкові частини назв у монотипних родах або підродах (напр., [Мустела] для підроду Тхір). Змін з таксономіє порівняно зі списками 2012 р. дві, обидві стосуються наукових назв родів: *Neovison* → *Neogale* (перейменування), *Bison* → *Bos* (об'єднання родів). Позначки біля назв видів: † — вимерлий в історичні часи; Δ — вселенець або інтродуцент; R — раритет, внесений до Червоної книги України.

Післямова

1. Історія з назвами мисливських звірів показала, як одне рішення чиновників могло перекреслити діяльність цілого наукового товариства та наскільки нерівнозначні установи в увазі до їхніх доробків, і як можна ігнорувати їхні доробки, попри активне їх використання на практиці. Важливо пам'ятати, що найголовнішими розробниками й користувачами реєстрів українських назв тварин передусім мають бути науково-природничі музеї, які, власне, і мають у своїх задачах поширення природничих знань, включно з веденням каталогів регіональної біоти і колекцій, експозиційною і загалом просвітницькою діяльністю, в якій українські назви тварин є важливою ланкою комунікації з різними соціумами.

2. Історія з ігноруванням доробків наукового товариства і поверненням до давніх списків, які орієнтовані на узгодження з іншомовними (зокрема й російськомовними) реєстрами, по суті є моделлю успішного протискання антиукраїнських наративів і зменшення значимості питомо українських назв, що вже не раз було в історії української наукової термінології й номенклатури і докладно висвітлено в багатьох працях. Діяльність наукових товариств має розвиватися попри свавілля чиновників, які намагаються перекрити рух фаховим довідкам і фаховим публікаціям, проте варто розуміти, що ці чиновники пройдуть свої ротації і будуть забуті, а назви тварин, зокрема й українські, були до них і збережуться після них.

3. Чиновники мають збагнути, а колеги бачити, що розвиток української наукової термінології та номенклатури, зокрема й у стосунку до назв мисливських звірів, має розвиватися не шляхом радянських призначень «авторитетності» і «пріоритетності», не підкріплених нічим, окрім власної пихи та адмінресурсу. Основою, безумовно, мають бути переліки й довідники, підготовлені як наукові публікації, з великою часткою спеціальних публікацій у фахових зоологічних або мовознавчих виданнях і, що важливо, успішною практикою вжитку у наукових публікаціях, прикладом чого є сотні наукових статей Українського теріологічного товариства, зокрема у його виданнях *Novitates Theriologicae* та *Theriologia Ukrainica*.

4. Для розвитку ситуації в руслі фахових дискусій і консенсусу в корекції списків таксонімів доцільно створити при НАНУ номенклатурну комісію, що включала би представників всіх установ, які ведуть аналіз і моніторинг біорізноманіття. Для цього автор розробив проєкт Програми формування і діяльності фахової групи «Комісія з реєстрів біотичного різноманіття», переданий восени 2025 р. до Президії НАНУ, в задачі якої важливо поставити затвердження вже існуючих списків біоти за пріоритетними групами тварин, включаючи «червоні» списки, карантинні види, чужорідні види, мисливську фауну, об'єкти промислу, для яких важливим є формування реєстрів з українськими назвами таксонів. При цьому ключовим критерієм має бути наявність фахових публікацій щодо відповідних списків.

