



Національний науково-природничий музей
Українське теріологічне товариство

Theriologia Ucrainica

volume 23 • 2022



Theriologia Ukrainica

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

науковий рецензований журнал
Українського теріологічного товариства

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

Київ • 2022 • Том 23 • 156 с.

Редакційна колегія

Головний редактор

Загороднюк, Ігор, канд. біол. наук, Київ

Заступник головного редактора

Баркасі, Золтан, канд. біол. наук, Київ

Рековець, Леонід, докт. біол. наук, Вроцлав

Секретар редакції

Коробченко, Марина, магістр екології, Київ

Члени редколегії

Бальчаускас, Лінас, докт. біол. наук, Вільнюс

Башта, Андрій-Тарас, канд. біол. наук, Львів

Волох, Анатолій, докт. біол. наук, Мелітополь

Гацак, Сергій, канд. біол. наук, Славутич

Дикий, Ігор, канд. біол. наук, Львів

Ємельянов, Ігор, докт. біол. наук, Київ

Криштунке, Борис, доктор, Любляна

Лобков, Володимир, докт. біол. наук, Одеса

Махолан, Мілош, докт. прир. наук, Брно

Мілютін, Андрій, канд. біол. наук, Тарту

Надаховський, Адам, докт. габ., Вроцлав

Новицький, Василь, докт. біол. наук, Київ

Попова, Лілія, канд. біол. наук, Київ

Постава, Томаш, докт. габіл., Краків

Придатко, Василь, канд. біол. наук, Київ

Рідуш, Богдан, докт. геогр. наук, Чернівці

Тархнішвілі, Давид, докт. біол. наук, Тбілісі

Тищенко, Володимир, канд. біол. наук, Київ

Хоєцький, Павло, докт. с.-г. наук, Львів

Чанаді, Олександр, доктор філософії, Прешов

Чорба, Габор, доктор філософії, Будапешт

верстка та електронна версія: І. Загороднюк

Адреса

e-mail: mammalia@ukr.net

web: <http://terioshkola.org.ua/ua/journal.htm>

Реєстрація видання

Видання зареєстровано в Міністерстві юстиції України (свідоцтво КВ № 23105-12945ПР від 11.12.2017 р.)

Включено до Переліку наукових фахових видань України за спеціальностями «біологія», «екологія» та «лісове господарство» (категорія «Б»: накази МОН України № 886 від 02.07.2020 р. та № 1188 від 24.09.2020 р.);

попередня атестація — наказ № 1604 від 22.12.2016.

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

Фото на обкладинці: кандибка пустельний, *Scirtopoda telum* (photo by Viacheslav Kaistro)

Theriologia Ukrainica

East-European Journal of Mammalogy

(before 2018 as *Proceedings of the Theriological School*)

scientific peer-reviewed journal
of the Ukrainian Theriological Society

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

Kyiv • 2022 • Volume 23 • 156 p.

Editorial Board

Editor-in-chief

Zagorodniuk, Igor, PhD, Kyiv, Ukraine

Associate editor

Barkaszi, Zoltán, PhD, Kyiv, Ukraine

Rekovets, Leonid, Prof., DSc, Wroclaw, Poland

Editorial secretary

Korobchenko, Marina, MSc, Kyiv, Ukraine

Assistant editors

Balčiauskas, Linas, Assoc. Prof., Dr. hab., Vilnius, Lithuania

Bashta, Andriy-Taras, PhD, Lviv, Ukraine

Csanády, Alexander, PhD, Presov-Lubotice, Slovakia

Csorba, Gábor, PhD, Budapest, Hungary

Dykyi, Ihor, PhD, Lviv, Ukraine

Emelianov, Igor, Prof., DSc, Kyiv, Ukraine

Gashchak, Sergey, PhD, Slavutych, Ukraine

Khoyetsky, Pavlo, Prof., DSc, Lviv, Ukraine

Kryštufek, Boris, PhD, Ljubljana, Slovenia

Lobkov, Volodymyr, Prof., DSc, Odesa, Ukraine

Macholán, Miloš, CSc., Prof. RNDr., Brno, Czech

Miljutin, Andrei, PhD, Tartu, Estonia

Nadachowski, Adam, Prof., DrHab, Wrocław, Poland

Novytsky, Vasyl, Prof., DSc, Kyiv, Ukraine

Popova, Lilia, PhD, Kyiv, Ukraine

Postawa, Tomasz, Dr. hab., Krakow, Poland

Prydatko, Vasyl, PhD, Kyiv, Ukraine

Ridush, Bohdan, Prof., DSc, Chernivtsi, Ukraine

Tarkhnishvili, David, Prof., DSc, Tbilisi, Georgia

Tyshchenko, Volodymyr, PhD, Kyiv, Ukraine

Volkh, Anatoly, Prof., DSc, Melitopol, Ukraine

makeup and electronic version: I. Zagorodniuk

Address

e-mail: mammalia@ukr.net

web: <http://terioshkola.org.ua/en/journal.htm>



Theriologia Ukrainica

Східноєвропейський теріологічний журнал
East-European Journal of Theriology

Том 23 • 2022

<http://terioshkola.org.ua>

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

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

ЗМІСТ

Фауна та систематика

- Вискушенко, А., Д. Вискушенко, Т. Андрійчук. Вплив осушувальної меліорації на кількісний та видовий склад дрібних ссавців 3–10
- Дребет, М. Моніторинг кажанів ключових зимових сховищ Північного Причорномор'я (Україна) [англ.] 11–19
- Шпак, А. В., Л. В. Годлевська, А. І. Ларчанка, [et al.]. Дані про літню фауну рукокрилих Білорусі за 2017–2020 роки [англ.] 20–30

Генетика та мінливість

- Валністий, А. А., К. В. Гомель, Ю. Є. Хейдорова, [et al.]. Реінтродукція формує генетичну структуру популяції оленя благородного (*Cervus elaphus*) у Білорусі [англ.] 31–46

Поширення та чисельність

- Гащак, С., К. Л. Барнетт, Н. А. Бересфорд, С. Паскевич, М. Д. Вуд. Оцінка щільності популяції рисі євразійської в українській частині Чорнобильської зони відчуження з використанням фотопасток [англ.] 47–65
- Загороднюк, І. Політуха сибірська (*Pteromys volans*) на півдні Східної Європи: реконструкція меж поширення та його змін 66–77
- Титар, В. Комп'ютерна модель поширення антарктичного смугача (*Balaenoptera bonaerensis*) [англ.] 78–86

CONTENTS

Fauna and Systematics

- Vyskushenko, A., D. Vyskushenko, T. Andriichuk. The influence of land drainage on the abundance and species composition of small mammals 3–10
- Drebet, M. Monitoring of bats in key wintering shelters of the Northern Black Sea region (Ukraine) 11–19
- Shpak, A., L. Godlevska, A. Larchanka, [et al.]. Data on the summer bat fauna of Belarus in 2017–2020 20–30

Genetics and Variability

- Valnisty, A. A., K. V. Homel, Y. E. Kheidорова, [et al.]. Reintroduction shapes the genetic structure of the red deer (*Cervus elaphus*) population in Belarus 31–46

Distribution and Abundance

- Gashchak, S., C. L. Barnett, N. A. Beresford, S. Paskevych, M. D. Wood. Estimating the population density of Eurasian lynx in the Ukrainian part of the Chornobyl Exclusion Zone using camera trap footage 47–65
- Zagorodniuk, I. The Siberian flying squirrel (*Pteromys volans*) in south of Eastern Europe: distribution boundaries and its changes 66–77
- Tytar, V. A species distribution model of the Antarctic minke whale (*Balaenoptera bonaerensis*) 78–86

Моніторинг та екологія

Арте́м'єва, О. Екологія сліпачка степового (*Ellobius talpinus*) у центральних областях ареалу: характеристика біотопів у місцях поселення виду [англ.] 87–109

Коробченко, М. Динаміка просторового розподілу, рийна діяльність та кормозапасання у сліпака східного (*Spalax microphthalmus*) 110–129

Ярис, О. Вплив куниці лісової (*Martes martes*) на гніздування птахів у штучних гнізді-
влях північного сходу України 130–135

Історія досліджень

Загороднюк, І. 50 років Теріологічного товариства в Україні: ключові віхи 136–156

Monitoring and Ecology

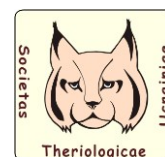
Artemieva, E. Ecology of the northern mole vole (*Ellobius talpinus*) in the central regions of its range: characteristics of habitats in areas of the species' occurrence

Korobchenko, M. Dynamics of spatial distribution, burrowing activity, and foraging of the greater blind mole rat (*Spalax microphthalmus*)

Yarys, O. The influence of the pine marten (*Martes martes*) on the nesting of birds in artificial nests in north-eastern Ukraine

History of Research

Zagorodniuk, I. Fifty years of the Theriological Society in Ukraine: key milestones



THE INFLUENCE OF LAND DRAINAGE ON THE ABUNDANCE AND SPECIES COMPOSITION OF SMALL MAMMALS

Andriy Vyskushenko , Dmytro Vyskushenko , Tamara Andriichuk 

Key words

drainage, small mammals, species abundance, species composition

doi

<http://doi.org/10.15407/TU2303>

Article info

submitted 27.01.2022
revised 20.06.2022
accepted 30.06.2022

Language

Ukrainian, English summary

Affiliations

Zhytomyr Ivan Franko State University (Zhytomyr, Ukraine)

Correspondence

Dmytro Vyskushenko; Zhytomyr Ivan Franko State University; 40 Velyka Berdychivska Street, Zhytomyr, 10008, Ukraine; e-mail: vda@zu.edu.ua; orcid: 0000-0002-8828-9261

Abstract

The article is devoted to the research on the abundance and species composition of small mammals in the territory of central Ukraine (Cherkasy, Poltava, and Kyiv oblasts) affected by land development by drainage. The drainage areas of the studied region are located mainly in fens, which in most cases are connected with river valleys. The vegetation there used to be represented by reed sets with thickets of reed–mace as well as various sedges and horsetails. The drainage process consists of several stages. It is possible to outline four of them within the studied areas. The aim of the research was to analyse the influence drainage has on the abundance and species composition of small mammals. In total, 4161 rodents and shrews were captured at a sampling effort of 60 890 trap-days. It was found that drainage is a strong anthropogenic factor that shapes the abundance and species composition of small mammals within the drained lands of central Ukraine. It was revealed that the species diversity of small mammals decreases essentially as the area of drainage grows. In general, with drainage, the number of hydrophilous species decreases sharply or they become extinct, whereas the number of species that prefer open habitats increases. At the same time, the general diversity index (H) reaches the greatest value in areas of the second stage of drainage, and, as drainage works expand, the species diversity decreases significantly. The abundance dynamics of small-mammal species both by habitats and drainage stages is presented. The research results make it possible to understand some patterns drainage causes to the fauna of shrews and rodents, and, accordingly, the specifics of adaptation of the latter to those patterns. The obtained data can be used to estimate and foresee the number of small mammals within different regions of Ukraine, to develop measures to control harmful rodents in drainage areas, to predict the real scale of economic damage caused by them, and to elaborate some theoretical issues in biogeography.

Cite as

Vyskushenko, A., D. Vyskushenko, T. Andriichuk. 2022. The influence of land drainage on the abundance and species composition of small mammals. *Theriologia Ukrainica*, **23**: 3–10. [In Ukrainian, with English summary]

Вплив осушувальної меліорації на кількісний та видовий склад дрібних ссавців

Андрій Вискушенко, Дмитро Вискушенко, Тамара Андрійчук

Резюме. У статті наведено дані щодо видового та кількісного складу дрібних ссавців на ділянках, що зазнали впливу осушувальної меліорації на території Центральної України (Черкаська, Полтавська та Київська області). Осушувальні землі району досліджень розташовані в основному на низинних безлісних болотах, які пов'язані, в більшості випадків, з долинами річок. Рослинність їх в минулому була представлена очеретяними асоціаціями з заростями рогу, різних осок та хвощів. Власне процес осушення проходить у кілька стадій. У районі досліджень їх можна виділити чотири. Метою роботи було проаналізувати вплив осушувальної меліорації на кількісний та видовий склад дрібних ссавців. У ході дослідження було відловлено 4161 екз. дрібних гризунів та комахоїдних, а також відпрацьовано 60890 пастко-діб. Показано, що осушувальна меліорація є сильним антропогенним фактором, який суттєво впливає на видовий та кількісний склад населення дрібних ссавців осушуваних територій Центральної України. Доведено, що по мірі розширення осушувальних робіт видове різноманіття дрібних ссавців суттєво змінюється. В цілому, при осушувальній меліорації чисельність вологолюбних видів різко зменшується або вони й зовсім зникають, а чисельність видів відкритих біотопів, навпаки, зростає. Водночас, показник загального різноманіття (H) досягає найбільшого значення на ділянках II стадії осушення, а по мірі розширення осушувальних робіт видове різноманіття суттєво зменшується. Цифрові результати дослідження представлено у таблицях та графіку, де наводиться динаміка чисельності досліджуваних видів ссавців по біотопах та стадіям осушення. Результати досліджень дають можливість зрозуміти деякі закономірності впливу осушувальної меліорації на фауну комахоїдних і гризунів, а, відповідно, і особливості пристосування останніх до неї. Отримані дані можуть бути використані для оцінки і прогнозування чисельності дрібних ссавців в різних районах України, у розробці заходів боротьби зі шкідливими гризунами осушувальних площ, для прогнозування реальних економічних масштабів шкоди, заподіяних ними, а також при розробці деяких теоретичних питань біогеографії.

Ключові слова: Осушувальна меліорація, дрібні ссавці, кількісний склад, видовий склад.

Вступ

Дослідження впливу осушувальної меліорації на фауну дрібних ссавців найбільш інтенсивно проводилися на території Білорусії, Прибалтики, Нечорноземної зони Росії [Mikholap & Mikhailovskaia 1973; Mikholap & Rozhdestvenskaia 1976; Gladkina 1976; Arzamasov *et al.* 1980; Terekhovych & Burko 1985 та ін.]. Подібні відомості для України, окрім наших невеликих робіт [Vyskushenko 1976, 1978; Vyskushenko & Kopein 1979; Vyskushenko & Peredrii 1979] та ще деяких науковців [Zenina 1996, 1999] нам невідомі.

Наразі дослідники значно більше уваги приділяють, наприклад, реакції популяцій дрібних ссавців та повені [Jacob 2003] або взаємозв'язку між різними типами рекультивації та біорізноманіттям дрібних ссавців на відвалах [Cudlin *et al.* 2010].

Водночас ґрунтовних досліджень впливу осушувальної меліорації на популяції дрібних ссавців на території України проводиться, на наш погляд, не достатньо, особливо якщо врахувати, що чисельність дрібних ссавців на ділянках, що піддані меліорації, може суттєво змінюватися з плином часу [Zenina 2006]. Водночас, при сучасних темпах освоєння боліт і заболочених площ відбувається в середньому за 5–8 років, то безсумнівно, що дослідження змін видового та кількісного складів дрібних ссавців представляють практичний інтерес, і в першу чергу — для сільського господарства, дають можливість розуміння і прогнозування процесів, які проходять в екосистемах, а також для прогнозування змін ситуації з природно-осередковими захворюваннями. Крім того, мишоподібні гризуни є невід'ємним елементом біорізноманіття, і дослідження біоти неможливе без вивчення видового складу та структури угруповань цієї групи тварин [Shtyk & Mamchur 2020].

Мета роботи — опис і аналіз впливу осушувальної меліорації на кількісний та видовий склад дрібних ссавців. Матеріали публікації були представлені раніше у формі препринту Інституту зоології № 92.5 (1992 р.).

Обсяг досліджень

Дослідження впливу осушувальної меліорації на видовий та кількісний склад дрібних ссавців проводилося на території Центральної України (Черкаська, Полтавська, Київська обл.) в період інтенсивного розвитку меліорації у 1970–1980-х роках. За цей час відпрацьовано 60890 пастко-діб і відловлено 4161 екземплярів дрібних гризунів та комахоїдних.

Номенклатуру ссавців прийнято відповідно до рекомендацій Українського теріологічного товариства НАН України [Zagorodniuk & Emelianov 2012] з подальшими уточненнями [Zagorodniuk & Kharchuk 2020].

Опис біотопів і стадії осушення

Осушення та сільськогосподарське освоєння боліт на досліджуваній території почалося у 1930-х роках. Осушувальні землі району досліджень розташовані в основному на низинних безлісних болотах, які пов'язані, в більшості випадків, з долинами річок. Рослинність їх в минулому була представлена очеретяними асоціаціями з заростями рогозу, різних осок та хвощів. Процес осушення проходить у кілька стадій. У районі наших досліджень їх можна виділити чотири.

Перша стадія осушення починається відразу після прокладання магістральних осушувальних каналів і відведення від них мережі дрібних бічних каналів. Рівень ґрунтових вод внаслідок цього знижується. Вихідні очеретяні і осокові фітоценози трансформувалися в злаково-осокові. Зазвичай перша стадія триває не більше 1–2 років.

Ділянки другої стадії осушення характеризуються значним зниженням рівня ґрунтових вод. Вони піддаються найрізноманітнішій обробці: викорчуюються чагарники, випалюється очерет і т. д. Ділянки на цій стадії в сільськогосподарському виробництві не використовують. Проте, внаслідок великого розмаїття біотопів (сінокоси, стягнуті завали пнів, необроблені ділянки, осушені канали і канави, зарослі озерця на загальному масиві площі осушення та інше) вони зручні для гніздування багатьох птахів та для існування багатьох видів дрібних ссавців. Болотна рослинність зберігається лише в найбільш сирих, недоступних для обробки місцях. Основні біотопи II стадії: культурні сінокоси, необроблені ділянки з залишками гідрофільної рослинності, меліоративні канали і канави.

На третій стадії осушення територія являє собою площу, поділену меліоративними каналами і практично повністю використовується в сільському господарстві. Основні культури, які вирощуються – багаторічні трави, зернові, овочеві і технічні.

На ділянках четвертої стадії осушення ґрунт висихає настільки, що в осушувальні канави укладаються дренажні труби або вони засипаються, а вся площа використовується під посіви вищевказаних сільськогосподарських культур.

Зрозуміло, що поділ процесу осушення на стадії, запропонований нашими колегами [Kuzmenko 1977; 1978] й нами [Vyskushenko 1976; Vyskushenko & Peredrii 1979], є умовним, й іноді важко віднести якусь ділянку до певної стадії. Проте виділення стадій дозволяє відобразити сутність процесу осушення боліт і заболочених територій.

Результати обліку

Ділянки першої стадії осушення

На ділянках першої стадії осушення нами виділено дві групи ценозів (табл. 1). Перша група — це ценози з рідкою чагарниково-деревною рослинністю (в таблиці як «I група»); друга група — ценози з порівняно високим ступенем заліснення (в таблиці як «II група»).

Таблиця 1. Динаміка чисельності дрібних ссавців на осушувальних площах Центральної України — перша стадія осушення (біотопи I та II груп)

Table 1. The abundance dynamics of small mammals within the drainage areas of central Ukraine—the first stage of drainage (biotopes of groups I and II)

Вид	I група стадій осушення			II група стадій осушення		
	n	%	100 п/д	n	%	100 п/д
AAG <i>Apodemus agrarius</i>	260	25,3	1,58	106	18,8	1,7
STA <i>Sylvaemus tauricus</i>	103	10,0	0,62	61	10,8	0,97
SSY <i>Sylvaemus sylvaticus</i> (s. l.)	29	2,8	0,18	—	—	—
MMU <i>Mus musculus</i>	58	5,6	0,35	—	—	—
MSP <i>Mus spicilegus</i>	—	—	—	—	—	—
MMI <i>Micromys minutus</i>	61	5,9	0,37	7	1,2	0,11
CMI <i>Cricetulus migratorius</i>	—	—	—	—	—	—
MGL <i>Myodes glareolus</i>	120	11,7	0,7	322	57,0	5,13
MAG <i>Microtus agrestis</i>	—	—	—	—	—	—
MAR <i>Microtus arvalis</i> (s. l.)	12	1,2	0,07	5	0,9	0,08
AOE <i>Alexandromys oeconomicus</i>	188	18,3	1,14	—	—	—
SBE <i>Sicista betulina</i>	1	0,1	0,01	—	—	—
SAR <i>Sorex araneus</i>	177	17,2	1,07	59	10,4	0,94
SMI <i>Sorex minutus</i>	11	1,1	0,07	1	0,2	0,02
CSU <i>Crocidura suaveolens</i>	5	0,5	0,03	—	—	—
NFO <i>Neomys fodiens</i>	2	0,2	0,01	4	0,7	0,06
Всього зловлено екз.	1027			565		
Всього пастко-діб	16450			6275		

На ділянках осушення, віднесених до I групи, масовими видами у всі періоди досліджень були (у порядку зменшення частки): житник пасистий (*Apodemus agrarius*) — 25,3 %, шапарка сибірська (*Alexandromys oeconomicus*) — 18,3 %, мідиця звичайна (*Sorex araneus*) — 17,2 %, норича руда (*Myodes glareolus*) — 11,7 %, мишка лучна (*Micromys minutus*) — 5,9 %.

Значну частину в відловах складала миша жовтогорла (*Sylvaemus tauricus*) — 10,0 %, яка відловлювалася в основному по околицях досліджуваних біотопів, біля ділянок з деревною та чагарниковою рослинністю. Частка миші хатньої (*Mus musculus*) в відловах складала 5,6 %. Такий, порівняно великий її відсоток пояснюється присутністю цього виду на підвищених ділянках серед загального масиву осушувального поля.

Частка інших видів — рясоніжка водяна (*Neomys fodiens*), білозубка мала (*Crocidura suaveolens*), мишівка лісова (*Sicista betulina*) — є незначною.

У відношенні шапарки зазначимо, що, попри широкий ареал, вона заселяє лише специфічні біотопи — заболочені узбережжя водойм [Ivanter 1975; Ravkin & Lukianova 1976; Shvetsov 1977 та ін.]. На досліджуваній території цей вид зустрічається по берегах лісових озер, осушувальних каналів і каналів, на залишкових болітцях поблизу водойм, які не зазнали повного осушення. Основними видами рослинності в подібних ценозах являються осоки (*Carex*), сусак зонтичний (*Butomus umbellatus*), частуха подорожникова (*Alisma plantago-aquatica*) та ін.

Чисельність шапарки в регіоні зазнає сильних сезонних змін. Так, у 1976 р. спостерігався пік чисельності (16,8 екз./100 п.-д.), то у 1977 р. чисельність цього виду була низькою, а з осені 1977 р. по літо 1978 р. її жодного разу у стаціонарних біотопах не зареєстровано (попри значний обсяг робіт — 1260 пастко-діб).

На болотистих ділянках з порівняно великим ступенем лісистості (II група біотопів) видовий та кількісний склад дрібних ссавців відмінні. Перше місце в уловах тут посідає норича руда (57,0 %), котра витісняється з іншої території шапаркою сибірською. Зменшується в уловах доля житника пасистого (18,8 %), мідиць звичайної (10,4 %) та малої (*Sorex minutus* L.) — 0,18 %, мишки лучної (1,24 %). Жодного разу на цих ділянках не зареєстровано мишу хатню, білозубку малу, шапарку сибірську.

Отже, на ділянках першої стадії осушення (I+II групи) домінантами є нориця руда (27,8 %), житник пасистий (23,0 %) та мідиця звичайна (14,8 %). Субдомінантами є шапарка сибірська (11,8 %), мишак жовтогрудий (10,3 %). З часткою в межах 1–5 % тут присутні мишка лучна, полівка звичайна, мишак лісовий, миша хатня. Частки інших видів — менше 1 % (мідиця мала, білозубка мала, рясоніжка велика, мишівка лісова (див. табл. 1), що пояснюється малою чисельністю цих видів в цілому у регіоні досліджень.

Ділянки другої стадії осушення

На ділянках другої стадії осушення, в результаті проведення меліоративних заходів, які супроводжуються змінами умов існування для багатьох видів тварин [Kipenvarlits 1961; Kuzmenko 1978], відбуваються зміни і в кількісному складі ссавців: чисельність одних видів зменшується, позаяк інших — швидко зростає.

Звертає на себе увагу збільшення в уловах частки комахоїдних, що пояснюється зниженням рівня ґрунтових вод, внаслідок чого складається більш сприятливий режим ґрунтової вологості, забезпечуючи різноманітність безхребетних та їх доступність [Kipenvarlits 1961].

Так, частка в уловах мідиць звичайної та малої, а також білозубки малої складає 19,8, 2,9 та 0,43 % відповідно (табл. 2). Збільшується в уловах частка полівки звичайної (9,6 %), мишки лучної (10,1 %), мишаків лісового (5,6 %) та жовтогрудого (12,2 %). Несуттєво, але збільшується частка миші хатньої (3,2 %). Збільшення чисельності окремих видів пояснюється збільшенням площ підвищених ділянок на загальному масиві осушувальної території. Зменшуються, причому різко, у відловах частки нориці руді (8,5 %) та житника пасистого (13,8 %). Зменшується (порівняно з ділянками I групи) і частка шапарки. Залишаються низькими чисельність білозубки малої (0,43 %), рясоніжки водяної (0,11 %) та мишівки лісової (0,22 %).