Таблиця 3. Наукові й українські назви мисливських звірів фауни України

Table 3. Scientific and Ukrainian names of game mammals of the fauna of Ukraine

Надряд і родина	Назва роду	Види у фауні України
1. Glires — Гризуни		
○ Leporidae — Зайцеві	*Oryctolagus* — Кріль	*Oryctolagus cuniculus* † — Кріль європейський
	Lepus — Заєць	*Lepus europaeus* — Заєць сірий
	«	*Lepus timidus* — Заєць білий R
○ Sciuridae — Вивіркові	*Sciurus* — Вивірка	*Sciurus vulgaris* — Вивірка лісова
	Marmota — Бабак	*Marmota marmota* † — Бабак гірський
	«	*Marmota bobak* R — Бабак степовий
○ Castoridae — Боброві	*Castor* — Бобер	*Castor fiber* — Бобер європейський
○ Cricetidae — Хом'якові	*Ondatra* — Ондатра	*Ondatra zibethicus* Δ — Ондатра мускусна
○ Echimyidae — Щетинцеві	*Myocastor* — Нутрія	*Myocastor coypus* Δ — Нутрія болотяна
2. Eulipotyphla — Комахоїдні		
○ Erinaceidae — Їжакові	*Erinaceus* — Їжак	*Erinaceus roumanicus* — Їжак білогрудий
○ Talpidae — Кротові	*Desmana* — Хохуля	*Desmana moschata* R † — Хохуля руська
	Talpa — Кріт	*Talpa europaea* — Кріт європейський
3. Ferae — Хижі		
○ Felidae — Котові	*Felis* — Кіт	*Felis silvestris* R — Кіт лісовий
	«	*Felis catus* Δ — Кіт свійський
	Lynx — Рись	*Lynx lynx* R — Рись євразійська
Canidae — Псові	*Canis* — Пес	*Canis familiaris* Δ — Пес свійський
	«	*Canis lupus* — [Пес] вовк
	«	*Canis aureus* Δ — [Пес] шакал
	Nyctereutes — Єнот	*Nyctereutes procyonoides* Δ — Єнот уссурійський
	Vulpes — Лис	*Vulpes vulpes* — Лис рудий
		Vulpes corsac R — Лис корсак [степовий]
○ Ursidae — Ведмедеві	*Ursus* — Ведмідь	*Ursus arctos* R — Ведмідь бурий
○ Phocidae — Тюленеві	*Monachus* — Монах	*Monachus monachus* † — Монах середземний
○ Procyonidae — Ракунові	*Procyon* — Ракун	*Procyon lotor* Δ — Ракун північний
○ Mustelidae — Мустелові	*Mustela* — Мустела	*Mustela erminea* R — [Мустела] горностай
	«	*Mustela nivalis* — [Мустела] ласиця
	«	*Mustela lutreola* R — [Мустела] норка [європейська]
	«	*Mustela putorius* R — Тхір темний
	«	*Mustela eversmanni* R — Тхір степовий
	Neogale — Візон	*Neogale vison* Δ — Візон річковий
	Martes — Куниця	*Martes martes* — Куниця лісова
	«	*Martes foina* — Куниця кам'яна
	Gulo — Росомаха	*Gulo gulo* † — Росомаха тайгова
	Vormela — Перегузня	*Vormela peregusna* R — Перегузня степова
	Meles — Борсук	*Meles meles* — Борсук європейський
	Lutra — Видра	*Lutra lutra* R — Видра річкова
4. Ungulata — Копитні		
○ Equidae — Коневі	*Equus* — Кінь	*Equus hemionus* Δ — [Кінь] кулан
	«	*Equus ferus* R — [Кінь] тарпан
○ Suidae — Свиневі	*Sus* — Свиня	*Sus scrofa* — Свиня лісова
○ Cervidae — Оленеві	*Dama* — Лань	*Dama dama* Δ — Лань звичайна
	Cervus — Олень	*Cervus elaphus* — Олень шляхетний
	«	*Cervus nippon* Δ — Олень плямистий
	Capreolus — Сарна	*Capreolus capreolus* — Сарна європейська
	«	*Capreolus pygargus* Δ — Сарна азійська
	Alces — Лось	*Alces alces* R — Лось європейський
○ Bovidae — Бикові	*Bos* — Бізон	*Bos bonasus* R — [Бик] зубр
	Saiga — Сайга	*Saiga tatarica* Δ — Сайга татарська
	Rupicapra — Скельниця	*Rupicapra rupicapra* † — Скельниця гірська
	Ovis — Баран	*Ovis musimon* Δ — Баран муфлон

Подяки

Автор висловлює подяку колегам, які своєю участю спряли розвитку ідеї і змісту цієї статті. Зокрема, моя подяка В. Яковлєву, одному з ініціаторів запиту до НАНУ про назви мисливських видів, за важливі коментарі й зауваження щодо наповнення рукопису. Дякую В. Радченку за важливі настановчі коментарі до першої версії рукопису та рекомендації щодо обговорення задач академічних установ стосовно розвитку природничої термінології. Моя подяка колегам, що взяли активну участь у обговоренні запитів і відповідей академічних установ щодо назв мисливських видів, зокрема І. Ємельянову, Е. Король та Т. Яницькому. Дякую М. Колеснікову та Е. Різун за обговорення окремих положень, а також Г. Межжеріній, С. Харчуку та В. Яковлєву за коректуру тексту статті й важливі редакторські зауваження.

Декларації

Фінансування. Дослідження виконано в рамках науково-дослідної роботи ННПМ НАНУ «Наукові фондові колекції та експозиція природничих музеїв як джерело вивчення формування, історії розвитку та змін біотичного різноманіття в умовах війни в Україні; музейна-педагогічна діяльність наукових музеїв та її значення у воєнний час» (Державний реєстраційний номер 0124U000572).

Конфлікт інтересів. Автор не має конфліктів інтересів, які могли би вплинути на зміст статті. Розглянуті у тексті суперечливі позиції різних комісій є лише матеріалом для аналізу і пошуку компромісів на основі належних обґрунтувань тих чи інших систем реєстрових назв тварин, чому й присвячено статтю.

References

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

Abelentsev, V. I. 1968. *Mustelids.* Naukova Dumka, Kyiv, 1–280. (Series: Fauna of Ukraine. Vol. 1, Is. 2). [Ukrainian]

Akimov, I. A. (ed.). 2009. *Red Book of Ukraine. Animal World.* Global Consulting, Kyiv, 1–624. ISBN 978-966-97059-0-7. [Ukrainian] http://redbook-ua.org

Atran, S. 1998. Taxonomic ranks, generic species, and core memes. *Behavioral and Brain Sciences*, **21** (4): 593–604. CrossRef

Bannikova, A. A., V. S. Lebedev, A. A. Lissovsky, V. Matrosova, N. I. Abramson, [et al.]. 2010. Molecular phylogeny and evolution of the Asian lineage of vole genus Microtus (Rodentia: Arvicolinae) inferred from mitochondrial cytochrome b sequence. *Biological Journal of the Linnean Society*, **99** (3): 595–613. CrossRef

Bashta, A.-T., L. Pokrytiuk, P. Benda. 2010. Alcathoe's bat Myotis alcathoe — a new bat species (Chiroptera: Vespertilionidae) in Ukraine. *Vestnik zoologii*, **44** (6): 552.

Bashta, A.-T., M. Piskorski, R. W. Mysłajek, [et al.]. 2011. Myotis alcathoe in Poland and Ukraine: new data on its status and habitat in Central Europe. *Folia Zoologica*, **60** (1): 1–4. CrossRef

Bashta, A.-T., I. Ivashkiv, A. Krokhmal. 2018. New records of Myotis alcathoe (Vespertilionidae, Chiroptera) in Ukraine. *Theriologia Ukrainica*, **16**: 163–165. CrossRef

Benda, P. 2004. Myotis aurascens Kusjakin, 1935 — Steppen-Bartfledermaus. *In:* Niethammer, J., F. Krapp (eds). *Handbuch der Säugetiere Europas. Bd. 4 (Teil II/2).* Aula-Verlag, Wiebelsheim, 1149–1158. ISBN 3-89104-639-1.