Ділянки третьої стадії осушення

На ділянках третьої стадії осушення починається більш інтенсивне використання площ в сільськогосподарському обігу — створюються штучні сінокоси, значні площі засіваються технічними культурами: суданська трава (*Sorghum sudanense*), кукурудза (*Zea mays*) та ін. Все це суттєво змінює умови існування багатьох видів дрібних ссавців.

Таблиця 2. Динаміка чисельності дрібних ссавців на осушувальних площах Центральної України у ряду I-IV стадій осушення

Table 2. The abundance dynamics of small mammals within the drainage areas of central Ukraine— drainage stages I to IV

Вид	I стадія			II стадія			III стадія			IV стадія		
	п	%	100 п/д	п	%	100 п/д	п	%	100 п/д	п	%	100 п/д
AAG	366	23,0	1,6	128	13,8	1,01	88	12,4	0,81	78	8,4	0,53
STA	164	10,3	0,72	113	12,2	0,9	158	22,2	1,46	125	13,5	0,85
SSY	29	1,8	0,13	52	5,6	0,4	68	9,6	0,63	137	14,8	0,93
MMU	58	3,6	0,26	30	3,2	0,24	45	6,3	0,4	159	17,2	1,08
MSP	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8	0,9	0,05
MMI	68	4,3	0,3	94	10,1	0,74	28	3,9	0,26	21	2,3	0,14
CMI	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	0,2	0,01
MGL	442	27,8	1,94	79	8,5	0,63	42	5,9	0,39	32	3,5	0,22
MAG	—	—	—	—	—	—	3	0,4	0,03	—	—	—
MAR	17	1,1	0,07	89	9,6	0,7	142	19,9	1,31	350	37,8	2,4
AOE	188	11,8	0,83	127	13,7	1,01	14	2,0	0,13	5	0,5	0,03
SBE	1	0,1	0,004	2	0,2	0,02	—	—	—	—	—	—
SAR	236	14,8	1,04	184	19,8	1,46	101	14,2	0,93	9	1,0	0,06
SMI	12	0,8	0,05	27	2,9	0,21	18	2,5	0,17	—	—	—
CSU	5	0,3	0,02	4	0,4	0,03	5	0,7	0,05	1	0,1	0,07
NFO	6	0,4	0,03	1	0,1	0,01	—	—	—	—	—	—
Σ екз.	1592			930			712			927		
Σ п.д.	22725			12625			10865			14675		

Так, з цих територій зникають рясоніжка велика та мишівка лісова; різко зменшується частка шапарки сибірської (2,0 %), мишки лучної (3,9 %), в значній мірі зменшується частка полівки рудої (5,9 %), мідіци звичайної (14,2 %), житника пасистого (12,4 %) (табл. 2). Внаслідок створення сприятливих умов зростає частка видів відкритого простору — полівки звичайної (19,9 %) та миші хатньої (6,8 %).

В результаті того, що при осушенні на ділянках III стадії завжди залишаються понижені блюдця заболочених територій з високою густиною рослинності, а по краях осушеної площі довго зберігаються стягнуті в завали пеньки, чагарники, стовбури дерев і тут не систематично вирубуються чагарники, особливо по осушувальних канавах, тут знаходять виключно сприятливі умови для проживання мишаки жовтогрудий (22,2 %) та лісовий (9,6 %). Останній вид домінував в уловах лише за відсутності першого виду, мишака жовтогрудого, що є цілком закономірним [Lozan 1970].

На площах III стадії осушення нами зареєстровано присутність рідкісного для Середнього Придніпров'я гризуна — полівки темної (*Microtus agrestis*). Усього відловлено 3 екз. (0,42 %): 2 екз. зловлені на Золотоноській осушувальній системі (околиці с. Кропивне), а 1 екз. — в районі с. Хрещатик (Супойська осушувальна система).

Ділянки четвертої стадії осушення

Територія, що відноситься до IV стадії осушення, знаходиться повністю в сільськогосподарському обороті, що створює специфічні умови для життя тварин, особливо дрібних ссавців, що мешкають на цій території. Суттєва різниця у мікрокліматі, вологості, фауні безхребетних, фізико-хімічних властивостях ґрунтів, складі рослинного покриву [Kipenvarlits 1961; Chechkin 1970; Shulgin 1972], дається взнаки на видовому та кількісному складі населення дрібних ссавців у порівнянні з вихідними фауністичними комплексами. Крім того, сільськогосподарське виробництво з невід'ємним застосуванням хімічних засобів і системою агротехнічних прийомів також є важливим фактором, що регулює чисельність дрібних ссавців на сільськогосподарських територіях [Sakhno 1967].

Результати наших досліджень щодо видового та кількісного складу дрібних ссавців на ділянках IV стадії (див. табл. 2) осушення показують суттєві зміни теріокомплексів. Так, на цих площах не зареєстровано наявності мідіци малої, рясоніжки великої, мишівки лісової, полівки темної. Суттєві зміни в кількісному відношенні (у бік зменшення) характерні для нориці рудої (3,5 %), житника пасистого (8,4 %) та мишки лучної (2,27 %). Майже зникають шапарка сибірська (0,54 %), білозубка мала (0,11 %) та мідіця звичайна (0,97 %). Станціями для переживання цих видів слугують береги осушувальних каналів і канав, що поросли чагарниковою та трав'янистою рослинністю: блюдця низин з сміттевою рослинністю, утворені навесні в результаті вимокання сільськогосподарських культур у низинах осушеного поля.

Необхідно відмітити, що чисельність житника пасистого та мишки лучної при недотриманні агротехнічних прийомів може бути в окремі роки порівняно високою [Vyskushenko 1978]. Однак, у порівнянні з карельською популяцією житника [Ivanter 1975], чисельність середньодніпровської популяції на осушених сільськогосподарських площах відносна низька.

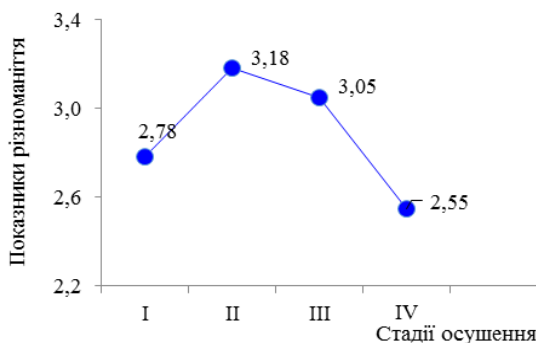


Рис. 1. Зміна видового різноманіття за стадіями осушення.

Fig. 1. The change of species diversity at different drainage stages.

Хороші умови для існування, особливо по зарослих чагарником осушених канавах, які розташовані поблизу лісових масивів, створюються для мишаків лісового (14,8 %) та жовтогрудого (13,5 %). Варто відзначити, що чисельність мишака лісового в культурних ценозах у всі періоди наших досліджень була високою, що можна пояснити більш високою рухливістю тваринок цього виду порівняно з іншими гризунами.

У цілому на сільськогосподарських площах різко зростає в умовах частка полівки звичайної (37,8 %) і миші хатньої (17,2 %). Присутність цих гризунів зареєстровано у всіх стаціях на територіях IV стадії осушення.

Однак, попри те, що полівка звичайна є мешканцем всіх ценозів IV стадії осушення, кількісна значимість її у цих ценозах різна. Найбільша щільність населення зареєстрована на полях під конюшиною (25,5 екз. /100 п.-д. восени 1977 р., с. Вел. Буромка, Чорнобаївський р-н, Черкаська обл.), скиртах (21 екз. /100 п.-д., тієї ж осені, там само), на межах, що поросли рослинністю, між полями під сільськогосподарськими культурами (13 екз. /100 п.-д.; наприкінці літа 1977 р., с. Червона Слобода, Черкаський р-н). Посередині великих полів чисельність полівки звичайної, як правило, низька або цей вид взагалі відсутній. Причина — агротехнічні заходи (оранка, лущення, культивування, застосування отрутохімікатів та ін.).

На ділянках IV стадії осушення зареєстровано присутність двох видів гризунів, які були відсутні на ділянках попередніх стадій осушення, — миші курганчикової (*Mus spicilegus*), 0,86 %, та хом'ячка сірого (*Cricetulus migratorius*), 0,22 %.

Висновки

Осушувальна меліорація є сильним антропогенним фактором, який суттєво впливає на видовий та кількісний склад угруповань дрібних ссавців осушуваних територій в умовах Центральної України.

Показник видового різноманіття (*H*) досягає найбільшого значення на ділянках II стадії осушення. По мірі розширення осушувальних робіт видове різноманіття зменшується, що є підтвердженням суттєвого впливу осушувальної меліорації на видовий склад дрібних ссавців.

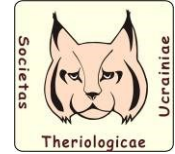
Подяки

Автори висловлюють щирю подяку І. Загороднюку за важливі зауваження щодо обробки результатів дослідження та під час обговорення одержаних результатів.

References

- Arzamasov, I. T., M. S. Dolbik, E. I. Khotko, T. M. Shevtsova. 1980. *The Influence of Amelioration Upon the Animal Kingdom Within the Byelorussian Polesie*. Nauka i Tekhnika, Minsk, 1–174. [In Russian]
- Chechkin, S. A. 1970. *The Water-and-Thermal Regime of Non-Drained Marshes and Its Calculations*. Nauka, Leningrad, 1–205. [In Russian]
- Cudlin, O., M. Haisova, B. Miklas, E. Pecharova. 2010. Comparison of different types of spoil heap reclamation from the small mammal biodiversity perspective : preliminary results *The 12. International Symposium on Environmental Issues and Waste Management in Energy and Mineral Production SWEMP 2010*. Prague (Czech Republic), 57–65.
- Gladkina, T. S. 1976. The influence of the land reclamation on the population level of common voles and voles within non-chernozem belt. *Abstracts of IV Zoological Conference in Byelorussian SSR*. Minsk, 89–90. [In Russian]
- Ivanter, E. V. 1975. *The Population Ecology of Small Mammals within the Taiga North-Western Part of the USSR*. Nauka, Leningrad, 1–228. [In Russian]
- Jacob, J. 2003. The response of small mammal populations to flooding. *Mammalian Biology*, 68: 102–111. [CrossRef](#)
- Kipenvarlits, A. F. 1961. *The Change in the Soil Fauna of Marshes Under the Influence of Reclamation and Development*. BSSR, Minsk, 1–197. [In Russian]
- Kuzmenko, V. Ya. 1977. The peculiarities of whinchats and stonechats ecology under conditions of drained areas of the middle Dnieper territory. *Vestnik zoologii*, № 4: 32–37. [In Russian]
- Kuzmenko, V. Ya. 1978. The dynamics of ornithological complexes within the drained lands of the middle Dnieper area. *Vestnik zoologii*, № 4: 27–32. [In Russian]
- Lozan, M. N. 1970. *The Rodents of Moldova Part 1*. Moldavian SSR, Kishinev, 1–168. [In Russian]
- Mikhola, O. N., V. U. Mikhailovskaia. 1973. Changes in species composition and abundance of murine rodents under the land reclamation. *Izvestia of Academy of Sciences of Byelorussian SSR, Biological Sciences*, № 6: 80–83. [In Russian]
- Mikhola, O. N., A. S. Rozhdestvenskaia. 1976. Changes in the population of small mammals under the influence of the marshes reclamation. *Abstracts of IV Zoological Conference in Byelorussian SSR*. Minsk, 117–119. [In Russian]
- Ravkin, Yu. S., I. V. Lukianova. 1976. *Vertebrate Geography in Southern Taiga of Western Siberia*. Nauka, Novosibirsk, 1–306. [In Russian]
- Sakhno, I. I. 1967. The analysis of the influence the agrotech-

- nical measures have on murine rodents within Ukraine. *Biological science in universities and pedagogical institutes of Ukraine*. Kharkiv Univ., Kharkiv, 180–181. [In Russian]
- Shtyk, O., Z. Mamchur. 2020. Muroid rodents of the natural landmark “Chervone” (Dnister Canyon): specifics of species composition and community structure. *Theriologia Ukrainica*, **20**: 67–72. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Shvetsov, Yu. G. 1977. *Small Mammals of the Baikal Basin*. Nauka, Novosibirsk, 1–160. [In Russian]
- Shulgin, A. M. 1972. *The Ameliorative Geography*. Moskva, 1–216. [In Russian]
- Terekhovych, V. F., N. E. Burko. 1985. Changes in species composition and abundance of mammals under the influence of amelioration. *The Animal World of Bielorusian Polesie, Protection and Rational Use*. Gomel, 153–154. [In Russian]
- Vyskushenko, A. P. 1976. The influence of reclamation on spreading and abundance of small mammals. *Proceedings of the Regional Conference on Topical Issues of Land Use*. Cherkasy, 101–104. [In Ukrainian]
- Vyskushenko, A. P. 1978. The influence of reclamation on the abundance and species composition of small mammals. *Biogeocenology, Anthropogenic Changes in Vegetation Cover*. Naukova Dumka, Kyiv, 79–80. [In Russian]
- Vyskushenko, A. P. 1978. The ways to reduce the number of rodents. *Zakhyst Roslyn [Plant protection]*, № 5: 34–35. [In Russian]
- Vyskushenko, A. P., K. I. Kopein. 1979. The influence of the drainage amelioration on the fauna of small mammals within the Middle Dnipro region. *The Experimental Biogeocenology and Agroecosystems*. Scientific conference abstracts. Nauka, Moskva, 70–75. [In Russian]
- Vyskushenko, A. P., V. R. Peredrii. 1979. The adaptation of voles and root voles under conditions of the drainage amelioration. *Ecologia*, № 4: 70–75. [In Russian]
- Zagorodniuk, I. V., I. G. Emelianov. 2012. Taxonomy and nomenclature of mammals of Ukraine. *Proceedings of the National Museum of Natural History*, **10**: 5–30. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I., S. Kharchuk. 2020. List of mammals of Ukraine 2020: additions and clarifications. *Theriologia Ukrainica*, **20**: 10–28. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Zenina, I. M. 1996. Communities of small mammals in natural and transformed territories of Polesie. *The Biological Diversity conservation within the Belarusian Lakeland*. Abstracts of the Regional Scientific Conference. Vitebsk, 88–89. [In Russian]
- Zenina, I. M. 1999. The dynamics in abundance of small mammals under amelioration within the Central Polesie. *Biological rhythms: Proceedings of the International Scientific Conference*. Brest, 92–94. [In Russian]
- Zenina, I. M. 2006. Small mammals within the transformed territories of the Central Polesie. *Proceedings of the Theriological School*, **8**: 165–174. [In Russian]



MONITORING OF BATS IN KEY WINTERING SHELTERS OF THE NORTHERN BLACK SEA REGION (UKRAINE)

Mykhailo Drebet 

Key words

monitoring, bats, hibernation, wintering shelters, Northern Black sea region

doi

<http://doi.org/10.15407/TU2304>

Article info

submitted 24.05.2022

revised 25.06.2022

accepted 30.06.2022

Language

English, Ukrainian summary

Affiliations

Podilski Tovtry National Nature Park (Kamianets-Podilskyi, Ukraine)

Correspondence

M. V. Drebet; Podilski Tovtry National Nature Park; 6 Polsky Rynok Square, Kamianets-Podilskyi, Khmelnytskyi Oblast, 32302 Ukraine;
e-mail: mikdrebet@gmail.com;
orcid: 0000-0002-7639-8815

Abstract

Based on the results of winter monitoring of bats conducted in 2020–2022 in key wintering sites—limestone mines located within the continental part of the Black Sea area and the steppe area of Ukraine (Mykolayiv and Odesa oblasts)—we have recorded 7 species of bats: *Myotis daubentonii*, *M. dasycneme*, *M. aurascens*, *M. mystacinus*, *Plecotus auritus*, *P. austriacus*, and *Eptesicus serotinus*. Compared to results of monitoring conducted between 2008 and 2011, the number of bats that winter in the mentioned mines has doubled, from 702 to 1421 specimens. One individual of *M. aurascens*, which was ringed in the mine KVL-K in 2008–2011, was recorded there for the second time. The ring number is VT 03492, Kyiv, Ukraine. Five species of bats were recorded in each of the three monitored sites. The results of the two monitoring sessions appear to be almost identical both by species composition and abundance. The dominating species in the inspected sites and, apparently, generally for winter aggregations of the same type in the region is *M. daubentonii*. The species share in the total sample was 77%. In Kovalivka (KVL-K) and Illyinka (ILN-K) mines, the co-dominance of two species—*M. daubentonii* and *M. aurascens*—was observed (23.3% and 26.8%, respectively). The species *M. mystacinus* was recorded only in the Kovalivsky mines (9.6%), whereas *P. auritus* was found only in the Nova Odesa mines (0.1%). The Nova Odesa mines play a key role in preserving the rare *M. dasycneme* in Ukraine harbouring the most abundant and widely known accumulation of this species. All investigated caves are particularly important for the preservation of bat populations in the region and their support during critical stages of their life. Granting the Kuyalnik Estuary the status of nature reserve will contribute to the conservation of habitats important for bats. Monitoring of key habitats for conservation of bat species is an important task for the implementation of EUROBATS agreement, which was signed by Ukraine. The obtained data are especially crucial considering the invasion of the Russian Federation to Ukraine since it is unclear when there will be a chance to continue the monitoring of bats in these key wintering sites and what is their current condition.

Cite as

Drebet, M. 2022. Monitoring of bats in key wintering shelters of the Northern Black Sea region (Ukraine). *Theriologia Ukrainica*, **23**: 11–19. [In English]

Моніторинг кажанів ключових зимових сховищ Північного Причорномор'я (Україна)

Михайло Дребет

Резюме. За результатами зимових обліків кажанів 2020-2022рр. в ключових зимових сховищах — вапнякових копальнях в межах Континентального Причорномор'я в степовій зоні України (Миколаївська та Одеська обл.) обліковано 7 видів кажанів: *Myotis daubentonii*, *M. dasycneme*, *M. auraszens*, *M. mystacinus*, *Plecotus auritus*, *P. austriacus*, *Eptesicus serotinus*. Відносно попередніх обліків 2008-2011рр. чисельність кажанів на зимівлі у зазначених каменоломнях зросла вдвічі — з 702 до 1421 особин. Повторно обліковано одну особину *Myotis auraszens*, що була закріплена в KVL-K копальні в 2008-2011 роках. Номер кільця — BT 03492 Kyiv Ukraine. П'ять видів відмічені для усіх трьох обстежених підземель. Результати обліків за два сезони практично ідентичні, як за видовим складом, так і за чисельністю. Домінуючим видом в обстежених зимових сховищах і очевидно загалом для зимових агрегацій подібного типу в регіоні є *Myotis daubentonii*. Частка в загальному обліку становить рівно 77%. У Ковалівських (KVL-K) та Іллінських (ILN-K) спостерігається фактично співдомінування двох видів — *Myotis daubentonii* та *Myotis auraszens* — 23,3 та 26,8 % відповідно. *Myotis mystacinus* облікована лише в Ковалівських (9,6%), а *Plecotus auritus* лише в Ново-Одеських (0,1%) підземеллях. Ново-Одеські копальні відіграють ключову роль для збереження рідкісного виду кажанів в Україні — *Myotis dasycneme*, тут знаходиться найчисельніше з відомих скупчення виду в Україні. Усі обстежені каменоломні є надзвичайно важливими для збереження популяцій рукокрилих ссавців регіону та підтримки їх популяцій на критичних стадіях їх життєдіяльності. Надання території Куяльницького лиману статусу національного природного парку «Куяльницький» сприятиме збереженню важливих оселищ для кажанів. Моніторинг ключових оселищ для збереження кажанів, є важливим завданням на виконання окремої Угоди EUROBATS Бернської конвенції, стороною якої є Україна. Зібрані дані мають дуже важливе значення у зв'язку з військовою агресією російської федерації на території України. Наразі не зрозуміло коли з'явиться можливість продовжити моніторингові спостереження в цих ключових зимових сховищах і яка ситуація з ними в даний час.

Ключові слова: Моніторинг, кажани, зимівля, ключові сховища, Північне Причорномор'я.

Introduction

In 1999, Ukraine joined the EUROBATS agreement [Domashlinets 2018]. In line with the recommendations set in this agreement, each participant responsible for the identification of localities that are important for the preservation of bats; these localities must be protected from destruction and infraction [Zagorodniuk 2004]. Nowadays, the volumes and intensity of natural area reclamation in Ukraine are growing from day to day. Artificial underground cavities are utilized for growing mushrooms, preservation of wines, as tourist attractions, and for household needs. The areas around the caves are used for cattle grazing and the entrances are often filled up with garbage or other wastes.

The monitored area is incredibly rich in artificial underground cavities. There are dozens of abandoned stone mines, especially in Odesa oblast, some of which are more widely known, and some have protected status (e.g. the Odesa catacombs have a status of geological natural landmark of state importance). Other cavities are less well-known, but they have a significant role as habitats of rare animal species, in particular bats [Godlevska et al. 2011].

During 2008–2011, our colleagues explored about 50 underground objects or complexes that are used by bats in the summer or winter periods. In summer, bats were recorded in 16 out of 48 objects, and in winter they were found in 29 out of 30 objects. As a result, 6 bat species were recorded in the region. Additionally, we have identified 4 key underground sites of bats in the continental part of the Black Sea region of Ukraine: two in Odesa Oblast (KVL-2 and ILN-1 mines), one in Mykolayiv Oblast (NOD mines), and one in Kherson Oblast (OSK mines). These artificial objects were recognised as significant wintering sites of bats, in which more than half (66.4%) of the animals were recorded in winter [Godlevska et al. 2011].

As of 2014, 35 underground sites in the territory of Ukraine were included as key territories for protection and preservation of bats in Europe; three of them were mentioned earlier (KVL-K, ILN-K, and NOD-K)¹.

Three out of the four key underground sites of bats (NOD, KVL-2, and ILN-1 mines) were investigated in 2020–2022. In the context of the above issues, monitoring of wintering sites of bats and the obtained results are important for further implementation of efficient conservation measures to ensure the preservation of these animals in regard to existing threats. The monitoring conducted in 2020–2022 contributes to the understanding of population dynamics of bats in winter.

Materials and Methods

Fenix HL60R headlamps were used during monitoring. A Nikon D200 camera with different lenses and a mirrorless Panasonic Lumix DC camera with different lenses were used to photograph the animals. Morphometric measurements were taken with an electronic calliper.

The methodical approaches used in the study follows Zagorodniuk *et al.* [2002]. The identification of bats was carried out with a reference to the illustrated guide of bats of Europe [Dietz & von Helversen 2004].

Abbreviations used in the article: MDAU—*Myotis daubentonii*; MDAS—*M. dasycneme*; MAUR—*M. aurasens*; MMYS—*M. mystacinus*; PAUR—*Plecotus auritus*; PAUS—*P. austriacus*; ESER—*Eptesicus serotinus*; KVL-K—limestone mines near the village of Kovalivka; ILN-K—limestone mines near the village of Illyinka; NOD-K—limestone mines near the village of Nova Odesa; T1-4—ordinal numbers of the mines in the list.

Monitoring sessions in 2020–2022 were conducted under the same conditions by two observers and with the same type of lighting to ensure comparability.

Results

General characteristic of the limestone mines

The examined underground cavities are located within the continental part of the Black Sea region and in the steppe zone of Ukraine (Fig. 1). All of the examined localities are underground limestone mines with a considerable total length of underground passages (5 to 30 km).



Fig. 1. Research region and location of key wintering sites.

Рис. 1. Регіон дослідження та місцезнаходження ключових зимових сховищ.

¹ Source: <https://www.eurobats.org> (<https://bit.ly/3dnCEEm>)



Fig. 2. One of the entrances and passages in mine ILN-K.

Рис. 2. Один із входів і тунелів штольні ILN-K.



Fig. 3. One of the entrances and passages in mine KVL-K.

Рис. 3. Один із входів і тунелів штольні KVL-K.

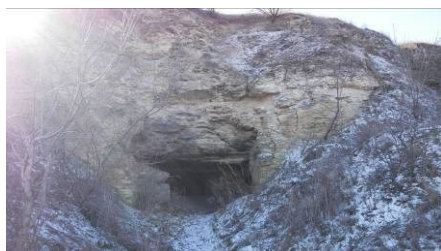


Fig. 4. One of the entrances and passages in mine NOD-K.

Рис. 4. Один із входів і тунелів штольні NOD-K.

Table 1. Results of bat monitoring for 2020–2022 in key wintering shelters of the Northern Black Sea region

Таблиця 1. Результати моніторингу рукокрилих за 2020–2022 роки у ключових зимувальних сховищах Північного Причорномор'я

No.	Species	2020–2021	2021–2022
1.	<i>Myotis daubentonii</i> (Kuhl, 1817)	1127	1010
2.	<i>Myotis dasycneme</i> (Boie, 1825)	161	151
3.	<i>Myotis aurascens</i> Kuzyakin, 1935	88	80
4.	<i>Myotis mystacinus</i> (Kuhl, 1817)	3	7
5.	<i>Plecotus auritus</i> (Linnaeus, 1758)	8	1
6.	<i>Plecotus austriacus</i> (Fischer, 1829)	11	18
7.	<i>Eptesicus serotinus</i> (Schreber, 1774)	9	12
Total number of animals		1421	1312

All entrance areas of mines were carefully inspected (from the entry to the area of steady temperature from +12 and above); the elongated passages with dynamic temperature conditions were inspected by the transect method.