Biliak, B. Domestic animals as basis of formation of the Carpathian landscape: the Carpathian buffalo and the Hutsulian horse. *Proceedings of the Theriological School*, **13**: 98–100. CrossRef

Castiglia, R., F. Annesi, G. Aloise, G. Amori. 2007. Mitochondrial DNA reveals different phylogeographic structures in the water shrews Neomys anomalus and N. fodiens (Insectivora: Soricidae) in Europe. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, **45**: 255–262. CrossRef

Charlemagne, M. 1920. *Mammals of Ukraine. Short Guide*. Vukoopspilka, Kyiv, 1–83. [Ukrainian] URL

Charlemagne, M. V. 1927. Mammals. Reptiles. Amphibians *In:* Charlemagne, M., K. Tatarko. *Names of Vertebrates.* State Publishing House of Ukraine, Kyiv, 9–67. [Ukrainian]

Delehan, I. V., I. I. Delehan, I. I. Delehan. 2005. *Biology of Forest Birds and Mammals*. Polly, Lviv, 1–600. [Ukrainian]

Evstafiev, I., I. Zagorodniuk. 2025. Insectivorans (Lipothyphla) of Left-bank Ukraine and Crimea: analytical materials on fauna and ecology. *Theriologia Ukrainica*, **29**: 3–64. [Ukrainian] CrossRef

Fesenko, H. V., A. A. Bokotey. 2000. *Annotated List of the Ukrainian Scientific Names of the Birds of the Fauna of Ukraine*. Kyiv, Lviv, 1–44. [Ukrainian]

Fesenko, H. 2007. Forms of the Ukrainian bird names of genus rank in classification of bird fauna of Ukraine. *Bulletin of Lviv University. Biological series,* **43**: 3–12. [Ukrainian]

Fesenko, H. V., A. A. Bokotey. 2007. *Annotated List of the Ukrainian Scientific Names of the Bird Species Belonging to the Fauna of Ukraine. 3rd ed.* Kyiv, Lviv, 1–112. ISBN 966-8734-08-4. [Ukrainian] URL

Fesenko, H. 2008. Unification of the Ukrainian scientific names of overgenus taxons in classification of the birds of the world. *Scientific notes of the State Museum of Natural History (Lviv),* **24**: 207–218. [Ukrainian]

Fesenko, H. V. 2013. Formation of the composition of names of genera and species of birds in the Ukrainian lexicon. *Scientific Notes of the State Museum of Natural History (Lviv),* **29**: 203–213. [Ukrainian]

Fesenko, H. V. 2015. Concord of form of Latin and Ukrainian names in classification of birds. *Branta*, **18**: 7–15. [Ukrainian]

Fesenko, H. V. 2016. Ukrainian names of overgenus taxa in the nomenclature of the birds of the World. *Proceedings of the National Museum of Natural History*, **14**: 73–85. [Ukrainian] CrossRef

Fesenko, H. V. 2018. *The Ukrainian Nomenclature of the Birds of the World*. Dionat, Kryvyi Rih, 1–580. [Ukrainian]

Fesenko, H. 2022. *Diversity of the Modern Avifauna of Ukraine.* Western Ukrainian Ornithological Society. Academperiodika, Kyiv, 1–184. [Ukrainian] CrossRef

Gazzard, A., H. Meinig. 2024. Neomys milleri (Europe assessment). *The IUCN Red List of Threatened Species 2024*: e.T221738646A221739317. CrossRef

Gromov, I. M., I. Y. Polyakov. 1977. *Voles (Microtinae).* Nauka, Leningrad, 1–504. (Series: Fauna of the USSR; Vol. 3, Is. 8). [Russian]

Groves, C. P., P. Grubb. 2011. *Ungulate Taxonomy.* The John Hopkins University Press, Baltimore, 1–416. CrossRef

Horpynych, V. O. 2004. *Morphology of the Ukrainian Language: Textbook. Publishing Centre* 'Academy', Kyiv, 1–336. ISBN 966-580-179-1 URL

Igea, J., P. Aymerich, A. A. Bannikova, [et al.]. 2015. Multilocus species trees and species delimitation in a temporal context: Application to the water shrews of the genus Neomys. *BMC Evolutionary Biology*, **15**: art. 209. CrossRef

ICZN... 2003. *International Code of Zoological Nomenclature. Fourth Edition.* Translated by Yu. Nekrutenko. Kyiv, I–XXV + 1–176. ISBN 966-96182-3-1. [Ukrainian]

Kharchuk, S., I. Zagorodniuk. 2019. Mammal families of the world: review of taxa and their Ukrainian names. *Geo&Bio*, **17**: 85–115. [Ukrainian] CrossRef

Khoetsky, P. B. 2010. To the analysis of the list of hunting animals of Ukraine. *Scientific Bulletin of the National Forestry University of Ukraine*, **20** (9): 30–39. [Ukrainian]

Korneev, O. P. 1952. *Key to the Mammals of the Ukrainian RSR*. Radianska shkola, Kyiv, 1–216. [Ukrainian]

Korobchenko, M., I. Zagorodniuk. 2009. Taxonomy and levels of differentiation in mole-rats (Spalacidae) of the fauna of Ukraine and adjacent countries. *Scientific Bulletin of the Uzhhorod University. Series Biology*, **26**: 13–26. [Ukrainian] https://shorturl.at/bcHS4

Korobchenko, M. A., I. V. Zagorodniuk. 2010. Scientific and Ukrainian vernacular names of mole rats (Spalacidae) of the fauna of Ukraine. *In:* I. V. Skilsky & N. A. Smirnov (eds). *Problems of Study and Conservation of Animals [...]*. DrukArt, Chernivtsi, 229–238. [Ukrainian] URL

Korobchenko, M. A., I. V. Zagorodniuk, I. G. Emelyanov. 2010. Underground rodents as life type of mammals. *Proceedings of the National Museum of Natural History*, **8**: 5–32. [Ukrainian] http://goo.gl/Roo0MO

Krystufek, B. 2016. Chionomys syriacus (formerly as: Chionomys nivalis) (errata version published in 2017). *The IUCN Red List of Threatened Species 2016*: e.T4659A115069366. CrossRef

Kryštufek, B., G. Shenbrot, F. Janžekovič. 2021. Long-standing taxonomic confusion over the identity of Hypudaeus syriacus Brants, 1827, at last resolved. *Mammalia*, **85** (6): 603–611. CrossRef

Kryštufek, B., G. Shenbrot. 2022. *Voles and Lemmings (Arvicolinae) of the Palaearctic Region*. University Press, University of Maribor, 1–449. CrossRef

Lazariev, D., I. Zagorodniuk, I. Emelyanov. 2025. The nutria (Myocastor coypus) in water bodies of Ukraine: formation of wild populations and their place in the guild of phytophagous semiaquatic rodents. *Hydrobiological Journal*, **61** (3): 41–62. [Ukrainian] URL

Markevych, O. P., K. I. Tatarko. 1983. *Russian-Ukrainian-Latin Zoological Dictionary*. Naukova Dumka, Kyiv, 1–412. [Ukrainian]

Mezherin, S. V. 1995. Discovery of a new species of shrew Sorex sp. (Insectivora, Soricidae) for Ukraine. *Vestnik zoologii*, No. 5–6: 17. [Russian]

Mezherin, S. V. 1997. Systematic revision of wood mice Apodemus Kaup, 1829 auc. (Rodentia, Muridae) of the Northern Eurasia. *Vestnik zoologii*, **31** (4): 29–41. [Russian] URL

Mezherin, S. V., O. I. Lashkova. 2013. *The Mammals of Ukraine (Reference Book).* Naukova Dumka, Kyiv, 1–358. [Ukrainian]

Nekrutenko, Y. 2003. Preface to the Ukrainian translation. *In: International Code of Zoological Nomenclature. Fourth edition*. Translation from English and French. Kyiv, IX–XXV. [Ukrainian]

Pidoplichko, I. G. 1967. On some shortcomings in the development of national zoological terminology and nomenclature. *Vestnik zoologii*, (4): 8–15. [Russian]

Pysanets, Y. 2007. *Amphibians of Ukraine. A Guide to the Identification of Amphibians in Ukraine and Neighbouring Countries.* Rayevsky's Publishing House, Kyiv, 1–192. ISBN 966-7016-41-2. [Ukrainian] URL