These limestone mines, despite their artificial nature, are vulnerable shelters important for the preservation of a whole group of rare bats. The most important task in regard to the preservation of bats is the protection of their wintering sites from unauthorized visits. A possibility of installation of protective grates must be considered. Limitations on the number of visits must be approved for the Kovalivka mines to decrease the disturbance of this place in specific periods (in particular, during the hibernation of bats), which can be implemented by creating the Kuyalnyk National Nature Park.

The catacombs in Odesa Oblast are located between the Hadzhybei and Kuyalnyk estuaries in close vicinity to the villages Kovalivka and Illyinka of Bilyaivka Raion, Odesa Oblast.

The mines in Mykolayiv Oblast (Nova Odesa) have two entrances and approximately 5 km of corridors (Fig. 2). In fact, the mines consist of two parts: one part has more dynamic micro climatic conditions that are more convenient for the hibernation of bats and, for some species, also for the creation of summer breeding colonies.

General characteristics of the species composition of bats

The results of the 2-year-long monitoring appear to be almost identical by both species composition and abundance of bats, except for one species—*Myotis aurascens*.

The total number of the registered species in 2021–2022 was somewhat lower compared to the respective season in 2020–2021, which might be due to the warmer winter. Under such conditions, wintering colonies of bats tend to be more dynamic, which can be reflected in the monitoring results. Besides, the difference might be insignificant (Tab. 1).

In total, seven bat species have been identified: *Myotis daubentonii*, *M. dasycneme*, *M. aurascens*, *M. mystacinus*, *Plecotus auritus*, *P. austriacus*, and *Eptesicus serotinus*. Of these seven registered species, five were found in each inspected site.

Features of the species

Of the seven registered species, five were recorded in each of the inspected sites. The whiskered bat (*Myotis mystacinus*) was registered only in the Kovalivka mines (9.6%), and the brown long-eared bat was registered only in the Nova Odesa mines (0.1%). In the Kovalivka (KVL-K) and Illyinka (ILN-K) mines, Daubenton's bat and the steppe whiskered bat (*Myotis aurascens*) appeared to be co-dominant species.

Daubenton's bat (*Myotis daubentonii*) has been a dominating species during both survey seasons and is, apparently, the dominating species in general in wintering colonies in the region. The ratio of the species in the total sample was 77%. It was also a dominating species in all inspected mines. Only in the Nova Odesa mines (NOD-K), the number of Daubenton's bats was higher

(81.6%). The concentration of Daubenton's bat for winter hibernation in the Nova Odesa mines is apparently related to the presence of considerable foraging areas around the wintering sites (floodplains of the rivers Southern Bug and Gnylyi Yelanets).

Pond bat (*Myotis dasycneme*). The Nova Odesa mines contained the largest number of known pond bat wintering sites in Ukraine. The pond bat arrange their winter hibernation in a number of groups that comprise a couple of dozens of bats; mainly, they create groups of 3–6 bats, seldom they hibernate alone. Some groups are mixed with Daubenton's bats. The pond bat has important functional role in wetland ecosystems and, respectively, its summering and wintering sites are concentrated around these habitats. The Nova Odesa mines are located close to the Southern Bug and its left tributary, the Gnylyi Yelanets (3.5 km). In the floodplains of these rivers are large areas of temporary and permanent fish farms (1 km) and other ponds, which provide important foraging areas for the pond bat. The Illyinka and Kovalivka mines are also important wintering sites for the pond bat and the natural habitats around them (the Hadzhybey and Kuyalnik Estuaries) are important foraging areas.

Steppe whiskered bat (*Myotis aurascens*). In 2000–2017, the steppe whiskered bat was registered in different caves of the region [Godlevska *et al.* 2018]. In 2020–2021, in KVL-K mines, the author registered a steppe whiskered bat (male, R = 34.1) with a ring No. VT 03492, Kyiv, Ukraine. This specimen was ringed during the first full-scale survey of bats in an underground object of the continental part of the Black Sea region of Ukraine in 2008–2011 [Godlevska *et al.* 2011]. Evidently, at that time, the steppe whiskered bat was considered as a representative of the 'whiskered bat' and therefore it was not listed as a separate species. The differentiation of 'whiskered' bats is quite complicated, especially of young individuals [Dietz & von Helversen 2004].

Whiskered bat (*Myotis mystacinus*). This species differs by darker colouration of the fur without golden shine. As a rule, the fur of the hibernating bats is strongly dishevelled, its structure is thin and therefore it gets wet and swaddles. When inspecting the mines, such animals look very wet especially if compared with the rest.

Brown long-eared bat (*Plecotus auritus*). It was registered only in the Nova Odesa mines. Its abundance is low. The bats of this species usually settle alone in the pre-entrance areas of caves/mines openly or in small niches.

Grey long-eared bat (*Plecotus austriacus*). Mostly located alone in the pre-entrance areas of the caves/mines.

Serotine bat (*Eptesicus serotinus*). In the inspected caves, the serotine bat was located in the pre-entrance areas in groups of several individuals. They mostly hibernate in vertical niches. Bright orange ectoparasites (ticks) were often noticed on the face of serotine bats.

Discussion

As a result of the first full-scale survey of bats in the continental (northern) part of the Black Sea region conducted in 2008–2011 (in the mines of Odesa, Mykolayiv, and Kherson oblasts of Ukraine), 6 species of bats were identified—*Myotis daubentonii*, *M. dasycneme*, *M. mystacinus*, *Plecotus auritus*, *P. austriacus*, and *Eptesicus serotinus* in approximately 50 inspected sites. During the second survey, the list of species was amended by *Pipistrellus pipistrellus*, which was registered in the KVL mine. Five of the revealed earlier six species were registered all around the region, and the exception was *P. auritus* with a single, and rather occasional, registration. The total number of bats in summer was only 211, while in winter their number was 1516 individuals. The dominating species in the region was *Myotis daubentonii* (46.1%). The total number of bats in the KVL-K, ILN-K, and NOD-K mines was 702 individuals [Godlevska *et al.* 2011].

During the monitoring period in 2020–2022, the number of the registered 7 species in the three key sites of bats in the continental part of the Black Sea region was 1421 individuals (Tab. 2). Considering the specifics and methods of winter surveys in mines inhabited by the mentioned species, their total number might be higher.

Thus, within 10 years, the number of bats in the mines has doubled.

The list of species was complemented with the steppe whiskered bat, the absence of which during the previous surveys was due to the approved systematic approach, because in the past these bats were recorded as whiskered bats [Godlevska *et al.* 2010]. Later, the taxonomic status of the steppe whiskered bat has changed and it was distinguished as a separate species—*Myotis aurascens* [Zagorodniuk 2012]. The steppe whiskered bat is listed in the checklist of mammal species of Ukraine [Zagorodniuk & Emelyanov 2012].



Fig. 5. Bats in limestone mines: *a, h*, steppe whiskered bat; *b*, grey long-eared bat; *c*, typical wintering clusters—Daubenton's bat; *d*, Daubenton's bat; *e*, whiskered bat; *f-g*, typical wintering clusters—pond bat.

Рис. 5. Рукокрилі у вапнякових штольнях: *a, h* — нічниця степова; *b* — вухань австрійський; *c* — типовий зимувальний кластер — нічниця водяна; *d* — нічниця водяна; *e* — нічниця вусата; *f-g* — типовий зимувальний кластер — нічниця ставкова.

Table 2. The ratio (%) of colonies of different bat species registered in 2020–2022 in key wintering shelters of the Northern Black Sea region (Ukraine)

Таблиця 2. Частка (%) колоній різних видів рукокрилих, знайдених у 2020–2022 рр. у ключових зимувальних сховищах Північного Причорномор'я (Україна)

Shelter	MDAU	MDAS	MAUR	MMYS	PAUR	PAUS	ESER	M. sp.
KVL-K	24.7	15.1	23.3	9.6	—	8.2	9.6	9.6
ILN-K	34.1	9.8	26.8	—	—	12.2	7.3	9.8
NOD-K	81.6	11.4	4.3	—	0.1	0.6	0.2	1.8

The mines in Mykolayiv Oblast (NOD-K, Nova Odesa) are extremely important for the winter hibernation of bats. They support the existence of the biggest of the registered winter clusters of the pond bat—one of the rarest bat species in Ukraine. The Nova Odesa mines are another wintering sites of one of the biggest clusters of the pond bat in Ukraine (the abundance of the species increases and now it is more than 1000 individuals).

During 2020–2021, in the Kovalivka mines, the registration of bats took place alongside with a public event—militaristic orienteering game. Approximately 30–40 people participated in that game. The game proceeded in the pre-entrance areas of the mines and was accompanied by the instructors. Evidently, such public event, which regularly (according to the players) takes place during the entire winter period, influences the hibernation of bats. The mines located near Illyinka are unsuitable for the aforementioned events as they are in far more worse technical condition and the later are being used by the local population as dumps. During the survey, the author noticed a considerable dumping ground with lots of old car parts.

Strengthening the protection regime near the Kovalivka and Illyinka mines by granting the area around the Kuyalnyk Estuary the status of Kuyalnyk National Nature Park and arranging its administration with a respective number of staff and state funding will allow to ensure the appropriate protection of its natural complexes, including the key territories for protection of bats. The decree on the establishing the Kuyalnyk National Natural Park was issued in January 2022¹. Nevertheless, it is obvious that this issue will be finalized only when the unprovoked aggression of the russian federation against Ukraine ends.

The Nova Odesa mines are located in the slope of a steppe ravine with a small stream at the bottom, which undergo severe anthropogenic interference in the form of voluntary tourism. Manifestations of such interference are fumigation, soothing, and littering of the limestone mines. A lot of advertisement can be found on the Internet from the local guides offering a tour to the caves. These types of interventions to the underground sites endanger the steady winter clusters of bats. Thus, despite the potential and actual interference, the inspected wintering clusters in the region have an immensely important role due to the lack of other shelters while the number of hibernating bats is constantly growing. Besides, these shelters may also play the important role of not only of a hibernation place but also as a transit shelter during seasonal migrations [Godlevska *et al.* 2018].

In recent years, there have been numerous cases of creation of wintering clusters of bats involving different migratory species, particularly in the east of Ukraine [Zagorodniuk 2018]. The protection of bats is also emphasized by the natural habitats located in close vicinity to the mentioned mines—the river valleys of the Southern Bug and Gnylyi Yelanets and their floodplains, as well as the Hadzhybei and Kuyalnyk estuaries, which play a key role in providing the bats with food resources.

Conclusions

The inspected wintering sites KVL-K, ILN-K, and NOD-K play a key role in the hibernation of 7 bat species in Ukraine, including vulnerable, rare, and endangered species.

¹ Decree of the President of Ukraine No. 3/2022. On establishing the Kuyalnyk National Nature Park. Online: <https://www.president.gov.ua/documents/32022-41117>

An equally important role in supporting the population of bats is played by the natural areas around their key sites—the river valleys of the Southern Bug and Gnylyi Yelanets, their floodplains and the Hadzhybei and Kuyalnyk Estuaries, which are important feeding locations.

During 2020–2022, the total number of wintering bats in KVL-K, ILN-K, and NOD-K was 1500 individuals, according to the survey results.

Within 10 years between 2011 and 2022, the number of bats hibernating in the mentioned mines has doubled—from 702 to 1421 animals.

The dominating species in all mines was the Daubenton's bat with a total ratio of 77%.

Acknowledgements

The author wishes to express his gratitude to Vadym Martyniuk for his comprehensive assistance provided during the expeditions and his active participation in the survey of bats, to Igor Zagorodniuk for his help in the preparation of the article, insightful advice and comments regarding its content, as well as to Maksym Zhevniak for the English translation of the manuscript.

References

- Dietz, C., O. von Helversen. 2004. *Illustrated Identification Key to the Bats of Europe*, 1–144. Electronic Publication. On-line: <https://goo.gl/2BmzPg>
- Domashlinets, V. 2018. The role of international treaties in conservation of Chiroptera. *Theriology Ukrainica*, **16**: 11–16. [CrossRef](#)
- Gayko, G., V. Biletskiy, T. Mikos, J. Chmura. 2009. Mining engineering and underground structures in Ukraine and Poland: sketches from history. In: *Edition Mining Encyclopedia*. UCCenter, Donetsk Branch NTS, Donetsk, 98–101. [In Ukrainian]
- Godlevska, O., I. Parnikoza, V. Rizun, [et al.]. 2010. *Fauna of Ukraine: conservation categories. Reference book*. 2nd ed. Eds O. Godlevska, H. Fesenko. Kyiv, 1–80. [In Ukrainian]
- Godlevska, E. V., M. A. Ghazali, V. N. Tyschenko. 2011. The results of the first full-scale census of bats in the underground sites of the Continental Black Sea region of Ukraine. *Reserve Business in Ukraine*, **17** (1–2): 34–41. [In Russian]
- Godlevska, E., P. Panchenko, S. Rebrov, [et al.]. 2018. Findings of bats in the territory of the Black Sea region of Ukraine (AR Crimea, Mykolaiv, Odesa, Kherson regions). In: *Materials for the 4th edition of the Red Book of Ukraine. Fauna*. Kyiv, 196–203. (Series: Conservation Biology in Ukraine; Issue 7, pt. 1). [In Ukrainian]
- Panchenko, P., L. Godlevska. 2018. Data on the bat fauna of the Northern Black Sea Region based on results of the work of bat contact centres. *Theriology Ukrainica*, **16**: 120–126. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Zagorodniuk, I., L. Godlevska, V. Tyshchenko, Ya. Petrushenko. 2002. *Bats of Ukraine and Adjacent Countries: a guide for field investigations*. Natl. Mus. Nat. Hist., NAS of Ukraine, Kyiv, 1–110. (Series: Proceedings of the Theriological School; Vol. 3). [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. (ed.). 2004. *Cave Fauna of Ukraine*. National Museum of Natural History, NAS of Ukraine. Kyiv, 1–248. (Series: Proceedings of the Theriological School; Vol. 6). [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. V., I. G. Emelyanov. 2012. Taxonomy and nomenclature of mammals of Ukraine. *Proceedings of the National Museum of Natural History*, **10**: 5–30. [In Ukrainian]



DATA ON THE SUMMER BAT FAUNA OF BELARUS IN 2017–2020

Aliaksei Shpak¹ , Lena Godlevska² , Aleksandra Larchanka¹ , Maria Savchenko² ,
Pavlo Vorobei² , Uladzislau Molchan¹ , Andrei Mikhailau³

Key words

bats, fauna, distribution, breeding,
Belarus, Eastern Europe

doi

<http://doi.org/10.15407/TU2305>

Article info

submitted 20.03.2022
revised 19.06.2022
accepted 30.06.2022

Language

English, Ukrainian summary

Abstract

This report presents the results of the bat fauna survey carried out in Belarus during the warm seasons between 2017 and 2020. The presented data were collected in 31 localities in all six administrative regions (voblasćs) of Belarus during field studies (mist-netting, searching for roosts and colonies, and acoustic surveys) and in the course of the work of the Minsk bat contact centre. Field data refer to 26 localities; acoustic observations to 14 localities; and netting was carried out in 19 localities (151 ind.). The data on bats collected via the contact centre came from 6 localities (35 ind.). In the course of our survey, we recorded 13 out of the 19 species of the Belarusian bat fauna. They are *Barbastella barbastellus*, *Eptesicus nilssonii*, *E. serotinus*, *Myotis dasycneme*, *M. daubentonii*, *Nyctalus lasiopterus*, *N. leisleri*, *N. noctula*, *Pipistrellus kuhlii*, *P. nathusii*, *P. pygmaeus*, *Plecotus auritus*, and *V. murinus*. The occurrence of all recorded species was confirmed by direct identification. Data on breeding have been added for all recorded species except for *N. lasiopterus* and *B. barbastellus*. Data on breeding have been added for all recorded species, except for *N. lasiopterus* and *B. barbastellus*. Maternity colonies were recorded for *E. serotinus*, *M. dasycneme* (the second record of a maternity colony of the species for the entire period of research in Belarus) and *M. daubentonii*. The largest number of individuals recorded by the contact centre represent *V. murinus*; other species in descending order are *E. serotinus*, *N. noctula*, *P. auritus*, *P. nathusii*, *B. barbastellus*, *M. daubentonii*, *P. kuhlii*, and *E. nilssonii*. Among the netted individuals, *P. nathusii* prevailed; other species in descending order were *M. daubentonii*, *P. pygmaeus*, *E. nilssonii*, *P. auritus*, *N. noctula*, *E. serotinus*, *M. dasycneme*, *N. leisleri*, and *N. lasiopterus*. Three species (*V. murinus*, *B. barbastellus*, and *P. kuhlii*) were presented only among bats reported via the contact centre. During the survey, the species *P. pipistrellus*, *Pl. austriacus*, *M. brandtii*, *M. nattereri*, *M. myotis*, and *M. mystacinus* included in the list of mammal species of Belarus were not recorded. The reasons of the lack of records of these six species are discussed. The collected data contribute to the general knowledge on the distribution, breeding, and status of bat species in Belarus and Eastern Europe.

Affiliations

¹ Scientific and Practical Centre for Bioresources, NAS of Belarus (Minsk, Belarus); ² Schmalhausen Institute of Zoology, NAS of Ukraine (Kyiv, Ukraine); ³ Maxim Tank Belarusian State Pedagogical University (Minsk, Belarus)

Correspondence

A. Shpak; Scientific and Practical Centre for Bioresources, NAS of Belarus, 28 Akademichnaya Street, Minsk, 220072 Belarus; e-mail: shpak.dvergr@gmail.com
orcid: 0000-0002-0563-9271

Cite as

Shpak, A., L. Godlevska, A. Larchanka, M. Savchenko, P. Vorobei, U. Molchan, A. Mikhailau. 2022. Data on the summer bat fauna of Belarus in 2017–2020. *Theriology Ukrainica*, **23**: 20–30. [In English]

Дані про літню фауну рукокрилих Білорусі за 2017–2020 роки

Аляксей Шпак, Лена Годлевська, Александра Ларчанка, Марія Савченко,
Павло Воробей, Уладзіслав Молчан, Андрей Міхайлав

Резюме. У роботі представлено результати обстеження рукокрилих фауни Білорусі в теплий період 2017–2020 років. Наведені дані зібрані в 31 пункті в межах усіх шести адміністративних областей Білорусі: під час польових робіт (відлов за допомогою павутинних сіток, пошук сховищ та колоній, детекторні спостереження) та роботи Мінського контактного центру рукокрилих. Польові роботи проходили в 26 пунктах, акустичні спостереження — в 14; відлови проводили в 19 пунктах (151 кажанів). Дані про кажанів, зібрані через контактний центр, надходили з шести пунктів (35 кажанів). За час дослідження було зафіксовано 13 з 19 видів рукокрилих фауни Білорусі: *Barbastella barbastellus*, *Eptesicus nilssonii*, *E. serotinus*, *Myotis dasycneme*, *M. daubentonii*, *Nyctalus lasiopterus*, *N. leisleri*, *N. noctula*, *Pipistrellus kuhlii*, *P. nathusii*, *P. pygmaeus*, *Plecotus auritus* та *Vespertilio murinus*. Видову приналежність всіх зареєстрованих видів визначено контактено. Доповнено дані про розмноження всіх зареєстрованих видів, окрім *N. lasiopterus* і *B. barbastellus*. Материнські колонії зареєстровано для: *E. serotinus*, *M. dasycneme* (друга знахідка материнської колонії виду за увесь період досліджень в Білорусі) та *M. daubentonii*. Найбільша кількість особин кажанів, зареєстрованих контактним центром, належала до *V. murinus*; інші види, в порядку спадання: *E. serotinus*, *N. noctula*, *P. auritus*, *P. nathusii*, *B. barbastellus*, *M. daubentonii*, *P. kuhlii* та *E. nilssonii*. Серед відловлених кажанів, за кількістю особин, переважав *P. nathusii*, інші види в порядку спадання чисельності: *M. daubentonii*, *P. pygmaeus*, *E. nilssonii*, *P. auritus*, *N. noctula*, *E. serotinus*, *M. dasycneme*, *N. leisleri*, *N. lasiopterus*. Три види (*V. murinus*, *B. barbastellus* та *P. kuhlii*) були зареєстровані лише контактним центром. В ході дослідження, нами не було виявлено шість видів рукокрилих фауни Білорусі: *P. pipistrellus*, *P. austriacus*, *M. brandtii*, *M. nattereri*, *M. myotis* та *M. mystacinus*. Розглянуто причини відсутності знахідок цих видів. Зібрані дані є доповненням до відомостей про поширення, розмноження та стан видів кажанів у Білорусі і Східній Європі в цілому.

Ключові слова: рукокрилі, фауна, поширення, розмноження, Білорусь, Східна Європа.

Introduction

The bat fauna of Belarus is currently represented by 19 species [Shpak 2017a], which is about 25% of the mammal fauna of the country [Savicky *et al.* 2005]. Eight species are listed in the Red Data Book of Belarus (2015). All species are included in Annex II of the Convention on the Conservation of Migratory Species of Wild Animals and the Bern Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats. These treaties were signed by Belarus and thus all bat species in Belarus as well as their habitats are subject to protection.

At the same time, effective conservation is impossible without a clear understanding of the geographical distribution of species and their status.

The survey of the bat fauna in Belarus started in the 1920s [Fiadziushyn 1927] in the context of the study of the fauna on the whole. In 1955, the first review of bat fauna was published as a section of the monograph 'Mammals of the Byelorussian SSR' [Serzhanin 1955]. However, a special monograph devoted to bats of Belarus was published only in 1981 [Kurskov 1981]. This book contained a review of all data on bats of Belarus available for that time, the biggest portion of which however referred to the south-west of Belarus (Brest Voblasć). In the following decades, the bat fauna was also studied mainly within the south-west of Belarus [Demianchuk 2001; Demianchuk & Demianchuk 2008; Dietz *et al.* 2018]. In the early 2000s, bat surveys started in other regions of Belarus. In particular, results of several studies of the species composition and ecological traits of bats inhabiting several protected territories have been published recently, including the Prypiacki National Park, the Stary Žaden Reserve, the Palieski Radiation-Ecological Reserve [Dombrovski & Bolotina 2014; Dombrovski *et al.* 2016; 2018], and the Naračanski National Park [Larchanka *et al.* 2020].

Results of bat studies recently carried out in different voblasćs, including protected territories and Minsk city, are also available [Shpak 2006; Savarin 2008; Larchanka & Shpak 2018]. Addition-

ally, some data were presented by A. Shpak, V. Dombrovski with colleagues, A. Kashtalian, G. Pettersons, and V. Vintulis at many conferences and published in conference proceedings.

Nevertheless, the current data on the bat fauna of Belarus, including its status and distribution, are still quite incomplete, especially for the central and northern parts of the country. The aim of this article is to present previously unpublished data on bat records and observations during the warm seasons of 2017–2020 across various regions of Belarus.

Materials and Methods

The presented data were collected in 31 study localities in all six administrative regions (voblas'cs) of Belarus (Fig. 1). The presented data correspond to two categories.

1) Field data collected in the summers of 2017, 2019, and 2020 in the territory of all six voblas'cs of Belarus. We used the following set of methodical outlines for our fieldwork. Animals were captured by mist-nets. Ultrasonic detectors (Pettersson Elektronik D-200, D-240, and Wildlife Acoustics Echo Meter Touch 2 Pro) were used for acoustic survey. The analysis of bat call records was carried out using BatSound v.3 software. Searching for roosts was conducted during the examination of potential bat shelters by recording night/morning swarming and signs of bats presence (faeces, social sounds *etc.*).

2) Data collected by calls to the Minsk bat contact centre [Shpak 2018] during the conditionally warm period of the year, from 1 April to 1 October. These records concern bats identified by us directly or based on photos of sufficient quality.

In total, field data refer to 26 localities; acoustic observations to 14 localities; and netting was carried out in 19 localities (151 individuals). The data on bats collected via the contact centre come from 6 localities (35 individuals).

Geographical terms. Paliessie is the geographical region covering the entire southern part of Belarus, northern Ukraine, as well as the adjacent regions of Russia and Poland. In this article, we use this name for the designation of southern Belarus (Brest and Homiel voblas'cs). Each locality in the lists of records is described mostly as follows: locality No.—coordinates; administrative region (voblas'c), district (raion), (the nearest) settlement.

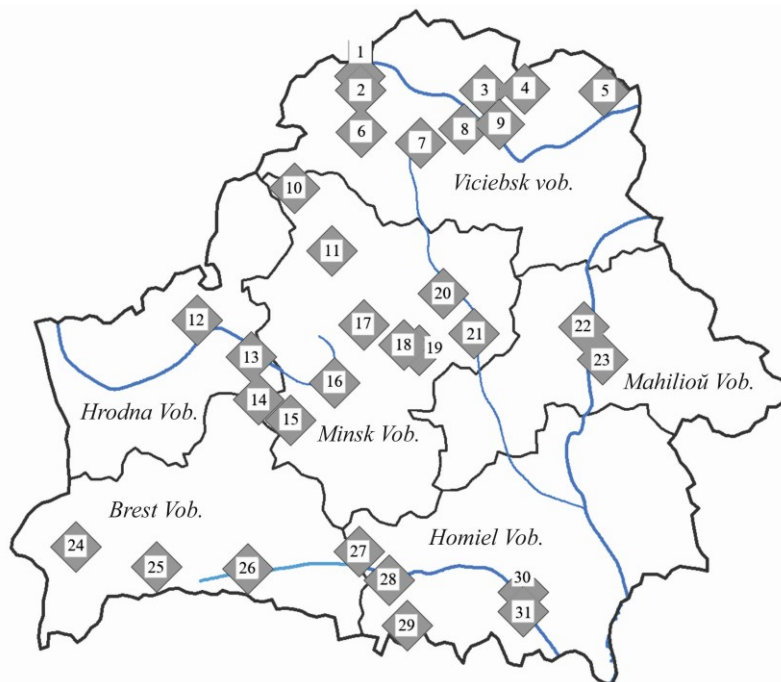


Fig. 1. Study localities. Numbers correspond to those in the lists of species records.

Рис. 1. Пункти дослідження. Номери відповідають номерам у списках реєстрацій видів.

Toponyms and names of territorial administrative units were transcribed according to the National System of Geographic Names Transmission into Roman Alphabet in Belarus (2007). Voblasć is the largest unit of administrative division in Belarus. There are six voblasćs: Brest, Homiel, Hrodna, Mahilioŭ, Minsk, and Viciebsk. Voblasćs are further divided into districts called rajons. These units are abbreviated in the text as ‘Vob.’ and ‘Raj.’.

Localization of protected areas mentioned in the text (coordinates are given by the administrative centres of the areas): Biarezinski Biosphere Reserve—54.742 N, 28.308 E, Minsk and Viciebsk voblasćs; Bielaviežskaja Pušča National Park—52.569 N, 23.803 E, Brest and Hrodna voblasćs; Stary Žaden Reserve—51.913 N, 27.599 E, Homiel Voblasć.

Used abbreviations: ne, netting; sh, shelter; ne/sh, netting near or in a shelter; de, detector observations; ci, contact identification of a bat reported via the contact centre; ph, identification by photos reported via the contact centre; gr, found on the ground outside of buildings; ia, found inside of buildings.

Sex and age: M, male; F, female (F-repr, breeding female; F-nrepr, non-breeding female); U, unknown sex; ad, adult; juv, juvenile (≤ 3 months). Records of dead animals are given in square brackets, e.g. [3Ujuv].

List of study localities (see map on Fig. 1):

• 1—55.695 N, 27.497 E; Viciebsk Vob., Miory Raj., Asada Dziedzina; • 2—55.592 N, 27.506 E; Viciebsk Vob., Miory Raj., Sumaŭka Lake; • 3—55.592 N, 29.031 E; Viciebsk Vob., Polack Raj., near Novaja Palata; • 4—55.602 N, 29.521 E; Viciebsk Vob., Polack Raj., near Fiodaraŭka, Svina river valley; • 5—55.585 N, 30.493 E; Viciebsk Vob., Haradok Raj., Ciosta Lake; • 6—55.288 N, 27.512 E; Viciebsk Vob., Šarkaŭščyna Raj., Biarozaŭka river valley; • 7—55.211 N, 28.244 E; Viciebsk Vob., Hlybokaje Raj., Šo Lake; • 8—55.311 N, 28.779 E; Viciebsk Vob., Polack Raj., between Dalieckija and Plusy, Suja Lake; • 9—55.347 N, 29.207 E; Viciebsk Vob., Šumilina Raj., Hrudzinava; • 10—54.881 N, 26.699 E; Minsk Vob., Miadziel Raj., Narač Lake, Naračanski National Park; • 11—54.424 N, 27.157 E; Minsk Vob., Viliejka Raj., Viazyń; • 12—53.922 N, 25.506 E; Hrodna Vob., Lida Raj., Bierdaŭka; • 13—53.654 N, 26.168 E; Hrodna Vob., Navahrudak Raj., Ščorsy; • 14—53.345 N, 26.258 E; Brest Vob., Baranavičy Raj., Palaniečka; • 15—53.198 N, 26.650 E; Minsk Vob., Niasviž Raj., near Niasviž; • 16—53.467 N, 27.191 E; Minsk Vob., Uzda Raj., Uzda; • 17—53.890 N, 27.544 E; City of Minsk (different sites); • 18—53.742 N, 28.037 E; Minsk Vob., Smilavičy Raj., near Žuraŭkovičy, Volma river valley; • 19—53.703 N, 28.231 E; Minsk Vob., Červieŭ Raj., near Klinok, Volma river valley; • 20—53.827 N, 28.901 E; Minsk Vob., Bierazino Raj., Bierazino; • 21—54.115 N, 28.525 E; Minsk Vob., Barysaŭ Raj., Barysaŭ; • 22—53.874 N, 30.245 E; City of Mahilioŭ; • 23—53.635 N, 30.478 E; Mahilioŭ Vob., Byhaŭ Raj., Hrudzinaŭka; • 24—52.278 N, 24.016 E; Brest Vob., Žabinka Raj., Sieliščy; • 25—52.129 N, 25.002 E; Brest Vob., Drahicyn Raj., Zakaziel; • 26—52.117 N, 26.124 E; Brest Vob., Pinsk Raj., near Pinsk; • 27—52.241 N, 27.487 E; Brest Vob., Luniniec Raj., near Mikaševičy; • 28—52.034 N, 27.855 E; Homiel Vob., Žytkavičy Raj., near Aziarany; • 29—51.702 N, 28.078 E; Homiel Vob., Lielčycy Raj., near Baravoje, Ubarč river valley; • 30—51.947 N, 29.503 E; Homiel Vob., Kalinkavičy Raj., near Juravičy, Ličvin Lake; • 31—51.804 N, 29.504 E; Homiel Vob., Naroŭlia Raj., Naroŭlia.

Results and Discussion

During the survey, we have recorded 13 out of the 19 species of the Belarusian bat fauna.

***Barbastella barbastellus* (Schreber, 1774).** The species is rare in Belarus [Serzhanin 1961; Kurskov 1981], therefore in 1981 *B. barbastellus* was included in the first edition of the Red Data Book of Belarus (RDB) [1981] and now has conservation category EN of RDB [2015].

Until recently, data on the distribution of this species have been limited to the south-western regions (Brest Voblasć) of Belarus [Serzhanin 1961; Kurskov 1981; Demianchyk & Demianchyk 2008]. In 2011–2012, the species was first revealed in the western [Dombrovski & Bolotina 2014] and, in 2016–2017, in the eastern part of Homiel Voblasć; in 2019, in Minsk Voblasć [Shpak & Mi-khailau 2021]. In 2020, in the course of the bat winter census in underground hibernacula of Belarus the species was recorded in Brest, Homiel, Hrodna, Mahilioŭ, and Minsk voblasćs. (Shpak et al. unpubl.). The breeding was confirmed only for the south and south-west of Belarus [Kurskov 1981;

Demianchyk & Demianchyk 2008; Dietz *et al.* 2018]. Maternity colonies were only recorded in Brest Voblasć [Demianchyk & Demianchyk 2008; Dietz *et al.* 2018].

During the summer period, we have found *B. barbastellus* only in one study locality. No breeding was recorded.

- 17—22.08.2019, ci (gr): 1Mad.

***Eptesicus nilssonii* (Keyserling & Blasius, 1839).** The species was included in the RDB [1993] and currently [Red... 2015] its status is assessed as Near Threatened (NT).

The occurrence of *E. nilssonii* was first revealed in Belarus in 1934 in the Biarezinski Biosphere Reserve [Serzhanin 1961]. Later, the species was recorded in five voblasćs of Belarus, all except for Mahilioŭ [Kurskov 1981; Demianchyk 2001; Larchanka *et al.* 2020; Shpak unpublished]. Almost all records were presented by single individuals, except for the observation of a ‘hunting colony’ in Brest Voblasć, in Bielaviežskaja Pušča [Kurskov 1981]. In 2015, a maternity colony of this species was found for the first time [Dietz *et al.* 2018]. Breeding of the species was recorded in Brest [Kurskov 1981; Dietz *et al.* 2018] and Homiel voblasćs [Dombrovski *et al.* 2017].

During our survey in the warm period of the year, we have recorded *E. nilssonii* in eight study localities in three voblasćs: Viciebsk, Hrodna, and Minsk. Breeding of the species was confirmed in Hrodna and Minsk voblasćs. The maximum number of captured animals per netting site was four individuals. No roosts were found. Records were mostly by netting or acoustic signs. One juvenile individual (from Minsk Voblasć) was reported by the contact centre.

- 2—17.07.2020, de; • 3—15.07.2020, de; • 5—12.07.2020, de; • 7—16.07.2020, de, ne: 4 (2Fad, 2Mad);
- 8—15.07.2020, de; • 10—20.06.2017, ne: 4Fad; 12.09.2017, ne: 1Mad; • 12—01.07.2019, ne: 1Fjuv;
- 17—26.04.2019, de; 08.05.2019, de; 17.06.2019, de; 02.08.2019, de; 09.08.2019, de; 10.08.2019, de; 25.08.2019, de; 01.09.2019, de; 17.08.2020, ci (gr): 1Fjuv (in the outskirts of Minsk City).

***Eptesicus serotinus* (Schreber, 1774).** The serotine bat is included in the Annotated list of species of the RDB of Belarus [2004] as one that requires additional study and attention for its preventive protection, currently with the DD (Data deficient) category.

Nikolski [1899] mentioned the species for Paliessie as a fairly common species. Semenov *et al.* [1905] pointed out that in ‘Minsk Paliessie’ this species is quite common in settlements. Kurskov [1981], based on the results of observations over a period of more than 25 years, stated that *E. serotinus* in Belarus is ‘a rather rare species.’ The largest museum collection of bats in Belarus (Zoological Museum of the Belarusian State University) contains only 10 specimens of the serotine bat, which is 4.4% of the total number of bat specimens [Godlevska & Shpak 2020]; all specimens but one were collected in the south-west part of Belarus. Demianchyk & Demianchyk [2008] claim that it is ‘common and relatively abundant’ in Belarus, however provide no factual data to support this statement.

Breeding of the species was known before for Brest Voblasć. For the first time, it was recorded in the late 1950s in Bielaviežskaja Pušča by Kurskov [1981]. This author presented data on two maternity colonies. In 2009–2013, the species was also found breeding in Brest Voblasć by Demianchyk [2013]. During the warm period of the year, we have recorded *E. serotinus* in five voblasćs: Brest, Homiel, Minsk, Hrodna, and Viciebsk. We revealed the breeding of the species in three voblasćs: Brest, Grodno, and Minsk, including two maternity colonies found in attics of churches in Brest Voblasć.

- 3—15.07.2020, de; • 7—16.07.2020, de; • 8—15.07.2020, de; • 11—02.07.2019, de; • 12—01.07.2019, ne: 4 (3Frepr, 1Mad); • 14—30.06.2019, sh, de + vo, maternity colony in a church attic; • 16—19.07.2017, ph (ia): 1Ujuv; • 17—18.08.2017, ci (ia): 1Mad; 24.04.2019, ph: 1U; 30.05.2019, de; 16.06.2019, de; 18.06.2019, de; 25.08.2019, de; 27.08.2019, de; 16.09.2019, ci (ph): 1U; 30.09.2019, ci (ph): 1U; 02.07.2020, ci (ia): 1Mad; • 20—13.05.2019, ph: 1U; • 25—29.06.2019, de; sh: 1U in an abandoned building; sh: maternity colony in the attic of a church with a crypt; • 26—11.04.2017, ph: 1U;
- 30—28.06.2019, de.

***Myotis dasycneme* (Boie, 1825).** *M. dasycneme* was included in the RDB in 1993 and currently [Red... 2015] has conservation category Endangered (EN).

The first documented record of the species refers to 1929 [Kurskov 1981]. Although, before, this species, without exact locality and details, was mentioned in the geographical description of the Upper Dnieper region and (Eastern) Belarus [Semenov *et al.* 1905]. In 1929–1973, there were only five records of the species: four single individuals (Hrodna and Viciebsk voblasćs; Biarezinski Biosphere Reserve) and a maternity colony in the attic of an old brick school building in Viciebsk Voblasć (55.526 N, 29.966 E), on 24 June 1973 [Serzhanin 1961; Kurskov 1981]. New records concern the 2000s. The species was revealed in Brest Voblasć [Demianchyk & Demianchyk 2008], in Minsk Voblasć [Larchanka *et al.* 2020], and in Viciebsk City in between window frames ($n = 1$, 03.12.2018) [Shpak unpublished], as well as acoustically in Brest, Homiel, and Viciebsk voblasćs [Dombrovski & Bolotina 2014; Dietz *et al.* 2018]. Breeding of the species was recorded in Brest [Demianchyk 2013], Viciebsk [Serzhanin 1961; Kurskov 1981], and Minsk voblasćs [Larchanka *et al.* 2020]. Haarsma *et al.* [2010] mentioned a ‘summer colony’ in Brest Voblasć, but without details.

We have recorded the pond bat only in a few points of Brest, Hrodna, and Minsk voblasćs (in 4 of 31 examined localities). In total, among the netted animals, there were only three individuals of *M. dasycneme* (Fig. 2). A maternity colony of the species was revealed in the attic of an abandoned building in Hrodna Voblasć. This is the second record of a maternity colony of the species for the entire period of bat research in Belarus.

• 10—20.06.2017, ne: 1Fad; • 13—01.07.2019, sh: maternity colony of several dozens of specimens [+3Ujuv] in the attic of an abandoned building of a manor; • 17—30.05.2019, de; 13.06.2019, de; 16.06.2019, de; 27.08.2019, de; • 27—21.08.2017, ne: 2 (1Fad, 1Mad).

***Myotis daubentonii* (Kuhl, 1817).** Daubenton’s bat have been repeatedly observed in all voblasćs of Belarus since the middle of the 19th century. Serzhanin [1961], Kurskov [1981], and Demianchyk [2008] considered it as a relatively abundant and widespread species of the bat fauna.

The breeding of the species was recorded in Brest [Kurskov 1981; Demianchyk 2013] and Minsk voblasćs [Larchanka *et al.* 2020]. Maternity colonies were found in Brest Voblasć [Kurskov 1981; Demianchyk & Demianchyk 2008].

We have recorded *M. daubentonii* in all voblasćs of Belarus. One maternity colony was found in gaps between the concrete beams of a bridge in Minsk Voblasć. The breeding of the species was confirmed in Minsk, Hrodna, Mahilioŭ, and Brest voblasćs.

• 3—15.07.2020, de; • 4—14.07.2020, de; • 5—12.07.2020, de; • 7—16.07.2020, de; • 8—15.07.2020, de; • 11—02.07.2019, ne: 7 (1Mad, 3Mjuv, 1Fad-nrepr, 2Fjuv); • 12—01.07.2019, ne: 4 (1Mad, 2Fjuv, 1Mjuv); • 17—20.05.2019, ci (gr): 1Mad; 18.06.2019, de; • 18—06.07.2019, maternity colony, 3 clusters, ≥ 15 ind. in a bridge; • 19—06.07.2019, de; • 23—04.07.2019, ne: 1Fjuv; • 25—29.06.2019, ne: 1Mjuv; • 27—21.08.2017, ne: 13 (10 Fad, 3 Mad); • 27—22.08.2017, ne: 2Mad; • 30—28.06.2019, de.

***Nyctalus lasiopterus* (Schreber, 1780).** For a long time, information about the distribution of the greater noctule bat in Belarus had been limited to a single find in 1930 in Homiel Voblasć [Serzhanin 1961]. In 1981, *N. lasiopterus* was included in the first edition of RDB [1981] with Category II of conservation significance (corresponds to the EN category of IUCN). Due to the absence of records for a long time, this species was excluded from the last edition of RDB [2015].

However, 85 years after the first and only record, in 2015, a maternity colony of *N. lasiopterus* was found in Homiel Voblasć (Stary Žaden Reserve) by Dombrovski *et al.* [2016]. In 2016, these researchers carried out a large-scale acoustic survey at 58 sites in southern Belarus on 350 kilometres from west to east. As a result, calls of *N. lasiopterus* were recorded exclusively in the immediate vicinity of the site of the first find (data presented by Dombrovski and colleagues on the International Berlin Bat Meeting, 2017).

We have netted one male of *N. lasiopterus* above the water surface of the Ubarć River in Homiel Voblasć (51.70 N, 28.07 E). The distance to the Stary Žaden Reserve is about 36 km. It allows us to suggest that our record concerns the revealed species locality in Stary Žaden.

- 29—22.08.2017, ne: 1M.

***Nyctalus leisleri* (Kuhl, 1817).** Leisler's bat has been considered as a fairly rare species since the beginning of systematic zoological research in Belarus [Serzhanin 1961; Kurskov 1981]. Respectively, it was included in the RDB in 1993 and currently has the conservation category 'Vulnerable' (VU) [Red... 2015].

Earlier, the species was recorded in all voblasćs except Mahilioŭ [Serzhanin 1955; Kurskov 1961]. The obvious facts of breeding of the species were noted only in Brest and Homiel voblasćs [Serzhanin 1955; Kurskov 1981; Demyanchyk & Demianchik 2008]. Maternity colonies were recorded only in Bielaviežskaja Pušča [Kurskov 1981; Demianchik & Demianchik 2008; Dietz *et al.* 2018].

We have found the species in three study localities, in Viciebsk and Homiel voblasćs. Its breeding was confirmed in Homiel Voblasć.

- 3—15.07.2020, de; • 8—15.07.2020, de; • 28—22.08.2017, ne: 2 (1Fad, 1Fjuv).

***Nyctalus noctula* (Schreber, 1774).** The noctule bat is one of the relatively abundant and widespread species of bats in Belarus [Kurskov 1981; Demianchik & Demianchik 2008]. Breeding of the species has been recorded in all voblasćs [Kurskov 1981; Shpak, unpublished].

We have observed this species in all administrative regions of Belarus, except for Mahilioŭ voblasć. The breeding of the species was confirmed in Viciebsk, Minsk, Hrodna, and Brest voblasćs.

- 2—17.07.2020, de; • 3—15.07.2020, de; • 7—16.07.2020, de; • 8—15.07.2020, ne: 3 (1Fad preg., 1Fad, 1Mad), de; • 11—02.07.2019, ne: 2 (1Mjuv, 1Fjuv), de; • 12—01.07.2019, ne: 2 (1Fjuv, 1Frepr); • 14—30.06.2019, de; • 15—30.06.2019, ne: 1Mjuv; • 17—17.04.2019, ci (gr): 1Fad; 25.04.2019, ph (gr): 1U; 26.04.2019, de; 28.04.2019, ph (gr): 1U; 08.05.2019, de; 04.06.2019, de; 13.06.2019, de; 16.06.2019, de; 17.06.2019, de; 02.08.2019, de; 06.08.2019, de; 09.08.2019, de; 13.08.2019, de; 19.08.2019, de; 23.08.2019, de; 25.08.2019, de; 26.08.2019, de; 30.08.2019, de; 01.09.2019, de; 08.09.2019, de; • 19—06.07.2019, de; • 24—20.08.2017, ph (gr): 1U; • 25—29.06.2019, de; gr: 1Ujuv; • 30—28.06.2019, de.

***Pipistrellus kuhlii* (Kuhl, 1817).** Kuhl's pipistrelle is a new species in the Belarusian fauna. Wintering individuals were first recorded in Brest in 2013 [Demianchik 2013] and later in Homiel (2015) and Minsk (2017) voblasćs [Shpak & Larchanka 2016]. Breeding of the species was recorded in Brest Voblasć [Demianchik 2013].

In the course of our work, we have recorded one juvenile specimen in Minsk Voblasć.

- 21—16.08.2019, ci (gr): 1Fjuv.

***Pipistrellus nathusii* (Keyserling & Blasius, 1839).** The species is relatively abundant and widespread [Kurskov 1981; Demianchik & Demianchik 2008; Shpak 2017]. Its breeding was recorded before in Brest, Minsk, Viciebsk, and Homiel voblasćs [Kurskov 1981; Dombrovski *et al.* 2017; Godlevska & Shpak 2020; Larchanka *et al.* 2020]. Maternity colonies were recorded in Brest [Kurskov 1981; Dietz *et al.* 2018] and Minsk voblasćs [Godlevska & Shpak 2020; Larchanka *et al.* 2020].

We have recorded this species in all voblasćs of Belarus. Among all of the netted bats, this species was represented by over 35% of individuals (Fig. 2), with up to 23 ind. per netting site. Breeding of the species was recorded in Viciebsk, Hrodna, Mahilioŭ, Minsk, and Homiel voblasćs.

- 1—03.07.2019, de; • 2—17.07.2020, de, ne: 1Mad; • 3—15.07.2020, de; • 4—14.07.2020, de, ne: 6 (1Mjuv, 2Fad, 3Fjuv); • 5—12.07.2020, de; • 6—18.07.2020, de; • 7—16.07.2020, de; • 8—15.07.2020, de, ne: 5 (3Mad, 1Fjuv, 1Mjuv); • 9—03.07.2019, ne: 1Fad-repr; • 10—20.06.2017, ne: 4 Fad; • 11—02.07.2019, de, ne: 23 (3Mad, 7Mjuv, 7Fad-repr, 6Fjuv); • 12—01.07.2019, ne: 16 (3Frepr, 3Fjuv, 4Mad, 5Mjuv, 1?); • 14—30.06.2019, de; • 17—05.09.2017, ci (found on the wall outside): 1Fad; 08.05.2019, de; 30.05.2019, de; 13.06.2019, de; 16.06.2019, de; 17.06.2019, de; 18.06.2019, de; 06.08.2019, de; 09.08.2019, de; 13.08.2019, de; 19.08.2019, de; 26.08.2019, de; 27.08.2019, de; 01.09.2019, de; 06.09.2019, ci (ia): 1Mad; 08.09.2019, de; • 19—06.07.2019, ne: 1Fad-repr; • 23—04.07.2019, ne:

4 (2Fad-repr, 1Mjuv, 1Fjuv); • 30—28.06.2019, ne: 2 (1Fad, 1Mjuv); • 31—25.08.2017, ne: 3 (1Fad, 1Fjuv, 1Mjuv).

***Pipistrellus pygmaeus* (Leach, 1825).** The species was separated from *Pipistrellus pipistrellus* (Schreber, 1774) only in the late 1990s [Barrat *et al.* 1997; Mayer, von Helvesen 2001]. Before that, they had been considered as a single species. Accordingly, for a long time, only ‘*P. pipistrellus*’ has been mentioned for the fauna of Belarus. However, now all old records of *P. pipistrellus* in Belarus should be interpreted *sensu lato*.

Since the end of the 19th century, *P. pipistrellus* s. l. has been mentioned as a common species for eastern Belarus [Semenov *et al.* 1905] and the Paliessie [Nikolski 1899]. Kurskov from 1954 to 1981 recorded about 500 individuals of *P. pipistrellus* s. l. in the western part of Belarus [Kurskov 1981]. The presence of *P. pygmaeus* in the fauna of Belarus has been unambiguously confirmed in Brest, Minsk, and Homiel voblascs, both in the course of field studies and by molecular genetic identification [Demianchyk & Demianchyk 2008; Dombrovski & Bolotina 2014; Shpak & Larchanka, own data; Dietz *et al.* 2018]. At the same time, the assumption about the occurrence of *P. pipistrellus* s. str. in Belarus is based only on detector observations and, to our opinion, requires additional research, including molecular genetic approaches for species identification.

Taking into account that, as of today, only *P. pygmaeus* is unequivocally recorded in Belarus, we suppose that old records of *P. pipistrellus* s. l. could refer to *P. pygmaeus*. In this case, *P. pygmaeus* was recorded in Brest, Hrodna, Homiel, Viciebsk, and Mahilioŭ voblascs [Kurskov 1981] and in the Biarezinski Biosphere Reserve [Serzhanin 1961]. Breeding of the species was recorded in Brest and Homiel voblascs [Kurskov 1981; Godlevska & Shpak 2020]. In recent years, the breeding of *P. pygmaeus* s. str. and maternity colonies were recorded in Brest [Dietz *et al.* 2018], Homiel [Dombrovski *et al.* 2017], and Minsk voblascs [Larchanka *et al.* 2020].

During our survey, we have recorded *P. pygmaeus* in all voblascs of Belarus except Brest. Breeding females and/or juveniles have also been found in all those voblascs.

• 2—17.07.2020, de; • 8—15.07.2020, de; • 9—03.07.2019, ne: 2Fad-repr; • 10—20.06.2017, ne: 1Fad; • 11—02.07.2019, ne: 1Fad-repr; • 12—01.07.2019, ne: 3 (2Fad-repr, 1Mad); • 17—17.06.2019, de; 09.08.2019, de; 26.08.2019, de; • 19—06.07.2019, ne: 1Fjuv; • 23—04.07.2019, ne: 9 (8Fad-repr, 1Mjuv); • 30—28.06.2019, ne: 1Fad-repr.