Reshetylo, O. 2013. *Zoogeography: a textbook.* Institute of Ecology of the Carpathians, NAS of Ukraine, Lviv, 1–232. ISBN 978-966-613-977-4

Shcherbukha, A. Y. 2003. *Ukrainian Nomenclature of the Fish Fauna of Ukraine*. NNPM, Kyiv, 1–50. [Ukrainian] URL

Sokur, I. T. 1960. *Mammals of the Fauna of Ukraine and Their Economic Importance*. Derzhuchpedvydav, Kyiv, 1–211. [Ukrainian] URL

Soubrier, J., G. Gower, K. Chen, S. M. Richards, B. Llamas, [et al.]. 2016. Early cave art and ancient DNA record the origin of European bison. *Nature Communications*, **7**: 13158. URL

Tovpinets, M. 2012. The XVIII Theriological School-Seminar «Morphological variability of mammals and protection of their diversity» (Kazantyp, 2011). *Proceedings of the Theriological School*, **11**: 159–163. [Ukrainian] CrossRef

Zagorodniuk, I. V., A. V. Mishta. 1995. On species identity of the *Erinaceus* hedgehogs of Ukraine and adjoining countries. *Vestnik zoologii*, **29** (2–3): 50–57. [Russian] URL

Zagorodniuk, I. V., O. O. Fedorchenko. 1995. Allopatric species among rodent group Spermophilus suslicus (Mammalia). *Vestnik zoologii*, **29** (5–6): 49–58. [Russian] URL

Zagorodniuk, I. 1996. Rare shrew species in the territory of Ukraine: legends, facts, and diagnostics. *Vestnik zoologii*, **30** (6): 53–69. URL

Zagorodniuk, I. 1999. Checklist of mammal fauna of Ukraine. *In:* Zagorodniuk, I. V. (ed.). *Mammals of Ukraine Protected by the Bern Convention*. Institute of Zoology, NAS of Ukraine, Kyiv, 202–210. (Series: Proceedings of the Theriological School; Vol. 2). [Ukrainian] URL

Zagorodniuk, I. V. 2001a. Genera of mammals in the East-European fauna and their Ukrainian names. Part. 1. General theses. Insectivores, bats, and carnivores. *Proceedings of the National Museum of Natural History*, **1**: 113–132. [Ukrainian] URL

Zagorodniuk, I. 2001b. Migration of bats: the essence of phenomenon, fundamental definitions, methods of investigations. *In:* Zagorodniuk, I. (ed.). *Migration Status of Bats in Ukraine.* Ukrainian Theriological Society, Kyiv, 8–20. (Series: Novitates Theriologicae; Pars 6). [Ukrainian] URL

Zagorodniuk, I. V., I. V. Dykyy. 2002. IX International Theriological School-Seminar 'Methods of Mammal Fauna Census'. *Vestnik zoologii*, **36** (6): 97–98. [Ukrainian] URL

Zagorodniuk I. 2007a. Ukrainian names of mammals distributed on the territory of Ukraine (adopted by the IX Theriioschool as the basis of the list of theriofauna). *Novitates Theriologicae*, Pars 7: 28–36. [Ukrainian] URL

Zagorodniuk, I. 2007b. Allospecies of rodent group Sicista 'betulina': spatial relationships from the viewpoint of limiting similarity concept. *Visnyk of the Dnipropetrovsk University. Series Biology & Ecology*, **15** (1): 45–53. [Ukrainian] CrossRef

Zagorodniuk, I. 2008. Scientific names of mammalian orders: from descriptive to uniform. *Visnyk of the Lviv University. Series Biology*, **48**: 33–43. [Ukrainian] URL

Zagorodniuk, I. V. 2009. Taxonomy and nomenclature of the non-Muroidea rodents of Ukraine. *Proceedings of Zoological Museum*. Kyiv, **40**: 147–185. [Ukrainian] URL

Zagorodniuk, I., I. Dykyy. 2009. Brandt's bat (Myotis brandtii) in the Western Ukraine: identification, distribution, ecomorphology. *Visnyk of the Lviv University. Series Biology*, **49**: 111–127. URL

Zagorodniuk, I., S. Kharchuk. 2011. Nomenclature principles of taxonomic diversity description of European mammals. *Scientific Bulletin of the NULES of Ukraine. Series Forestry & Gardening*, **164** (3): 88–97. [Ukrainian] URL

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] URL

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] URL

Zagorodniuk, I. 2016. The 'ground hare' in Eastern Europe: Ochotona or Allactaga? *Proceedings of the Theriological School*, **14**: 16–33. [Ukrainian] CrossRef

Zagorodniuk, I., S. Kharchuk. 2017. The Ukrainian zoonymics and the mutual influence of scientific and vernacular names of mammals. *Proceedings of the National Museum of Natural History*, **15**: 37–66. [Ukrainian] CrossRef

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

Zagorodniuk, I., Barkaszi, Z. 2018. Mammals of the Carpathians in the Red Data Book of Ukraine. *Scientific Bulletin of the Uzhhorod University. Series Biology*, **45**: 20–32. [Ukrainian] CrossRef

Zagorodniuk, I., V. Parkhomenko. 2018. The Ukrainian Zoological Journal and its successors in the light of the past of zoology in Ukraine. *Geo&Bio,* **16**: 147–154. [Ukrainian] CrossRef

Zagorodniuk, I., K. Ocheretna. 2019. Theriological Schools and their reports. *Theriologia Ukrainica*, **18**: 166–168. [Ukrainian] URL

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

Zagorodniuk, I. 2020b. An outstanding researcher of the fish fauna of Ukraine Anatoliy Shcherbukha (1935–2020). *Geo&Bio*, **19**: 148–153. [Ukrainian] CrossRef

Zagorodniuk, I. 2020c. Theoretical and material species and the concept of speciesness (about the reality of species, types of species and their diversity). *Geo&Bio,* **19**: 32–53. [Ukrainian] CrossRef

Zagorodniuk, I., S. Kharchuk. 2020a. A historical, etymological, and biogeographical study of Ukrainian names of mammals of the genus Spermophilus (Mammalia). *Theriologia Ukrainica,* **19**: 66–89. [Ukrainian] CrossRef

Zagorodniuk, I., S. Kharchuk. 2020b. List of mammals of Ukraine 2020: additions and clarifications. *Theriologia Ukrainica,* **20**: 10–28. [Ukrainian] CrossRef

Zagorodniuk, I. 2021. Nomen 'schur' as the Ukrainian name of mammals from the genus Arvicola: historical and etymological survey. *Visnyk of the Lviv University. Series Biology*, **84**: 16–32. [Ukrainian] CrossRef

Zagorodniuk, I., M. Korobchenko, K. Ocheretna. 2022. Checklists of fauna and designations of species status. *Cherkasy University Bulletin. Biological Sciences Series*, No. 2: 21–31. [Ukrainian] CrossRef

Zagorodniuk, I. 2023a. Features of vertebrate naming in Ukrainian scientific usage. *Scientific Bulletin of the Uzhhorod University. Series Biology*, **54**: 44–64. [Ukrainian] CrossRef

Zagorodniuk, I. 2023b. *Terrestrial Vertebrates of Ukraine: Adventive Component*. Natl Mus. Nat. Hist., NAS of Ukraine, Kyiv, 1–62. ISBN 978-617-14-0080-1. [Ukrainian] URL

Zagorodniuk, I., M. Korobchenko. 2023. The chorology of Spalax arenarius as endemic rodent species to the Lower Dnipro sands and Tauride steppe. *Theriologia Ukrainica*, **26**: 105–131. [Ukrainian] CrossRef

Zagorodniuk, I. 2024. Deminutives and the formation of diversity of taxonomic names in Ukrainian zoonomics. *In:* Mezhzherina, G. V., O. Y. Korchuk (eds). *World Dimensions of Educational Trends*, National Aviation University. Kyiv, **17**: 114–129. [Ukrainian] URL