***Plecotus auritus* (Linnaeus, 1758).** The brown long-eared bat, first mentioned at the beginning of the 20th century, was considered as a relatively abundant and widespread species in Belarus [Serzhanin 1961; Kurskov 1981]. Kurskov [1981] mentioned that ‘typical subspecies of *Plecotus auritus* L. 1758 is distributed everywhere.’ Measurements of this species given by this author generally correspond to those of *P. auritus* *sensu stricto* (although maximum values of several cranial characters are slightly bigger than the typical for *P. auritus*, but smaller than for *P. austriacus* (see Strelkov 1988). In the course of an extended revision of long-eared bats of the territory of the former USSR based on museum specimens, Strelkov [1988] revealed only *P. auritus* s. str. for Belarus. In the collection of the Zoological Museum of the Belarusian State University, there are only specimens (n = 6) of *P. auritus* s. str. too [Godlevska & Shpak 2020]. Species *P. austriacus* was first recorded in Belarus in the winter of 1992–1993, in Brest Voblasć [Demianchyk & Demianchyk 2008], where its presence was also confirmed by molecular genetic identification [Shpak *et al.* 2020].

If considering that *P. austriacus* is a new species of the Belarusian fauna and, accordingly, all previous records of *P. auritus* s. l. as *P. auritus* s. str., then records of *P. auritus* s. str. are known from all six voblascs of Belarus. Breeding and maternity colonies of the species were recorded in Brest and Viciebsk voblascs [Kurskov 1981]. On the other hand, if considering only new records and clearly identified specimens from museum collections, then *P. auritus* s. str. is recorded only in Brest, Homiel, and Minsk voblascs, where reproduction and maternity colonies were also found [Demianchyk 2013; Dombrovski *et al.* 2017; Godlevska & Shpak 2020; Larchanka *et al.* 2020].

During our survey, we have recorded only *P. auritus* s. str. in Viciebsk, Minsk, Brest, and Mahilioŭ voblascs, and revealed breeding of the species in Viciebsk, Minsk, and Brest voblascs.

•1—03.07.2019, ne/sh?: 2 (1Fad-repr, 1Fad-nrepr) in the cellar of an abandoned building; •17—21.08.2019, ci: 1Mad; •19—06.07.2019, ne: 4Fad-repr, •22—29.04.2017, ph (ia): 1U; •25—29.06.2019, ne: 1Fad-repr in an abandoned building; •27—21.08.2017, ne: 2Fad.

***Vespertilio murinus* Linnaeus, 1758.** The parti-coloured bat is a widespread species throughout Belarus [Kurskov 1981; Demianchyk & Demianchyk 2008; Shpak 2017a]. *V. murinus* is regularly recorded in Minsk and other cities both in summer and winter [Shpak 2017b, 2018]. Breeding, including records of maternity colonies, has been known in Minsk [A. Shpak unpubl.; Larchanka et al. 2020], Brest [Demianchyk 2013], and Viciebsk [Godlevska & Shpak 2020] voblascs.

During our survey, we have found *V. murinus* in Viciebsk Voblasć (acoustic observations), as well as in the cities of Minsk and Barysau. Breeding of the species was confirmed in Minsk Voblasć.

•3—15.07.2020, de; •7—16.07.2020, de; •8—15.07.2020, de; •17—13.07.2017, ci (ia): 1Mad; 24.08.2017, ci (ia): 1Fad; 04.09.2017, ph (ia): 1U; 07.09.2017, ci (gr): 1Fad; 14.04.2019, ci (ia): 1Fad; 21.05.2019, ph (ia): 1U; 23.05.2019, ci (ia): 1Mad; 27.05.2019, ph (ia): 1U; 04.06.2019, de; 13.06.2019, de; 16.06.2019, de; 26.08.2019, de; 08.09.2019, de; 11.09.2019, ph (gr): 1U; 13.09.2019, ph (ia): 1U; 29.09.2019, ph (found at the wall outside): 1U; 04.04.2020, ph (ia): 1U; 09.05.2020, ph (ia): 1U; 16.06.2020, ci (gr): 1F-repr; 06.07.2020, ci (ia): 1Fad; •21—27.09.2019, ph (gr): 1U.

Discussion

During our summer survey, we have recorded 13 bat species out of the 19 previously described for Belarusian bat fauna [Shpak 2017a]. The occurrence of all recorded species was confirmed by direct identification. Data on breeding have been added for all recorded species, except for *N. lasiopterus* and *B. barbastellus*. Reproduction was shown for the first time for *M. dasycneme* and *P. nathusii* in Hrodna Voblasć, *E. serotinus* and *P. kuhlii* in Minsk Voblasć, *P. nathusii* in Mahilioŭ Voblasć, and *P. pygmaeus* s. str. in Mahilioŭ and Viciebsk voblascs. Maternity colonies were recorded in *E. serotinus* (Brest Voblasć), *M. dasycneme* (Hrodna Voblasć; the second record of maternity colony for the entire period of research in Belarus), and *M. daubentonii* (Minsk Voblasć).

In total, we have revealed 10 species among the netted bats (Fig. 2).

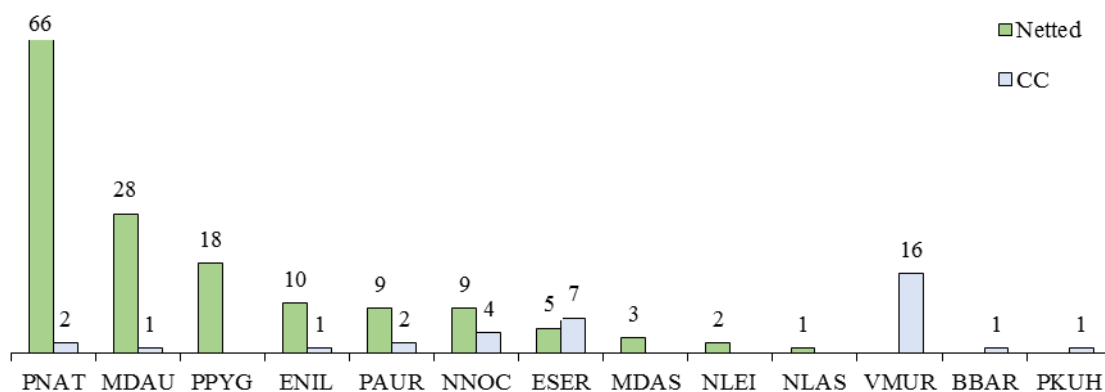


Fig. 2. The number of directly examined animals during the survey of the summer population of bats in Belarus presented in this article. Netted—bats captured with mist-nets (n = 151); CC—data collected by the Minsk bat contact centre (n = 35). Acronyms of species names: PNAT, *Pipistrellus nathusii*; MDAU, *Myotis daubentonii*; PPYG, *Pipistrellus pygmaeus*; ENIL, *Eptesicus nilssonii*; PAUR, *Plecotus auritus*; NNOC, *Nyctalus noctula*; ESER, *E. serotinus*; MDAS, *M. dasycneme*; NLEI, *N. leisleri*; NLAS, *N. lasiopterus*; VMUR, *Vespertilio murinus*; BBAR, *Barbastella barbastellus*; PKUH, *P. kuhlii*.

Рис. 2. Чисельність контактно обстежених тварин під час обстеження літньої популяції кажанів Білорусі, представленого в даній статті. Netted — кажани, відловлені павутинними сітками (n = 151); CC — дані, зібрані Мінським контакт-центром (n = 35). Акроніми видових назв: PNAT, *Pipistrellus nathusii*; MDAU, *Myotis daubentonii*; PPYG, *Pipistrellus pygmaeus*; ENIL, *Eptesicus nilssonii*; PAUR, *Plecotus auritus*; NNOC, *Nyctalus noctula*; ESER, *E. serotinus*; MDAS, *M. dasycneme*; NLEI, *N. leisleri*; NLAS, *N. lasiopterus*; VMUR, *Vespertilio murinus*; BBAR, *Barbastella barbastellus*; PKUH, *P. kuhlii*.

Among them, *P. nathusii* prevailed by the number of individuals (41% of all netted individuals). Other species were represented by less numbers. The less presented species in the captures were *M. dasycneme*, *N. leisleri*, and *N. lasiopterus*. Three species (*B. barbastellus*, *P. kuhlii*, and *V. murinus*) were not revealed by netting at all. It may be a result of the comparatively small number of netted bats. According to Gukasova & Vlaschenko [2011], an adequate assessment of the species composition can be achieved when the number of netted individuals is 200 per site.

The number of bat species recorded by calls to the contact centre was nine, and their composition differed from that found in captures. In particular, three species (*V. murinus*, *B. barbastellus*, and *P. kuhlii*) were presented only among bats reported to the contact centre. Additionally, the distribution of species by the number of individuals reported to the contact centre differs too. The largest portion of bats refers to *V. murinus* (16 of 35 ind.). Species that were quite common in captures (e.g. *M. daubentonii* and *P. pygmaeus*) were absent or presented only by few individuals in the ‘contact centre sample.’ The difference in the data collected with these two approaches is determined not only by the quite small size of samples, but also by the specifics of the methods used.

Netting covered a wide range of bat habitats including forests, parks, settlements, and others. Contact centre records are associated exclusively with settlements (mainly cities and towns). However, our results demonstrate that the two methods complement each other.

During the survey, we have not recorded six bat species that are included in the lists of fauna of Belarus: *P. pipistrellus*, *P. austriacus*, *M. brandtii*, *M. nattereri*, *M. myotis*, and *M. mystacinus*.

Due to the relatively recent systematic separation of *P. pipistrellus* and *P. pygmaeus*, the presence and distribution ranges of these species in Belarus began to require clarification. Evidence for the presence of *P. pygmaeus* in Belarus is presented in this article. At the same time, the absence of contact records of *P. pipistrellus* s. str. and its modern chorological characteristics suggest that the species is either not represented in the bat fauna of Belarus or is extremely rare with a distribution restricted to the extreme south-west of Belarus (Brest Voblasć) (Shpak unpubl.).

The grey long-eared bat was recorded for the first time in Belarus in the winter of 1992–1993 [Demyanchyk & Demianchik 2008]. Until now, the records of *P. austriacus* are limited to the extreme south-west of Belarus while *P. auritus* is recorded all over Belarus (see above).

The presence of *Myotis brandtii* (Eversmann, 1845) in Belarus has been confirmed both by revision of collection specimens [Strelkov 1983] and in the course of recent field studies [Shpak 2010; Dombrovski 2018, Shpak et al., unpubl.].

The assumption about the presence of *M. mystacinus* s. str. in Belarus is based on results of the revision by P. P. Strelkov [Strelkov 1983], who identified this species among the collection specimens from Bielaviežskaja Pušča. Subsequently, *M. mystacinus* s. str. was included in the list of Belarusian bat fauna, but without detailed data. Studies of recent years in Belarus have not revealed *M. mystacinus* but recorded *M. brandtii*, which seems to be uncommon [Shpak 2010; Dombrovski 2018; Larchanka et al. 2020; Shpak et al. unpubl.]. Natterer’s bat is rare in Belarus; it has been recorded exclusively in Brest and Homiel voblasćs [Demyanchyk & Demianchik 2008; Dombrovski et al. 2017]. *M. myotis* is another rare species in Belarus: for the entire period of research, only four individuals were recorded, the latest one in 1970 [Kurskov 1981].

In sum, the collected data contribute significantly to the current knowledge about the distribution, breeding, and status of bat species in Belarus.

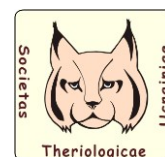
Acknowledgements

We thank all volunteers, especially A. Berezhnaya, A. Basharymava, A. Lacinskaja, A. Reznikava, and P. Litvinau, for their kind help with the field studies. We are grateful to A. Valnisty for editing the English version of the manuscript, as well as to two anonymous reviewers for their many insightful comments and suggestions.

The study was carried out mostly within the framework of projects supported by the European Mammal Foundation and the Ministry of the Environment, Climate and Sustainable development of the Grand Duchy of Luxembourg (EUROBATS Projects Initiative).

References

- Barratt, E. M., R. Deaville, T. M. Burland, M. W. Bruford, G. Jones, P. A. Racey, R. K. Wayne. 1997. DNA answers the call of pipistrelle species. *Nature*, **387** (6629): 138–139. [CrossRef](#)
- Demianchyk, M. G. 2001. *Bats of Belarus: Guide*. Publishing house of S. Lavrov, Brest, 1–216. [In Russian]
- Demianchyk, M. G., V. T. Demianchyk. 2008. *Protection of Bats in Belarus*. Alternativa, Brest, 1–112. [In Russian]
- Demianchyk, V. V. 2013. Faunistic complexes of vertebrates in settlements of Prypiac Paliessie. Presented at the *Rational use of floodplain lands*, Minsk, 98–102. [In Russian]
- Dietz, M., M. Brombacher, M. Erasmy, V. Fenchuk, O. Simon. 2018. Bat community and roost site selection of tree-dwelling bats in a well-preserved European lowland forest. *Acta Chiropterologica*, **20** (1): 117–127. [CrossRef](#)
- Dombrovski, V., I. Bolotina. 2014. Mammal fauna of the National Park “Pripyatsky” (Belarus). *Proceedings of the Theriological School*, **12**: 22–25. [In Russian]. [CrossRef](#)
- Dombrovski, V., V. Fenchuk, D. Zhurauliou. 2017. The bat fauna (Mammalia, Chiroptera) of Stary Zhaden zakaznik, Southern Belarus. *Proceedings of the Theriological School*, **15**: 3–9. [CrossRef](#)
- Dombrovski, V., V. Fenchuk, D. Zhurauliou. 2016. New occurrence and the first breeding record of *Nyctalus lasiopterus* in Belarus. *Vespertilio*, **18**: 55–59.
- Dombrovski, V. 2018. Maternity colonies of *Myotis brandtii* in the Polesie State Radiation-Ecological Reserve. *Theriologia Ukrainica*, **16**: 91–94. [CrossRef](#)
- Fiadziushyn, A. U. 1927. Results of the faunal expedition in Vitebsk region and on the Dniepr, 1924, In: *Materials for studying the flora and fauna of Belarus*. Minsk, 19–39. [In Belarusian]
- Godlevska, L., A. Shpak. 2020. Bats in the collection of the Zoological museum of Belarusian State University. *Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, **65** (4): 412–420. [In Russian] [CrossRef](#)
- Gukasova, A., A. Vlaschenko. Effectiveness of mist-netting of bats (Chiroptera, Mammalia) during the non-hibernation period in oak forests of Eastern Ukraine. *Acta Zoologica Cracoviensia. Series A (Vertebrata)*, **54** (1-2): 77–93. [CrossRef](#)
- Haarsma, A.-J., E. Jansen, F. Bongers. 2010. Report of a visit of the region of Brest, February 24 — March 03, 1–18. <https://bit.ly/3ALcBhY>
- Kurskov, A. N. 1981. *Bats of Belarus*. Navuka i technika, Minsk, 1–136. [In Russian]
- Larchanka, A. I., A. Shpak. 2018. New data on the bat fauna of Central and Eastern Paliessie. Presented at *The natural environment of Polesie and scientific and practical aspects of rational resource use*, Brest, 249–250. [In Russian]
- Larchanka, A. I., P. A. Velihurau, A. A. Semyonova, A. A. Valnisty, I. A. Solovej. 2020. New data on bats species diversity in National Park Narochansky (Belarus). *Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus, Biological Series*, **65** (4), 454–461. [In Russian] [CrossRef](#)
- Mayer, F., O. von Helversen. 2001. Cryptic diversity in European bats. *Proc. Royal Soc. B: Biol. Sci.*, **268** (1478): 1825–1832. [CrossRef](#)
- Nikolski, A. M., 1899: *Fauna of Paliessie*. Ministry of Agriculture and State Property, St. Petersburg, 1–68. [In Russian]
- Red Data Book of Byelorussian SSR*. 1981. Minsk, 1–560. [In Russian]
- Red Data Book of Belarus*. 1993. Minsk, 1–560. [In Belarusian]
- Red Data Book of Belarus*. 2015. Minsk, 1–320. [In Russian]
- Red Data Book of Belarus*. 2004. Minsk, 1–320. [In Russian]
- Savarin, A. 2008. Occurrence of *Eptesicus serotinus* in South-Eastern Belarus. *Proceedings of the Theriological School*, **9**: 272–273. [In Russian]
- Savicky, B. P., S. V. Kuchmel, L. D. Burko. 2005. *Mammals of Belarus*. Publishing Centre of the Belarusian State University, Minsk, 1–319. [In Russian]
- Semenov, V. P., M. V. Dovnar-Zapolskij, D. Z. Shendrik, A. K. Kabanov, A. P. Sapunov. 1905. *Russia. The Complete Geographical Description of our Fatherland. The Upper Dnieper Region and Belarus*. Devrien, St. Petersburg, 1–619. [In Russian]
- Serzhanin, I. N. 1955. *Mammals of Byelorussian SSR*. Publishing House of the Academy of Sciences of the BSSR, Minsk, 1–312. [In Russian]
- Serzhanin, I. N. 1961. *Mammals of Byelorussian SSR*. Publishing House of the Academy of Sciences of the BSSR, Minsk, 1–330. [In Russian]
- Shpak, A. 2006. New data on bat fauna of Belarusian Poozer’a, In: *Proceedings of the Theriological School*. Luhansk, 210–211. [In Russian]
- Shpak, A. 2010. First Record of *Myotis brandtii* (Mammalia, Vespertilionidae) in the Central Polesie of Belarus. *Vestnik zoologii*, **44** (3): 252.
- Shpak, A. 2011. Bats of Belarus of the 19th century: a retrospective analysis. *Vespertilio*, **15**: 79–86.
- Shpak, A., A. Larchanka. 2016. Range expansion of Kuhl’s Pipistrelle (*Pipistrellus kuhlii*) into Belarus. *Proceedings of the Theriological School*, **14**: 99–102. [CrossRef](#)
- Shpak, A. 2017a. Current Status of Bat Fauna in Belarus. Presented at the *Actual problems of zoological science in Belarus*, Minsk, 427–430.
- Shpak, A. 2017b. Hibernation of Parti-Coloured Bat, *Vespertilio murinus* (Chiroptera, Vespertilionidae), in Belarus. *Vestnik zoologii*, **51** (1), 83–86. [CrossRef](#)
- Shpak, A. 2018. Hibernating bat species of Belarus: results of the work of the Minsk bat contact centre. *Theriologia Ukrainica*, **16**: 135–141. [CrossRef](#)
- Shpak, A., E. Kheidorova, A. Larchanka, M. Nikiforov, A. Ghazaryan, G. Papov, V. Demianchyk. 2020. Cryptic bat species complex *Plecotus auritus/austriacus* in Belarus: species identification and phylogeographic patterns. *Molecular and Applied Genetics*, **29**: 59–68. [In Russian]
- Shpak, A., A. Mikhailau. 2021. Distribution of Western Barbastelle *Barbastella barbastellus* (Schreber, 1774): in Belarus: old assumptions and new data. *The human perspective on bats. 6th International Berlin Bat Meeting*. Berlin, 139–140.
- Strelkov, P. P. 1983. Records of *Myotis brandtii* Eversmann, 1845 and *Myotis mystacinus* Kuhl, 1819 (Chiroptera, Vespertilionidae) based on materials from the museums of the USSR. *Proceedings of the Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR*, **119**: 38–42. [In Russian]
- Strelkov, P. P. 1988. Brown (*Plecotus auritus*) and grey (*Plecotus austriacus*) bats (Chiroptera, Vespertilionidae) in USSR. Communication 1. *Zoologicheskii zhurnal*, **67** (1): 90–102. [In Russian]



REINTRODUCTION SHAPES THE GENETIC STRUCTURE OF THE RED DEER (*CERVUS ELAPHUS*) POPULATION IN BELARUS

A. A. Valnisty , K. V. Homel , E. E. Kheidorova , M. E. Nikiforov ,
V. O. Molchan, P. Y. Lobanovskaya, A. A. Semionova

Key words

red deer, ungulates, game species, genetic structure, reintroduction, population augmentation, microsatellite analysis, Belarus

doi

<http://doi.org/10.15407/TU2306>

Article info

submitted: 29.04.2022

revised: 11.06.2022

accepted: 30.06.2022

Language

English, Ukrainian summary

Affiliations

Scientific and Practical Centre for Bioresources of the National Academy of Sciences of Belarus (Minsk, Belarus)

Correspondence

Arseni Valnisty; Scientific and Practical Centre for Bioresources, NAS of Belarus; 27 Akademichnaja Street, Minsk, 220072 Belarus; e-mail: volnisty.aa@yandex.ru; orcid: 0000-0002-3612-1467; ResearcherID: CAJ-4936-2022

Abstract

The red deer (*Cervus elaphus*) is considered a valuable and important ungulate species with significant ecological role and high importance as a game species in Europe. Its local population in Belarus had undergone extended periods of decline in the past, followed by multiple reintroduction campaigns and management policy adjustments during the Soviet and post-Soviet periods, which eventually led to a recent spike in estimated population numbers. Along with increasing the numbers, those reintroductions have made the understanding of the structure and origins of the populations for the purpose of proper management and sustainable long-term growth much more complicated. Information on the origin of the reintroduction stock has often been lacking, while control of the red deer population dynamics in Belarus is currently limited to indirect survey of putative population numbers, with no utilization of contemporary genetic analysis. Here we report an estimate and interpretation of the red deer population structure in Belarus based on the analysis of microsatellite genotype data from 118 individuals of the red deer from the most well-known groups across Belarus. These specimens were genotyped using a novel multiplex panel of 14 microsatellite loci with various levels of polymorphism. We describe two red deer subpopulations with overlapping ranges that form the Belarussian metapopulation. We also report estimates of their genetic diversity, gained from the analysis of molecular variance, Bayesian analysis of genetic structure, differentiation indices, genetic bottleneck event analysis, and standard genetic diversity metrics. Based on the geographical distribution of subpopulations, their genetic differentiation and known history of red deer reintroductions in Belarus, we consider that both these subpopulations emerged mostly out of the patterns of animal release during two separate periods of reintroduction. We also suggest appropriate population management adjustments arising from the issue of anthropogenic reintroductions that determine the population structure in this managed species.

Cite as

Valnisty, A. A., K. V. Homel, E. E. Kheidorova, M. E. Nikiforov, V. O. Molchan, P. Y. Lobanovskaya, A. A. Semionova. 2022. Reintroduction shapes the genetic structure of the red deer (*Cervus elaphus*) population in Belarus. *Theriologia Ukrainica*, **23**: 31–46. [In English]

Реінтродукція формусь генетичну структуру популяції оленя благородного (*Cervus elaphus*) у Білорусі

А. А. Валністий, К. В. Гомель, Є. Е. Хейдорова, М. Є. Нікіфоров, В. О. Молчан,
П. Ю. Лобановская, А. А. Семенова

Резюме. На території Європи олень шляхетний відноситься до цінних мисливських видів копитних, який має високе екологічне значення і статус одного з ключових мисливських видів на континенті. При цьому конкретно білоруська популяція оленя шляхетного характеризується складною історією, включаючи декілька випадків критичного зменшення чисельності, скорочення ареалу і подальше відновлення завдяки заходам з реінтродукції виду, що проводилися у радянський і пострадянський періоди. Кампанії щодо відновлення чисельності, боротьби з браконьерством і модернізація біотехнічних методів підтримування популяції зрештою призвели до швидкого росту чисельності білоруської популяції оленя шляхетного за останні роки. Однак заходи з реінтродукції також значно ускладнили характеристику походження і генетичної структури білоруської популяції оленя шляхетного через нестачу інформації про походження особин і локалізації розселень, тоді як сучасний моніторинг популяційної динаміки оленя шляхетного у Білорусі зводиться до непрямого обліку чисельності передбачуваних популяцій у межах лісництв і мисливських угідь, хоча сучасні методи генетичного аналізу, що здатні надати більш точні відомості про походження особин і популяційну структуру для коректного виділення одиниць управління, дотепер не застосовувалися. У цій роботі представлено результати визначення генетичної структури білоруської популяції оленя шляхетного на основі даних мікросателітного генотипування 188 особин, взятих із більшості відомих популяційних груп на території країни, за допомогою панелі з 14 мікросателітних локусів з різним ступенем поліморфізму. Наведено характеристику двох субпопуляцій, ареали яких перекриваються і яких виявлено в межах білоруської метапопуляції, а також оцінку їхньої взаємної генетичної диференційованості й внутрішнього генетичного різноманіття, одержані в результаті аналізу мікросателітних даних. Запропоновано гіпотезу походження субпопуляцій у результаті двох розділених у часі кампаній випуску тварин, а також заходи господарського управління популяціями відповідно до виявленої генетичної структури.

Ключові слова: олень шляхетний, копитні, мисливські види, генетична структура, реінтродукція, збільшення популяції, мікросателітний аналіз, Білорусь.

Introduction

The Belorussian population of the red deer has a rather complicated history, including multiple declines, artificial reintroductions from various sources, and eventual rapid growth. The species is known to be practically non-existent in Belarus by the 18th century [Romanov 2000], with a series of efforts to restore the local population following soon, aiming to establish suitable deer hunting grounds. This was accomplished through several reintroduction campaigns using various stock [Kozlo 1972; Shakun et al. 2021]. The latest campaign was undertaken from 2006 until 2020, and included releases of deer taken from local or foreign stock in hundreds of natural habitat localities across Belarus, with a total of about 3200 released animals, according to the National Plan on the Red deer population management by Shakun and Veligurov. By 2022, most of the regions utilized for reintroduction have shown significant growth of local red deer populations, suggesting a successful reintroduction. However, the reintroduction effort did not include any measures for genetic control and monitoring of the reinforced and new populations, while the data on the stock material used for some of the reintroductions is scarce. The only measure of control over reintroduction effects was limited to indirect census across hunting grounds and preserves [Shakun et al. 2021].

Research into ungulate populations across Europe has shown that aside from supporting population growth, reintroductions can have unforeseen consequences and leave populations vulnerable and harder to manage further on [Nussey et al. 2006; Dellicour et al. 2011; Niedziałkowska et al. 2012; Queiros et al. 2019]. Founder effect and heterozygosity loss due to the Wahlund effect during relocations pose risk for a loss of genetic diversity and fitness, and, eventually, along with hunting pres-

sure and habitat loss due to anthropogenic effects, to population decline. Another potential issue is the creation of isolated populations incapable of maintaining stable population growth due to limited adaptability in a new habitat [Reed & Frankham 2003; Spielman *et al.* 2004; Frankham 2005]. Additionally, we note that the genetic structure and diversity of the red deer in Belarus has never been studied before.

In this context, a study of genetic structure and diversity in the Belarusian red deer is of significant interest, as we can finally make a thorough genetic description of one of the important and least studied populations of this valuable species on the continent, while also observing the genetic effects of a wide-scale reintroduction campaign right after its conclusion. Problematic population groups requiring additional attention for conservation can be revealed in this process, as we observed the effects of a massive reintroduction campaign on the structure of a model nation-wide ungulate population. All of this would serve the development of a more effective and scientifically rigid approach to population management [Apollonio *et al.* 2017; Ralls *et al.* 2018; Rodger & Clulow 2021].

Our goals in the present study are to reveal and explain the genetic structure in the Belarusian population of red deer, to estimate the genetic diversity within the population, and to provide recommendations to account for the genetic factor in population management of the species. Therefore, we have set out to genotype and analyse the Belorussian deer population using microsatellite markers.

Materials and methods

The studied population

The Belarusian red deer population was estimated to have a size of about 36 000 animals as of late 2021, which is a steady increase from 31 000 in 2020¹. The population has shown continuous growth since 2006 (Fig. 1), which is due to the reintroduction campaigns of that period, as well as due to the adoption of scientifically based contemporary practices of population conservation and management according to the data on the Environmental protection in the Republic of Belarus in 2021 (by the National Statistical Committee of the Republic of Belarus).

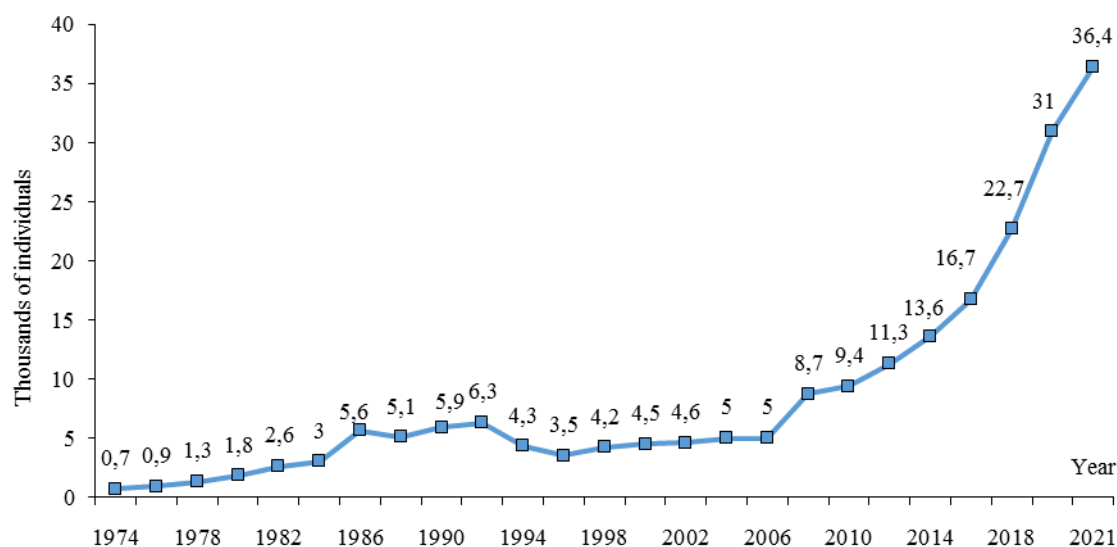


Fig. 1. Dynamics of the red deer population in Belarus in the last decades, according to data from the Ministry of Forestry of the Republic of Belarus.

Рис. 1. Динаміка чисельності оленя шляхетного на території Білорусі за останні десятиліття, відповідно до даних Міністерства лісового господарства Республіки Білорусь.

¹ Reports on the management of the hunting economy for 2020–2022. Ministry of Forestry of the Republic of Belarus, Minsk.

The species in the study area is characterised by emergence of the original population out of haplotype groups A and C, originating from the Iberian and Balkan refugia, respectively [Ludt *et al.* 2004; Niedziałkowska *et al.* 2021, 2011; Skog *et al.* 2009]. The population suffered a drastic decline due to anthropogenic pressure in the 18th and 19th centuries, and then another decline in the first half of the 20th century. Throughout the entire 20th century, the Belarusian population had relatively low abundance (<3000 individuals), distributed across only a part of potential range [Kozlo 1972; Romanov & Kozlo 2002; Shostak 1974; Shostak *et al.* 1974].

Starting from 1955, a reintroduction campaign accomplished release of stock deer from Belovezhskaya Pushcha National Park (further referred to as Belovezha Forest) and Voronezh Preserve into new habitats [Kozlo 1972; Shostak *et al.* 1974]. The campaign was cut short in the 1990s after resettling about 1600 animals due to socioeconomic issues, but reinstigated in 2006. This campaign managed to release about 3200 deer of Belovezha Forest stock, as well as animals from Lithuania, Hungary, and Austria across multiple Belarussian habitats, but without documenting the data on the animal stock thoroughly enough for many specific releases. Cases of Caucasian sika deer (*Cervus nippon*) from the Caucasus and Altai wapiti (*Cervus elaphus maral*) releases are known too [Shakun 2011; Shakun & Veligurov 2018].

The Belarusian part of the red deer range is characterised by minimal presence of major geographical obstacles for the animal's migration, aside from major rivers and national borders, while the range itself is significantly fragmented due to human activity, mainly of dispersed deforestation [Pirozhnik & Martsinkevich 2006]. This makes deer migration between various groups in the range possible, but slow and unlikely on a short timescale, which is the condition that necessitated reintroductions in the first place.

Analysis outline

We based the present study on statistical analysis of genotypes obtained from microsatellite fragment sets, amplified from genomes of a wide sample of red deer, made up from individuals harvested along most of the Belarusian part of its range. Genetic structure was determined from genotypes through Bayesian analysis and AMOVA (Analysis of Molecular Variance). We then incorporated the obtained genetic structure into the same set of genotype data for further analysis of genetic diversity and differentiation of the discovered subpopulations.

Sampling

We have sampled 118 red deer specimens from every administrative region of Belarus, including 22 individuals in the Vitebsk region, 29 in Brest, 16 in Grodno, 25 in Minsk, 20 in Gomel, and 6 in the Mogilev region, which we estimate to be sufficient to reveal the most possible genetic groups using microsatellite analysis [Hale *et al.* 2012]. Figure 2 shows the geographic distribution of genetic samples used in the present study.

Samples were harvested from free-ranging animals killed in legal hunts or culls, and provided for research by cooperating forestry and preserve authorities, at which point they were entered into the Genetic Bank of Wildlife of SSPA 'SPC NAS of Belarus for Bioresources' and stored in cryogenic conditions until further use. For sampling material, we used soft tissues or antlers. The total sample includes both males and females of various estimated ages (from several months old to 8-year-old) collected in 2010 to 2021. The full list of samples is presented in Supplement 1.

The map illustrations were created using QGIS 3.24.2 (by QGIS Development Team) and OpenStreetView map files (based on OpenStreetMap contributors).

DNA extraction

The two types of available tissue material led us to utilizing two methods for DNA extraction: for soft tissue samples we used the Jena Bioscience 'Animal DNA Preparation' commercial kit, following the manufacturer's protocol with slight alterations; and for antler samples, we used a method based on the work by Hoffmann and Griebeler [2013].

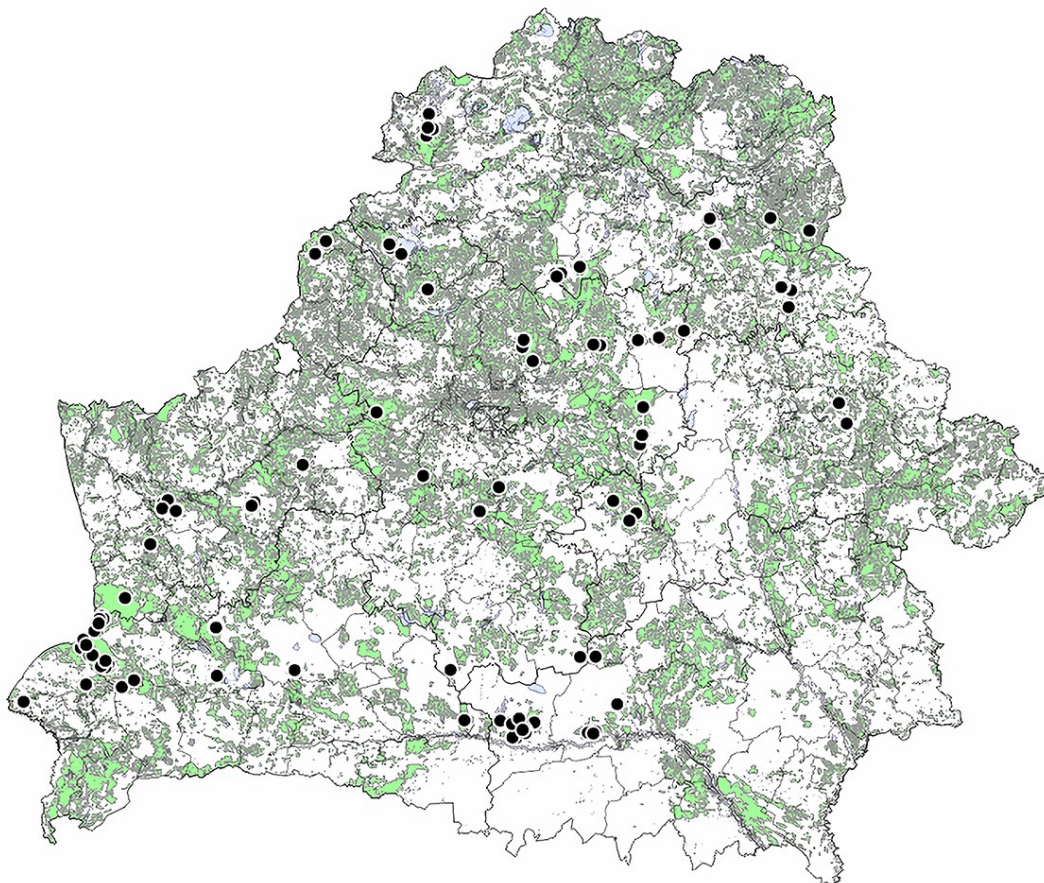


Fig. 2. The map of spatial distribution of genetic samples across the studied area. Black dots represent harvesting locations for individual samples.

Рис. 2. Карта просторового розподілу генетичних зразків оленя шляхетного, використаних у цьому дослідженні. Чорні точки позначають місця збору зразків.

DNA extraction with the Jena Bioscience ‘Animal DNA Preparation’ commercial kit is based in lysing minced tissue samples (5–10 mgs) with proteinase K at 56°C, with subsequent alkaline protein precipitation, isopropanol nuclear acid extraction, ethanol washing, rehydration and purification from co-purified RNA using RNase A. We altered the protocol by increasing proteinase K (ArtBio-Tech, Belarus) concentration to 0.5 mg/ml, and increasing the lysis duration to 12 hours.

To extract DNA from antler material, we drilled pieces of antlers into powder, soaked the antler powder in EDTA, lysed the cells with proteinase K, NaCl, and SDS, and extracted the nucleic acids by centrifuging the lysate with ammonium acetate and chloroform, with further ethanol washing and rehydration. We based this method on the work by Hoffman and Griebeler [2013].

For individual extractions, we took 10 mg of powdered antlers, soaked it in 750 µl of 0.5M EDTA solution for 1 hour at 56°C, lysed the soaked mass for 24 hours in 400 µl of lysis solution (50mM Tris-HCl, 25 mM EDTA, 0.1M NaCl, 0.5 mg/ml proteinase K, 2% w/w SDS). We then precipitated DNA with 3.75M ammonium acetate at -20°C, extracted the nucleic acids pellet by centrifuging with 300 µl of pre-chilled chloroform, washed the pellet in 98% and 70% ethanol, and rehydrated the pellet in 200 µl of ddH₂O.

Extractions with either method included negative and positive extraction controls, with further verification via PCR amplification. The obtained DNA solutions were measured for concentration and purity using a 330P Implen nanospectrophotometer and were stored at -20°C until further use.

Table 1. A full list of *Cervus elaphus* microsatellites used in the analysis, the utilized multiplex reactions, STR size ranges, total number of alleles per locus, literature sources for microsatellites, and primer sequences

Таблиця 1. Повний перелік мікросателітних локусів для *Cervus elaphus*, використаних в аналізі, діапазони розмірів алелів, кількість алелів на локус послідовності олігонуклеотидів для ампліфікації та організація по мультиплекс-сумішам

Multiplex mix # and it's T _a	Locus	Size range, b.p.	N all'	Source	Primers sequences
MP I 57 ° C	Haut14	108–154	19	[Thieven <i>et al.</i> 1997]	F CCAGGGAAGATGAAGTGACC R TGACCTTCACTCATGTTATTAA
	T193	159–231	19	[Jones <i>et al.</i> 2002]	F AGTCCAAGCCTGCTAAATAA R CTGCTGTTGTCTCATCAATTACC
	BM1818	227–267	16	[Bishop <i>et al.</i> 1994]	F AGTGCTTTCAAGGTCCATGC R AGCTGGGAATATAACCAAAGG
MP II 59 ° C	MM12	83–105	11	[Mommens <i>et al.</i> 2009]	F CAAGACAGGTGTTTCCAATCT R ATCGACTCTGGGGATGATGT
	T156	130–202	16	[Jones <i>et al.</i> 2002]	F TCTTCCTGACCTGTGTCTTG R GATGAATACCCAGTCTTGTCG
MP III 57 ° C	T268	143–267	11	[Jones <i>et al.</i> 2002]	F ATTCCTTCTCCAGTGTATG R GATGATAACAGCTCAACAGATC
	BM4208	209–255	22	[Bishop <i>et al.</i> 1994]	F TCAGTACACTGGCCACCATC R CACTGCATGCTTTTCCAAAC
MP IV 49 ° C	TGLA57	82–128	10	[Bishop <i>et al.</i> 1994]	F GCTTTTAAATCAGCTTGCTG R GCTTCCAAAACCTTAACAATATGTAT
	TGLA126	105–205	12	[Bishop <i>et al.</i> 1994]	F TTGGTCTCTATTCTCTGAATATTCC R CTAATTTAGAATGAGAGAGGCTTCT
	T530	243–361	14	[Jones <i>et al.</i> 2002]	F GTCCTCACAGCAGCTCTATG R GCATTCTTTAGAACTCCAACG
MP V 59 ° C	ETH152	174–239	23	[Steffen <i>et al.</i> 2009]	F TACTCGTAGGGCAGGCTGCCTG R GAGACCTCAGGGTTGGTGATCAG
	IOBT965	86–118	8	[Kühn <i>et al.</i> 2009]	F GGGGTTGTGGGTAAGCGGAGTT R GATCTAGCGCCAGACAGACGTGTCA
MP VI 55 ° C	INRA35	107–122	-	[Vaiman <i>et al.</i> 1994]	F TTGTGCTTTATGACACTATCCG R ATCCTTTGAAGCCTCCACATT
	T26	312–392	15	[Jones <i>et al.</i> 2002]	F GTTCCAATAGACAGCTCAT R TGCCATAGTTTTCTACCTT
No mix 65 ° C	Cer14	198–278	18	[DeWoody <i>et al.</i> 1995]	F TCTCTTGCCTCTCCTGCATTGAC R GAGACCTCAGGGTTGGTGATCAG

Microsatellite panel

For genotyping, we selected a novel panel of microsatellite (STR) markers [Valnisty 2019] out of all known markers used in earlier research of wild red deer across Europe and North America. In order to avoid the known limitations of pitfalls of microsatellite markers, such as excessive polymorphism bias and uninformative results [Moss *et al.* 2003, Abdul-Muneer 2014; Galinskaya *et al.* 2019; Reiner *et al.* 2019], we included markers characterised by various levels of polymorphism into the panel. The selected markers were bundled into sets for multiplex reaction using Multiplex Manager v1.2 software [Holleley & Geerts 2009] according to their annealing temperature, lack of undesirable mutual primer interactions such as dimerization, and minimal size range overlap. To do so, we obtained these characteristics from original published sources and research utilizing those markers, and refined it with additional empirical testing and necessary adjustments.

For ensuing automated fragment analysis, the forward-facing primers used for every locus were marked with a By5 (646 nm absorption maximum, 662 nm emission maximum) at the 5' end. The panel and characteristics of included STRs are given in Table 1.

STR amplification and fragment size measurement

To amplify the chosen microsatellite loci, we bundled them into multiplex reaction mixes [Henegariu *et al.* 1997] according to Table 1. Each multiplex reaction was carried out in a 30 µl volume. Reactions contained 10X ammonia sulphate PCR buffer (Primetech, Belarus) diluted to a 0.9X final concentration, 0.2 mM of unmodified dNTPs, 2–2.5 mM of MgCl₂, 1.5 mg/ml of BSA, between 0.15 and 0.5 pM of each primer, 1 unit of Taq DNA polymerase (ArtBioTech, Belarus), 5–20 ng of sample DNA and PCR-grade water to adjust volume [Lorenz, 2012].

Table 2. Protocol of PCR amplification for microsatellite multiplexes. Protocol stages follow from top to bottom. T—stage target sample temperature; N—the number of cyclic repeats for a stage. T_a corresponds to MP annealing temperature according to Table 1

T, °C	Time, sec.	N
95	180	1X
95	45	10X
T _a —(0,5 × N _i)	45	
72	90	
95	45	30X
T _a	45	
72	90	
72	900	1X

Таблиця 2. Протокол ПЦР-ампліфікації мікросателітних локусів. Етапи слідують згори донизу. Т — температура зразка протягом етапу; N — число циклічних повторів етапу. Величина T_a відповідає таблиці 1 за локусами.

MgCl₂ and primer concentrations varied between specific primers and reactions in order to achieve balanced product concentrations. Amplification itself followed a touchdown-type PCR protocol [Korbie & Mattick, 2008], specified in Table 2. In order to ensure minimal contamination risk, all PCR-related work was done using sterile DNA-free plastic consumables and reagents, in a laminar flow cabinet, in a dedicated PCR-prep room, spatially separated from sample processing and post-PCR workflows.

To control the PCR quality, we utilized positive and negative controls when setting up reactions, as well as PCR product separation via 1% agarose gel electrophoresis, with subsequent visualization through UV gel-documentation. We used a 20 cm phoresis chamber with sodium borate buffer, the 100+ bp DNA Ladder size reference marker (Evrogen, Russian Federation) and a Gel Doc™ XR+ system (Bio-rad, US).

Verified amplicons were used to measure fragment sizes through automated linear polyacrylamide electrophoretic separation and laser detection using a Beckman Coulter GeXP genotyping system. We used a cubic fragment migration model without dye mobility correction and DNA size standard 400-reference marker for modelling fluorescence data. We then interpreted fluorescence data manually, with two researchers working independently for mutual cross-validation.

Ten percent of randomly selected samples were re-analysed starting from DNA extraction to fragment size data in order to confirm solid reproducibility of fragment sizes.

Genotype data analysis

We subjected the collected fragment size genotype data to binning with TANDEM v1.09 software [Matschiner & Salzburger 2009]. Binned data was checked for genotyping errors using MicroChecker v2.2.3 software [van Oosterhout *et al.* 2004].

We conducted an analysis of molecular variance (AMOVA) in Arlequin v3.5 [Excoffier & Lischer 2010] using 5000 Markov Chain Monte-Carlo (MCMC) iteration and four grouping models for individuals: administrative regions (oblasts), putative populations, cardinal directions (North / South / East / West), and groups shown by Bayesian analysis clustering. The resulting values of percentage variations among populations were used to test hypotheses concerning the corresponding structuring model. We also used this set of models for an exact test of population differentiation, conducted in Arlequin v3.5 as well.

Bayesian analysis of population structure and individual assignment was conducted in STRUCTURE v2.4.3 [Pritchard *et al.* 2000; Falush *et al.* 2003]. We ran simulations for prior cluster values (K) from 1 to 10, with 10 simulations for every K value, each simulation utilizing 50 000 MCMC iterations after a 10 000 iterations burn-in period. Simulation followed the settings for admixture model with inferred Dirichlet parameter (prior value = 1.0) and variable α across subpopulations, as well as correlated allele frequencies, without using harvesting locations as prior (no LOCPRIOR). We chose the admixture model and no LOCPRIOR due to certain knowledge of massive reintroduction events in the recent past of the studied red deer population, as well as the species'

rare but still substantial migratory mobility. After obtaining the simulation data, we determined the most probable number of clusters using the Evanno method [Evanno *et al.* 2005] as implemented in STRUCTURE Harvester v0.6.94 [Earl & vonHoldt 2012], using 10 simulations for every K value.

The obtained K value probabilities were analysed, and individual assignment probability was drawn from simulation summary for the most probable K, using assignment probability value Q, summed from the same 10 simulations for the given K using CLUMPACK [Kopelman *et al.* 2015]. Individuals with $Q > 0.6$ according to the sum of simulations were assigned to the corresponding cluster. Additionally, the same genotype dataset was later re-analysed using the same model settings save for 10-times increase in MCMC iterations, and also used in another re-analysis following a no admixture model and uncorrelated allele frequencies. The additional analyses have shown results for K values and individual assignment effectively identical to the original analysis, and therefore will not be discussed in more detail.

Then we used the STR genotype data supplemented with population assignment information for individuals to determine the compliance of outlined subpopulations with the Hardy–Weinberg equilibrium (HWE), as well as measure their genetic diversity values and differentiation. We measured the expected (H_e) and observed (H_o) heterozygosity, allelic richness (Ar) and Wright's inbreeding coefficient (F_{is}) for diversity values. For population differentiation, we measured F_{st} [Holsinger & Weir 2009], D_{st} , G_{st} [Nei, 1978], G_{st}' [Hedrick 2005], and D_{jost} [Jost 2008]. Both diversity coefficients and differentiation index values were calculated in diversity ver. 1.9.90 [Keenan *et al.* 2013] for R Statistical Software ver. 4.1.1 (by R Core Team).

For differentiation indices, we used estimated values with 1000 iteration bootstraps to obtain confidence intervals. We jointly used multiple differentiation indices due to known limitations and pitfalls specific to every singular metric [Ryman & Leimar 2009; Meirmans & Hedrick 2011], as simultaneous evaluation of several indices in the context of other data can give us more accurate conclusions. Evaluation of the indices was carried out using relative range classification based on earlier research of the same species, establishing further classes: no differentiation ($X < 0.1$); weak differentiation ($0.1 < X < 0.5$); and strongly pronounced differentiation ($X \geq 0.5$). For F_{st} , we considered any $X > 0.15$ to indicate strong differentiation.

To determine the presence of population declines in the past by measuring genetic bottleneck effects, we used BOTTLENECK v1.2.02 [Piry *et al.* 1999] with settings for a two-phase model (TPM) with a 95% stepwise-mutation share in the TPM and 12% variance, and two-tailed Wilcoxon test. To visualise the hypothesised genetic structure we conducted a factor correspondence analysis (FCA) in Genetix v4.05.2 [Belkhir *et al.* 2004] using the same genotype and population assignment dataset, with graphic representation of FCA analysis in PAST v4.03 [Hammer *et al.* 2001].

Results

Locus INRA 35 was excluded from the analysis due to excessive genotyping errors. An analysis re-run with 10% of samples has shown full reproducibility of data with an error margin of 0.4 bp.

Genotyping quality test in Micro-Checker v2.2.3 did not indicate a high probability of genotyping errors or null alleles for any of the remaining 14 loci. Fragment size binning TANDEM v1.09 has shown a rounding error of < 0.5 b.p. for 10 out of 14 utilized STR loci. All the microsatellite loci in the analysis displayed polymorphism within the analysis sample, with a range of 8 to 23 alleles per locus.

AMOVA results have shown the highest variation percentage (11.4%) for grouping based on Bayesian analysis outcomes, against administrative regions (4.62%), putative populations (7.24%), and cardinal directions (9.85%). At the same time, AMOVA indicated the absence of significant differentiation between subpopulations for every model of genetic structure. Exact test of population differentiation presented the same outcome. The outcomes of Bayesian analysis of genetic clustering in STRUCTURE (Fig. 3) have indicated the presence of two strongly pronounced genetic clusters ($K = 2$) within the studied sample as the most probable model of genetic structure, according to the Evanno method, with $\Delta K = 33.186$ (Fig. 4).



Fig. 3. Individual assignment probability graph for the studied red deer sample according to a CLUMPACK summary of 10 Bayesian simulations in STRUCTURE for $K = 2$. Each vertical column ($n = 118$) represents an individual specimen. Colouration represents median probability of an individual's assignment to Group A (blue) or B (orange).

Рис. 3. Графік ймовірностей індивідуальної приналежності особин оленя шляхетного до генетичних кластерів за об'єднаними даними 10-ти Баєсових симуляцій STRUCTURE при $K=2$ у CLUMPACK. Кожен вертикальний стовпчик позначає окрему особину ($n = 118$). Кольорова заливка позначає медіанну вірогідність приналежності особини до групи А (синій) або В (оранжевий).

We also considered the $K = 3$ and $K = 4$ hypotheses, but they were rejected due to the lack of sensible correlations with spatial or biological factors, as well as the Evanno method outcomes. We presume that additional clusters represent differentiation within various genetic lines rather than population structure.

Considering both Bayesian analysis of genetic structure and AMOVA results, we conclude that the studied sample includes two main genetic clusters, corresponding to two subpopulations in the Belarusian red deer population. We labelled these clusters as Group A ($n = 89$) and Group B ($n = 30$). The genotype data was organised accordingly for further analysis. Visualisation of the two genetic clusters by plotted factorial correspondence analysis (Fig. 5) shows tighter genetic clustering for Group A. Group B appears to show greater genetic distances between its members.

Estimates of genetic diversity in the outlined subpopulations indicate a deficit of heterozygosity for most loci (Table 4). Both groups do not seem to be close to a Hardy–Weinberg equilibrium ($p < 0.01$) and show an increased level of inbreeding. Group A and Group B show a very similar level of genetic diversity, despite the differences in sample sizes (89 and 30, respectively).

Estimates of genetic differentiation (Tables 5–6) suggest a weak, but sufficiently pronounced ($0.1 < X < 0.5$) differentiation between the two outlined groups according to most of the utilized indices. Testing for population decline in the past using BOTTLENECK has shown a likely bottleneck event for Group A according to the two-tailed Wilcoxon test ($p = 0.00085$), but did not provide any solid confirmation for Group B ($p = 0.19373$).

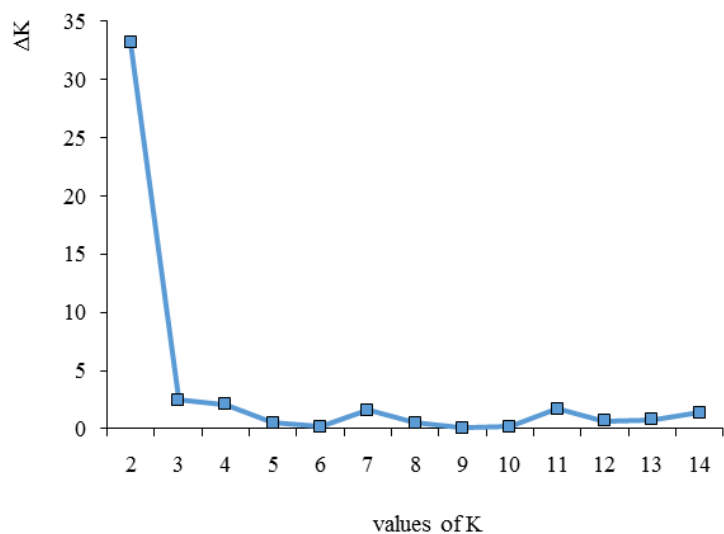


Fig. 4. A graph of ΔK value for increasing values of K for a set of 10 Bayesian simulations of genetic structure in the sampled red deer population.

Рис. 4. Графік зміни величини ΔK залежно від показника K для набору з 10-ти Баєсових симуляцій генетичної структури дослідженої популяції оленя шляхетного.

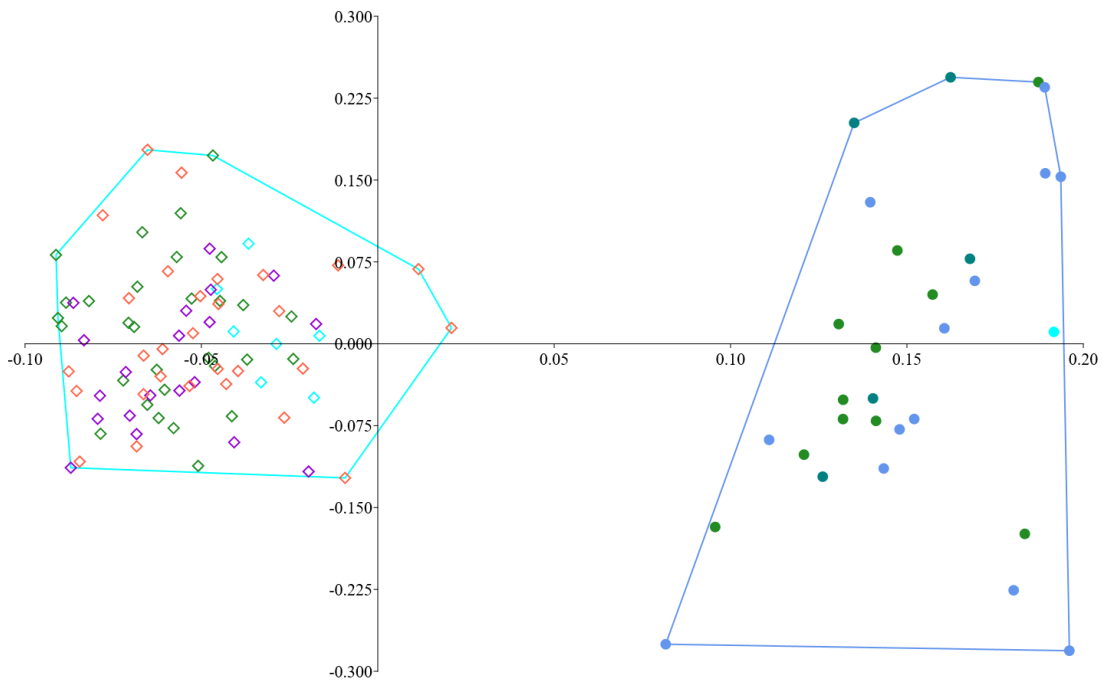


Fig. 5. FCA plot for microsatellite genotypes of the Belarusian red deer sample. Data points represent individual specimens. Point shape represents assignment to Group A (diamond) and Group B (dot). Point colour corresponds to the geographical origin of the sample: green for Minsk, Grodno, and Mogilev oblasts (central regions), red for Brest and Gomel oblasts (southern region), blue for Vitebsk oblast (northern region), purple for Belovezha Forest (south-western region), turquoise for Berezinsky Biosphere Reserve (north-central region), and teal for Braslaw Lakes National Park.

Рис. 5. Графік з результатами факторного аналізу мікросателітних даних для генетичних кластерів. Окремі зразки позначені фігурами. Форма фігури позначає приналежність особини до Групи А (ромб) або Групи Б (точка). Колір позначає походження зразка: зелений — Мінська, Гродненська та Могильовська області (центральный регіон); червоний — Брестська та Гомельська області (південний регіон); синій — Вітебська область (північний регіон); фіолетовий — НП «Біловезька Пуща (південно-західний регіон); бірюзовий — Бerezинський біосферний заповідник (північно-центральный регіон); синьо-зелений — НП «Браславські озера».

Discussion

Genetic structure

The genetic clustering data we acquired shows that the red deer population structure has a weak correlation with putative populations or management units in Belarus. The significant correlation we discovered is the one with the geography of the recent reintroduction campaigns. When we tested the harvest locations for individuals belonging to Group A against Belovezha Forest area or areas that saw releases of red deer from Belovezha Forest stock after 1989, we saw a strong correlation ($p < 0.0001$ according to Fisher's exact test). A similar test could not be conducted for Group B and earlier releases due to the limited information on the exact locations of those releases.

We interpret these results as an indication of how reintroductions shaped the population structure of the red deer in Belarus stronger than any other factor. Animal releases did not augment the existing population groups of red deer, but instead formed new population groups that reflect reintroduction patterns [Wilson *et al.* 2006]. Similar situations were already reported for several red deer populations that have been recovered through reintroduction efforts [Niedziałkowska *et al.* 2021; Nussey *et al.* 2006; Pérez-González *et al.* 2010; Queiros *et al.* 2014].

Table 4. Locus genetic diversity characteristics for Group A and Group B: A—the number of detected alleles; Ar—the allelic richness coefficient; H_o—observed heterozygosity; H_e—expected heterozygosity; HWE—the *p*-value for a χ^2 -test of the group's fitness for Hardy–Weinberg equilibrium; F_{is}—Wright's inbreeding coefficient. *P*-values >0.05 are given in bold

Таблиця 4. Параметри генетичного різноманіття у виділених популяційних групах за даними мікросателітного аналізу для генетичних кластерів, представлені за локусами: A — число встановлених алелів на локус; Ar — показник алельного багатства; H_o — спостережена гетерозиготність; H_e — очікувана гетерозиготність; HWE — величина *p* для χ^2 -тесту на відповідність груп рівновазі за Харді–Вайнбергом; F_{is} — коефіцієнт інбридингу за Райтом. Жирним виділено величини *p* < 0,05

Locus	Group A						Group B					
	A	Ar	H _o	H _e	HWE	F _{is}	A	Ar	H _o	H _e	HWE	F _{is}
Haut14	16	11.52	0.74	0.87	0.00	0.14	19	15.30	0.80	0.90	0.00	0.11
T193	18	14.16	0.71	0.91	0.00	0.21	13	11.77	0.87	0.89	0.11	0.03
BM1818	12	9.61	0.65	0.83	0.00	0.22	11	9.38	0.67	0.84	0.00	0.21
MM12	8	5.34	0.69	0.57	0.00	-0.21	7	6.23	0.57	0.68	0.74	0.17
T156	13	7.70	0.76	0.76	0.00	-0.01	12	10.44	0.80	0.86	0.03	0.07
T268	10	8.22	0.70	0.83	0.10	0.15	7	6.90	0.55	0.81	0.05	0.32
BM4208	18	13.61	0.74	0.89	0.00	0.17	17	14.75	0.83	0.92	0.04	0.10
IOBT965	5	4.26	0.65	0.59	0.01	-0.09	8	7.03	0.70	0.63	0.00	-0.10
T26	14	10.92	0.75	0.86	0.00	0.13	16	13.52	0.77	0.90	0.01	0.15
Cer14	14	10.49	0.70	0.85	0.00	0.18	12	10.49	0.70	0.85	0.04	0.18
TGLA57	6	4.32	0.08	0.40	0.00	0.80	5	3.79	0.14	0.16	0.00	0.15
TGLA126	9	4.96	0.58	0.61	0.00	0.05	9	7.49	0.82	0.77	0.01	-0.07
T530	13	11.63	0.75	0.87	0.00	0.13	12	10.44	0.61	0.86	0.00	0.30
ETH152	19	8.95	0.22	0.60	0.00	0.64	8	6.02	0.13	0.44	0.00	0.70
Global	175	8.98	0.62	0.74	0.00	0.16	156	9.54	0.64	0.75	0.00	0.15

Table 5. Averages of estimated indices for pairwise differentiation between Group A and Group B. The 'BS average' row contains averages of bootstrap (1000 iterations) values. '-95% CI' and '+95% CI' rows contain upper and lower 95% confidence intervals for bootstraps

Measure	G _{st}	G _{st} '	D _{Jost}	F _{st}
Average	0.057	0.457	0.177	0.106
BS average	0.070	0.482	0.227	0.118
-95% CI	0.061	0.439	0.181	0.099
+95% CI	0.080	0.525	0.276	0.138

Таблиця 5. Усереднені показники попарної генетичної диференціації між групами А і В: одержані середні значення нижніх і верхніх меж 95% довірчих інтервалів і середні величини за результатами бутстрапа (1000 ітерацій)

Table 6. Locus-specific values of estimated pairwise differentiation between Group A and Group B

Locus	D _{st}	G _{st}	G _{st} '	D _{Jost}	F _{st}
Haut14	0.03	0.03	0.49	0.47	0.05
T193	0.00	0.00	0.08	0.08	0.01
BM1818	0.00	0.00	0.03	0.02	0.00
MM12	0.16	0.20	0.88	0.85	0.34
T156	0.06	0.07	0.68	0.65	0.13
T268	0.01	0.01	0.10	0.09	0.02
BM4208	0.02	0.02	0.53	0.51	0.04
IOBT965	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
T26	0.01	0.02	0.27	0.26	0.03
Cer14	0.03	0.03	0.38	0.36	0.05
TGLA57	0.35	0.55	0.99	0.97	0.67
TGLA126	0.03	0.05	0.26	0.22	0.09
T530	0.01	0.01	0.18	0.17	0.02
ETH152	0.00	0.01	0.02	0.02	0.01

Таблиця 6. Показники попарної генетичної диференціації між групами А і В, вказані за локусами

We propose considering that the contemporary population of red deer in Belarus as consisting of at least two subpopulations, corresponding to the abovementioned Group A and Group B genetic clusters, have spread, respectively, across the central-southern and northern parts of the country with partial overlap (Fig. 6). Out of these two subpopulations, Group A can be described as a product of the reintroduction efforts that took place in 2006–2020.

The origin of the second subpopulation can be surmised from the population differentiation data: all differentiation indices save for G_{st} without the Hedrik correction indicate weak differentiation, appropriate for populations exhibiting significant levels of admixture, or for populations that diverged recently. The G_{st} estimate is likely to be underestimating the actual differentiation due to the sample including a sufficiently high level of diversity, regardless of the actual differentiation level [Ryman & Leimar 2009]. Bayesian analysis and FCA have revealed limited admixture, which seems to indicate recent divergence as a more likely explanation. Neither AMOVA nor exact test of differentiation report any significant differentiation, which is expected in a highly structured population with recent divergence and consequent low pairwise F_{st} values [Balloux & Lugon-Moulin 2002].

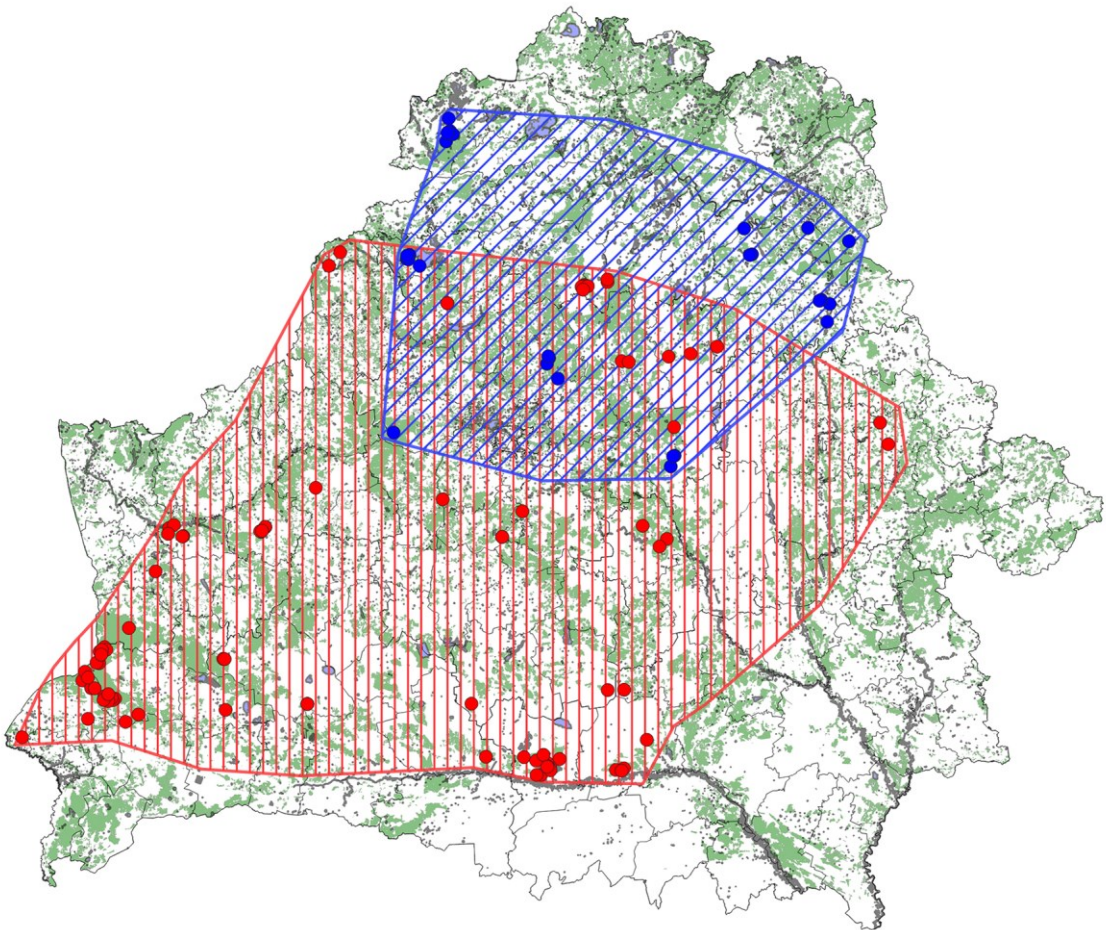


Fig. 6. Geographic distribution of genetic clusters in the Belarusian red deer population across the country. Red dots represent harvesting locations for individuals assigned to Group A; blue dots represent individuals assigned to Group B. Areas filled with respective colour and hatching (vertical for Group A, diagonal for Group B) represent approximate ranges of the respective clusters.

Рис. 6. Карта географічного поширення генетичних кластерів у білоруській популяції оленя шляхетного. Червоні точки позначають місця збору зразків, віднесених до групи А; сині точки — місця збору зразків, віднесених до групи В. Заштриховані відповідним кольором (вертикальними штрихами для групи А та діагональними для групи В) площі позначають приблизну географічну локалізацію кластера.

We interpret these results as indicators of recent divergence between Group A and Group B subpopulations, with earlier resettlement from Belovezha Forest being the point of divergence. Essentially, we argue that Group B is not a regional autochthonous population of any recentness, but rather a similar product of an earlier reintroduction effort using the same Belovezha Forest stock, which took place during the period of 1955–1989 [Kozlo 1972; Shostak *et al.* 1974] and included release of about 2400 animals in various habitats across Belarus.

This conclusion complements the deviation from HWE for both populations, as the latter is explained by the consequences of founder effect caused by reintroduction. BOTTLENECK analysis supports this hypothesis as well, as possible bottleneck event in the past of Group A reflects the population's decline during the period of 1989–1998, while the groups forming the divergent Group B reportedly maintained stable low numbers [Shakun 2011].

An alternative explanation for the revealed population structure would be the effect of cross-border gene flow. This is highly improbable for Group A, as the range of that group is limited by national borders reinforced with strong physical barriers for animal migration. Similar explanation for Group B is made more complicated by the use of Voronezh and Altai stock animals for the 1958–1989 reintroduction efforts, in addition to the Belovezha Forest stock. However, neither the published literature sources nor the known practice of north-eastern forestlands in Belarus do not support the idea of a consistent, significant influx of animals from Russia. The hypothesis is also challenged by the known population dynamics in the region, as well as the red deer's known patterns of cross-border migration, with the animals' strong tendency to phylopatry creating the need for reintroductions in the first place.

There are facts of animals from Lithuania and Austria being released in areas affiliated with both Group A and Group B, although the number of those animals was small [Shakun *et al.* 2021]; the locations of their release are known, and the distinct genetic stock of those animals does not show for those areas. The specified animals either failed to adapt to the new environment after release, were deeply assimilated into the larger population, or were completely missed in the sampling. The latter is a possible explanation for one specific group in the far north of Belarus, with deer population of Verkhnyadzvinsk administrative district having a number of Western European stock animals in its reintroduction stock, while being absent from our current sample, inviting further research. An attempt to distinguish the admixture of dubious stock in the wider population is possible, but would require a significantly wider and more detailed analysis [Frantz *et al.* 2017].

Genetic diversity

Estimates of genetic diversity for the Belarusian deer population do not indicate a dangerous level of inbreeding in either of the outlined subpopulations: the diversity metrics are comparable with many stable and successful populations of Europe [Feulner *et al.* 2004; Dellicour *et al.* 2011; Niedziałkowska *et al.* 2012; Zachos *et al.* 2016]. We suggest that a degree of variety in the stock material could play a positive role for the populations' genetic diversity, as aside from Polish, western Russian, Lithuanian, and Austrian stock, reintroductions have utilized a limited number of Altai wapiti (*Cervus elaphus maral*). Specific conclusions on the extent and effect of this hybridization would require more in-depth research. In any case, reintroduction campaigns played a decisive role in the formation of the observed level of genetic diversity [Krojerová-Prokešová *et al.* 2015].

However, it is hard to predict the long-term effects of significant genetic relatedness for animals sharing one cluster across significant distances as anthropogenic pressure increases along with the population numbers. The continuous stability and growth of the population would depend on adequate management strategy, better structuring of animal removal during hunts, timely measures for habitat preservation and quality veterinarian control [Andersone-Lilley *et al.* 2010; Apollonio *et al.* 2017; d'Aprile *et al.* 2020].

Population management

The described population structure is central to the issue of defining management units within the Belarusian red deer population, as it illustrates that factual subpopulations extend far beyond the

reach and jurisdiction of specific organisations conducting population management at the moment. Continuous growth and stability of the population requires considering the factual population groups in the management strategy. It could be argued that the observed population structure is likely to rapidly fragment into smaller groups due to fragmented environment and the species' philopatry, however, the existing structure itself suggests otherwise—Group B has remained as a singular subpopulation for more than 30 years since the reintroduction campaign that created it. FCA shows a degree of genetic radiation for this group, but significant isolation is likely to take multiple generations and decades of time.

Hybridization and fragmentation of two genetic clusters into several smaller subpopulations is possible, but the process would take too long to build current population management policies around its eventual outcomes.

Acknowledgements

We extend our gratitude to A. Larchenko, G. Yanuta, P. Veligurov, Y. Bogutsky, L. Akimova, G. Puzankevich, V. Sidorovich, A. A. Pruchkovskiy, A. N. Sasimovich, P. K. Gorodko, A. A. Pruchkovsky, O. E. Degitrov, V. V. Nosevich, V. N. Alshevskiy, N. V. Makengir, S. N. Kolesnik, Y. N. Yurnezh, A. I. Prasnich, S. N. Moshienko, V. V. Stolyarchuk, V. V. Pushilo, G. N. Klyuka, V. S. Genr, A. A. Kravchenko, G. V. Zinevich, A. Mitrinkov, and all anonymous hunters and foresters for their help in the sampling process.

We also thank the anonymous reviewers for their valuable comments and recommendations.

This project was funded by the SCST program 'Development and mastering of innovative technologies of complex use and in-depth processing of natural resources, determination of anthropogenic pressure limits for economically important ecosystems' for the years of 2016–2020 (subprogram 01, task P.5.1).

Author Contributions

Project administration and funding acquisition: E. E. Kheidorova and M. E. Nikiforov.

Conceptualisation and methodology: K. V. Homel and A. A. Valnisty.

Sample processing and wetlab work: A. A. Valnisty, P. Y. Lobanovskaya, V. O. Molchan, and A. A. Semionova.

Data analysis: A. A. Valnisty, K. V. Homel, and M. E. Nikiforov.

Writing: A. A. Valnisty and K. V. Homel.

References

- Andersone-Lilley, Z., L. Balciuskas, J. Ozolins, T. Randveer. 2010. Ungulates and their management in the Baltics (Estonia, Latvia and Lithuania). In: *European Ungulates and Their Management in the 21st Century*. Cambridge University Press, 103–128.
- Apollonio, M., V. V. Belkin, J. Borkowski, O. I. Borodin, T. Borowik, [et al.]. 2017. Challenges and science-based implications for modern management and conservation of European ungulate populations. *Mammalian Research*, **62**: 209–217. [CrossRef](#)
- Balloux, F., N. Lugon-Moulin. 2002. The estimation of population differentiation with microsatellite markers. *Molecular Ecology*, **11**: 155–165. [CrossRef](#)
- Belkhir, K., P. Borsa, L. Chikhi, N. Raufaste, F. Bonhomme. 2004. GENETIX4. 05, logiciel sous Windows TM pour la génétique des populations. *Laboratoire génome, populations, interactions, CNRS UMR*, **5000**: 1996–2004.
- Bishop, M. D., S. M. Kappes, J. W. Keele, R. T. Stone, S. L. Sunden. 1994. A genetic linkage map for cattle. *Genetics*, **136**: 619–639. [CrossRef](#)
- D'Aprile, D., G. Vacchiano, F. Meloni, M. Garbarino, R. Motta, [et al.]. 2020. Effects of twenty years of ungulate browsing on forest regeneration at Paneveggio reserve, Italy. *Forests*, **11**: 612. [CrossRef](#)
- Dellicour, S., A. C. Frantz, M. Colyn, S. Bertouille, F. Chaumont, M. C. Flamand. 2011. Population structure and genetic diversity of red deer (*Cervus elaphus*) in forest fragments in north-western France. *Conservation Genetics*, **12**: 1287–1297. [CrossRef](#)
- DeWoody, J. A., R. L. Honeycutt, L. C. Skow. 1995. Microsatellite markers in white-tailed deer. *Journal of Heredity*, **86**: 317–319. [CrossRef](#)
- Earl, D. A., B. M. von Hold. 2012. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation Genetics Resources*, **4**: 359–361. [CrossRef](#)
- Evanno, G., S. Regnaut, J. Goudet. 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software structure: a simulation study. *Molecular Ecology*, **14**: 2611–2620. [CrossRef](#)
- Excoffier, L., H. E. L. Lischer. 2010. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources*, **10**: 564–567. [CrossRef](#)
- Falush, D., M. Stephens, J. K. Pritchard. 2003. Inference of population structure using multilocus genotype data: linked loci and correlated allele frequencies. *Genetics*, **164**: 1567–1587. [CrossRef](#)
- Feulner, P. G. D., W. Bielfeldt, F. E. Zachos, J. Bradvarovic, I. Eckert, G. B. Hartl. 2004. Mitochondrial DNA and microsatellite analyses of the genetic status of the presumed subspecies *Cervus elaphus montanus* (Carpathian red deer). *Heredity*, **93**: 299–306. [CrossRef](#)
- Frankham, R. 2005. Genetics and extinction. *Biological Conservation*, **126**: 131–140. [CrossRef](#)

- Frantz, A. C., F. E. Zachos, S. Bertouille, M.-C. Eloy, M. Colyn, M.-C. Flamand. 2017. Using genetic tools to estimate the prevalence of non-native red deer (*Cervus elaphus*) in a Western European population. *Ecology & Evolution*, **7**: 7650–7660. [CrossRef](#)
- Galinskaya, T. V., D. M. Shchepetov, S. Lysenkov. 2019. Biases about microsatellite studies and how to counter them. *Genetika*, **55**: 617–632. [In Russian] [CrossRef](#)
- Hale, M. L., T. M. Burg, T. E. Steeves. 2012. Sampling for microsatellite-based population genetic studies: 25 to 30 individuals per population is enough to accurately estimate allele frequencies. *PLoS One*, **7**: e45170. [CrossRef](#)
- Hammer, O., D. Harper, P. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, **4**: 1–9.
- Hedrick, P. W. 2005. A standardized genetic differentiation measure. *Evolution*, **59**: 1633–1638. [CrossRef](#)
- Henegariu, O., N. A. Heerema, S. R. Dlouhy, G. H. Vance, P. H. Vogt. 1997. Multiplex PCR: critical parameters and step-by-step protocol. *BioTechniques*, **23**: 504–511. [CrossRef](#)
- Hoffmann, G. S., E. M. Griebeler. 2013. An improved high yield method to obtain microsatellite genotypes from red deer antlers up to 200 years old. *Molecular Ecological Resources*, **13**: 440–446. [CrossRef](#)
- Holleley, C. E., P. G. Geerts. 2009. Multiplex Manager 1.0: a cross-platform computer program that plans and optimizes multiplex PCR. *BioTechniques*, **46**: 511–517. [CrossRef](#)
- Holsinger, K. E., B. S. Weir. 2009. Genetics in geographically structured populations: defining, estimating and interpreting *F_{ST}*. *Nature Reviews Genetics*, **10**: 639–650. [CrossRef](#)
- Jones, K. C., K. F. Levine, J. D. Banks. 2002. Characterization of 11 polymorphic tetranucleotide microsatellites for forensic applications in California elk (*Cervus elaphus canadensis*). *Molecular Ecological Notes*, **2**: 425–427. [CrossRef](#)
- Jost, L. 2008. *G_{ST}* and its relatives do not measure differentiation. *Molecular Ecology*, **17**: 4015–4026. [CrossRef](#)
- Keenan, K., P. McGinnity, T. F. Cross, W. W. Crozier, P. A. Prodöhl. 2013. *diveRsity*: An R package for the estimation and exploration of population genetics parameters and their associated errors. *Methods in Ecology and Evolution*, **4**: 782–788. [CrossRef](#)
- Kopelman, N. M., J. Mayzel, M. Jakobsson, N. A. Rosenberg, I. Mayrose. 2015. CLUMPAK: a program for identifying clustering modes and packaging population structure inferences across *K*. *Molecular Ecology Resources*, **15**: 1179–1191. [CrossRef](#)
- Korbie, D. J., J. S. Mattick. 2008. Touchdown PCR for increased specificity and sensitivity in PCR amplification. *Nature Protocols*, **3**: 1452–1456. [CrossRef](#)
- Kozlo, P. G. 1972. Some conclusions on the red deer reintroduction in Berezinsky Preserve. *Berezinskiy Zapovednik: Issledovaniya*, **2**: 120–130 [in Russian].
- Krojerová-Prokešová, J., M. Barančeková, P. Koubek. 2015. Admixture of Eastern and Western European Red Deer Lineages as a Result of Postglacial Recolonization of the Czech Republic (Central Europe). *Journal of Heredity*, **106**: 375–385. [CrossRef](#)
- Kühn, R., C. Anastassiadis, F. Pirchner. 2009. Transfer of bovine microsatellites to the cervine (*Cervus elaphus*). *Animal Genetics*, **27**: 199–201. [CrossRef](#)
- Lorenz, T. C. 2012. Polymerase Chain Reaction: Basic Protocol Plus Troubleshooting and Optimization Strategies. *Journal of Visualized Experiments*, **63**: e3998. [CrossRef](#)
- Ludt, C. J., W. Schroeder, O. Rottmann, R. Kuehn. 2004. Mitochondrial DNA phylogeography of red deer (*Cervus elaphus*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **31**: 1064–1083. [CrossRef](#)
- Matschiner, M., W. Salzburger. 2009. TANDEM: integrating automated allele binning into genetics and genomics workflows. *Bioinformatics*, **25**: 1982–1983. [CrossRef](#)
- Meirmans, P. G., P. W. Hedrick. 2011. Assessing population structure: *F_{ST}* and related measures. *Molecular Ecology Resources*, **11**: 5–18. [CrossRef](#)
- Mommens, G., W. Coppierster, A. Weghe, A. Zeveren, Y. Bouquet. 2009. Dinucleotide repeat polymorphism at the bovine MM12E6 and MM8D3 loci. *Animal Genetics*, **25**: 368–368. [CrossRef](#)
- Moss, R., S. B. Piernney, S. C. F. Palmer. 2003. The use and abuse of microsatellite DNA markers in conservation biology. *Wildlife Biology*, **9**: 243–250. [CrossRef](#)
- Nei, M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics*, **89**: 583–590. [CrossRef](#)
- Niedziałkowska, M., K. Doan, M. Górny, M. Sykut, K. Stefaniak. 2021. Winter temperature and forest cover have shaped red deer distribution in Europe and the Ural Mountains since the Late Pleistocene. *Journal of Biogeography*, **48**: 147–159. [CrossRef](#)
- Niedziałkowska, M., B. Jędrzejewska, A.-C. Honnen, T. Otto, V. E. Sidorovich. 2011. Molecular biogeography of red deer *Cervus elaphus* from Eastern Europe: insights from mitochondrial DNA sequences. *Acta Theriologica*, **56**: 1–12. [CrossRef](#)
- Niedziałkowska, M., B. Jędrzejewska, J. M. Wójcik, S. J. Goodman. 2012. Genetic structure of red deer population in northeastern Poland in relation to the history of human interventions: Red Deer in Northeastern Poland. *The Journal of Wildlife Management*, **76**: 1264–1276. [CrossRef](#)
- Nussey, D. H., J. Pemberton, A. Donald, L. E. B. Kruuk. 2006. Genetic consequences of human management in an introduced island population of red deer (*Cervus elaphus*). *Heredity*, **97**: 56–65. [CrossRef](#)
- Pérez-González, J., J. Carranza, J. Torres-Porras, J. L. Fernández-García. 2010. Low heterozygosity at microsatellite markers in Iberian red deer with small antlers. *Journal of Heredity*, **101**: 553–561. [CrossRef](#)
- Pirozhnik, I. I., G. I. Martšinkevich. 2006. *Structure of the geographical environment and landscape diversity in Belarus*. Publishing house of the Belarusian State University, Minsk, 1–194 [In Russian]
- Piry, S., G. Luikart, J.-M. Cornuet. 1999. Computer note. BOTTLENECK: a computer program for detecting recent reductions in the effective size using allele frequency data. *Journal of Heredity*, **90**: 502–503. [CrossRef](#)
- Pritchard, J. K., M. Stephens, P. Donnelly. 2000. Inference of Population Structure Using Multilocus Genotype Data. *Genetics*, **155**: 945–959. [CrossRef](#)
- Queirós, J., P. Acevedo, J. P. V. Santos, J. Barasona, B. Beltran-Beck. 2019. Red deer in Iberia: Molecular ecological studies in a southern refugium and inferences on European postglacial colonization history. *PLoS ONE*, **14**: e0210282. [CrossRef](#)
- Queiros, J., J. Vicente, M. Boadella, C. Gortázar, P. C. Alves. 2014. The impact of management practices and past demographic history on the genetic diversity of red deer (*Cervus elaphus*): an assessment of population and individual fitness: Genetic diversity, of red deer. *Biological Journal of the Linnean Society*, **111**: 209–223. [CrossRef](#)
- Ralls, K., J. D. Ballou, M. R. Dudash, M. D. B. Eldridge, C. B. Fenster. 2018. Call for a Paradigm Shift in the Genetic Management of Fragmented Populations: Genetic management. *Conservation Letters*, **11**: e12412. [CrossRef](#)
- Reed, D. H., R. Frankham. 2003. Correlation between Fitness and Genetic Diversity. *Conservation Biology*, **17**: 230–237. [CrossRef](#)
- Reiner, G., M. Lang, H. Willems. 2019. Impact of different panels of microsatellite loci, different numbers of loci, sam-

- ple sizes, and gender ratios on population genetic results in red deer. *European Journal of Wildlife Research*, **65**: 1–12. [CrossRef](#)
- Rodger, J. C., J. Clulow. 2021. Resetting the paradigm of reproductive science and conservation. *Animal Reproduction Science*, 106911. [CrossRef](#)
- Romanov, V. S. 2000. History of hunting industry in Belarus. *Publishing of the Belarusian State Technological University*, **8**: 57–64. [In Russian]
- Romanov, V. S., P. G. Kozlo. 2002. Red deer (*Cervus e. elaphus*) in Belarus and the main principles of its further reintroduction. *Publishing of the Belarusian State Technological University*, **10**: 30–42. [In Russian]
- Ryman, N., O. Leimar. 2009. G_{ST} is still a useful measure of genetic differentiation — a comment on Jost's *D*. *Molecular Ecology*, **18**: 2084–2087. [CrossRef](#)
- Shakun, V. V. 2011. *Biological and ecological features of the red deer (Cervus elaphus Linnaeus, 1758), reacclimatized on the territory of Belarus*. Doctoral dissertation, Scientific and Practical Centre for Bioresources of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, 1–161. [In Russian]
- Shakun, V. V., P. A. Veligurov. 2018. Reintroduction of the red deer in Belarus. Presented at *Proceedings of the 82 Conference on the Forest Industry*, Minsk, 160–161. [In Russian]
- Shostak, S. V. 1974. Territorial distribution of the red deer in the Belovezha Forest. *Belovezhskaya Pushcha*, **5**: 141–145. [In Russian]
- Shostak, S. V., V. A. Vakula, I. F. Vasilyuk. 1974. Capture and resettlement of Belovezha Forest deer. *Belovezhskaya Pushcha*, **5**: 133–141.
- Skog, A., F. E. Zachos, E. K. Rueness, P. G. D. Feulner, A. Mysterud, [et al.]. 2009. Phylogeography of red deer (*Cervus elaphus*) in Europe. *Journal of Biogeography*, **36**: 66–77. [CrossRef](#)
- Spielman, D., B. W. Brook, R. Frankham. 2004. Most species are not driven to extinction before genetic factors impact them. *Proceedings of the National Academy of Sciences of United States of America*, **101**: 15261–15264. [CrossRef](#)
- Steffen, P., A. Eggen, G. Stranzinger, R. Fries, A. B. Dietz, J. E. Womack. 2009. Isolation and mapping of polymorphic microsatellites in cattle. *Animal Genetics*, **24**: 121–124. [CrossRef](#)
- Thieven, U., S. Solinas-Toldo, R. Friedl, J. Masabanda, R. Fries. 1997. Polymorphic CA-microsatellites for the integration of the bovine genetic and physical map. *Mammalian Genome*, **8**: 52–55. [CrossRef](#)
- Vaiman, D., D. Mercier, K. Moazami-Goudarzi, A. Eggen, R. Ciampolini, [et al.]. 1994. A set of 99 cattle microsatellites: characterization, synteny mapping, and polymorphism. *Mammalian Genome*, **5**: 288–297. [CrossRef](#)
- Valnisty, A. A. 2019. Development of microsatellite markers panel for multiplex genotyping of Belarusian red deer populations (*Cervus elaphus* L., 1758)]. In: *Structure and dynamics of biodiversity*, Minsk, 260–263. [In Russian]
- Van Oosterhout, C., W. F. Hutchinson, D. P. M. Wills, P. Shipley. 2004. Micro-Checker: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molecular Ecology Notes*, **4**: 535–538. [CrossRef](#)
- Wilson, G. A., J. S. Nishi, B. T. Elkin, C. Strobeck. 2006. Effects of a recent founding event and intrinsic population dynamics on genetic diversity in an ungulate population. *Conservation Genetics*, **6**: 905–916. [CrossRef](#)
- Zachos, F. E., A. C. Frantz, R. Kuehn, S. Bertouille, M. Colyn. 2016. Genetic Structure and Effective Population Sizes in European Red Deer (*Cervus elaphus*) at a Continental Scale: Insights from Microsatellite DNA. *Journal of Heredity*, **107**: 318–326. [CrossRef](#)



ESTIMATING THE POPULATION DENSITY OF EURASIAN LYNX IN THE UKRAINIAN PART OF THE CHORNOBYL EXCLUSION ZONE USING CAMERA TRAP FOOTAGE

Sergii Gashchak , Catherine L. Barnett , Nicholas A. Beresford ,
Sergii Paskevych , Michael D. Wood

Key words

Eurasian lynx, Chernobyl
Exclusion Zone, camera trap,
population census, large carnivore,
Europe

doi

<http://doi.org/10.15407/TU2307>

Article info

submitted 27.01.2022
revised 20.06.2022
accepted 30.06.2022

Language

English, Ukrainian summary

Affiliations

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

Correspondence

Sergii Gashchak; Chernobyl Cen-
ter for Nuclear Safety, Radioactive
Waste and Radioecology; 11, 77th
Gvardiiskoi Dyvizii Street,
Slavutych, 07101, Ukraine; e-
mail: sgashchak@chornobyl.net;
orcid: 0000-0002-7582-6742

Abstract

The study reports the first estimation of the Eurasian lynx population inhabiting the Ukrainian Chernobyl Exclusion Zone (CEZ, 2600 km²) in 2013–2018. Although lynx were once common in this region, anthropogenic impacts reduced their numbers substantially by the 19th century, leaving lynx as only occasional visitors to the area. In 1986, after an accident on the Chernobyl NPP, the human population was removed from the areas affected by radioactive contamination, and regular economic activity was stopped there. As a result, a gradual recovery of the lynx population was observed. Assessments of the given study are based on camera trap data obtained from wildlife studies conducted in 2013–2018 over nearly 30% of total CEZ area. The number of locations where the camera traps worked simultaneously ranged from 5 to 89. Lynx was recorded 302 times, including 125 observations of 50 identifiable individuals. The total size of the lynx population was estimated to be approximately 53 to 68 individuals of all sex and age groups. For the identified lynx, sex was defined for 22 individuals: 6 females and 16 males. Eleven of 50 identified individuals were cubs. Over the whole period 6 family groups were recorded, 5 of which were females that had 2 cubs, and one a female with a single cub. Most of the identified lynx (33 of 50) were each recorded in one location only. In those cases when the individuals were repeatedly observed in two or more locations (up to 6), the maximum distance between locations ranged from 1 to 23 km (mean distance = 1.9 km). The density of animals was approximately 2.2–2.7 individuals per 100 km², which is comparable to other areas of Europe where conditions are favourable for this species. Whilst only a preliminary estimate, our results indicate that 32 years after the Chernobyl NPP accident, the CEZ has one of the highest lynx populations in Ukraine. Conditions for lynx are favourable in the CEZ because it has abundant prey species (roe deer and red deer), high forest cover (more than 63%), absence of a residential human population, no agricultural activity, a low level of disturbance from other human activity, and the area has protected status. The recovery of lynx in the CEZ demonstrates the conservation benefits that even unmanaged re-wilding can achieve.

Cite as

Gashchak, S., C. L. Barnett, N. A. Beresford, S. Paskevych, M. D. Wood. 2022. Estimating the population density of Eurasian lynx in the Ukrainian part of the Chernobyl Exclusion Zone using camera trap footage. *Theriologia Ukrainica*, **23**: 47–65. [In English, with Ukrainian summary]

Оцінка щільності популяції рисі євразійської в українській частині Чорнобильської зони відчуження з використанням фотопасток

Сергій П. Гащак, Катеріна Л. Барнетт, Ніколас А. Бересфорд,
Сергій А. Паскевич, Майк Д. Вуд

Резюме. В роботі представлена перша оцінка розмірів популяції рисі євразійської, що мешкає в українській частині Чорнобильської зони відчуження (ЧЗВ, 2600 км²), за станом на 2013–2018 роки. Хоча у минулому рись була звичайною у регіоні, антропогенний вплив суттєво скоротив її чисельність ще до XIX ст., зробивши її лише випадковим відвідувачем території. У 1986 р., після аварії на Чорнобильській АЕС, людей евакуювали з земель, вражених радіоактивним забрудненням, а звичайну господарську діяльність припинили. Як результат, спостерігалось поступове відновлення населення рисі. Оцінки, наведені у даній статті, ґрунтуються на аналізі фотоматеріалів з фотопасток, отриманих у 2013–2018 роках у дослідженнях диких тварин, що охопили близько 30 % загальної площі ЧЗВ. Кількість точок, де одночасно працювали фотопастки, варіювала від 5 до 89. Всього рись реєстрували 302 рази, включаючи 125 раз 50 індивідуально ідентифікованих особин. Загальний розмір популяції оцінено близько 53–68 особин всіх статево-вікових груп. Із 22-х дорослих рисей з визначеною статтю самки складала 6 особин, самці — 16. Одинадцять з 50 ідентифікованих особин були дитинча-цьоголітки. За весь період зареєстровано 6 сімейних груп, в 5-ти з яких у самки було по 2 дитинча, в одній — одне. Більшість ідентифікованих рисей (33 з 50) реєстрували лише в одній точці. У тих випадках, коли їх повторно реєстрували у двох або більше точках (до 6), найбільша відстань між точками складала від 1 до 23 км (в середньому 1,9 км). Щільність рисей складала 2,2–2,7 особин на 100 км², що збігається з щільністю в інших регіонах Європи, зі сприятливими для виду умовами. Хоча це попередні оцінки, результати свідчать, що за 32 роки після аварії на Чорнобильській АЕС у ЧЗВ сформувалася одна з найбільших популяцій рисі в Україні. Сприятливість місцевих умов визначається багатством видів-жертв (сарна європейська, олень шляхетний), значним лісопокриттям (понад 63%), відсутністю людського населення і сільськогосподарської активності, низьким рівнем неспокою від інших видів людської діяльності, і тим, що територія має охоронний статус. Відновлення рисі у ЧЗВ демонструє природоохоронну користь, яку надає навіть звичайне здичавіння земель без управління з боку людини.

Ключові слова: рись євразійська, Чорнобильська зона відчуження, фотопастка, оцінка популяції, великі хижакі, Європа.

Introduction

Eurasian lynx, *Lynx lynx* (L., 1758), were once common in Polissia (north and north-west Ukraine), including lands which are now part of the 2600 km² Ukrainian Chornobyl Exclusion Zone (CEZ) [Kirikov 1960; Sokur 1961]. Deforestation and direct persecution resulted in the species becoming rare during the 19th century and, in the 20th century lynx were only occasional migrants into northern Ukraine with the main breeding populations being to the north in Belarus [Heptner & Naumov 1972; Matyushkin & Vaisfeld 2003; Savitsky *et al.* 2005]. Poaching (illegal killing), fragmenting of the natural landscape and depletion of food reserves were considered to be the main reasons for the decline of the species in Ukraine [Shkvyrta & Shevchenko 2009]. The situation began gradually to improve in the 1990s, when population growth and spread were reported both in Belarus [Savitsky *et al.* 2005; Deryabina 2008] and in northern Ukraine [Zhyla 2002]. Social and economic problems (in part because of the break-up of the Soviet Union) in Ukraine and Belarus in the late 1980s and early 1990s could have been a precursor for lynx recovery. Decline of forestry and agriculture activity, and a migration of rural populations decreased pressures on lynx numbers. The most notable change was in the territories affected after the 1986 Chornobyl accident, from which all the human population was removed and regular economic activity was stopped. In the 2170 km² Polesky State Radioecological Reserve of Belarus (PSRER; established in 1988 in the Belarussian part of the Chornobyl exclusion zone) the first records of lynx were reported in 1989, 3 years after the accident [Deryabina 2008]. By 1996–1997 researchers reported about 10–12 individuals in

PSRER, rising to 28 by 2001 and 30–40 by the mid-2000s [Deryabina 2008]. The first reports about lynx in the Ukrainian CEZ were in the early 1990s [Gashchak *et al.* 2006]. The number of reports and the geographical spread of lynx observations in the Ukrainian CEZ gradually grew. The local ranger service (N. G. Samchuk (Enterprise ‘Chornobyl Les’) pers. comm.) stated that about 18 individual lynx had been counted in the CEZ in winter 2000. Subsequently, Zhyla (2002) reported about 10 lynx inhabiting 500 km² of ‘Chornobyl lands’ in the north of Kyiv Oblast, but the article did not explain how the data had been obtained nor from which area of CEZ they had been collected. There were other unrecorded communications about sightings and even poaching of lynx, however no comprehensive studies were conducted. It is likely that the number of lynx was low in the early 2000s; the species was not recorded by camera traps (CT) deployed in the CEZ 2001–2005 [Gashchak 2008].

In 2013–2018 we resumed studies of fauna in CEZ using CT. The main goal was species composition and relative abundance of mammals on the areas having potential environmental value [Gashchak *et al.* 2016; 2017; Gashchak 2018; Gashchak & Paskevich 2019]. Some studies were also dedicated to wildlife diversity and abundance in relation to radioactive contamination of habitats [Wood & Beresford 2016; Beresford *et al.* 2021]. The study designs and conditions of the research projects differed. However, for the first time numerous data about Eurasian lynx in the CEZ were obtained due to these studies. The goal of this article is to summarise information about lynx obtained from these various studies in 2013–2018, and to produce a preliminary estimation of the lynx population size in the CEZ.

Materials and Methods

Study area. The CEZ is situated in a central part of northern Ukraine, largely between the rivers Prypiat and Uzh, and occupies approximately 2600 km². According to the natural-territorial zoning [Marynych *et al.* 1985] this is a Kyiv sub-province of the Ukrainian Polissia. The climate is continental; data from the Chornobyl meteorological station shows the average (1990–2020) air temperature in January was –3.3°C and in July +20.2°C, the average annual precipitation was 616 mm. There are normally periods of snow cover from the second half of November until the beginning of March; this rarely exceeds 10 cm and melts several times during winter. The landscape topography is relatively flat with no high hills. Most land is between 115 and 140 m above sea level, the floodplain of the Prypiat river and its western bank are lower at 105–120 m. However, since the local landscapes were formed by ancient glaciers, there are a number of sandy ridges and dunes, and swampy lowlands. During the study period, approximately 63% of the total CEZ territory was forest; most of which (60% of all forests) was dominated by Scots pine (*Pinus sylvestris*)¹. Open habitats (i.e. former arable lands, meadows) can be found throughout the CEZ but are reducing due to natural reforestation (succession). The forested area in 2013–2018 was 30% larger than that prior to 1986. Most of the remaining former agricultural land is now scrub with young trees, bushes, and sparse forest. The most common tree species, apart from Scots pine, are birch (*Betula pendula*, *Betula pubescens*), aspen (*Populus tremula*), and alder (*Alnus glutinosa*, *Alnus incana*). Birch species occupy up to 25% of the total forest area and more than 55% of areas of post-accidental reforestation. The once common deciduous forests in the area, oak (*Quercus robur*), hornbeam (*Carpinus betulus*), ash (*Fraxinus excelsior*), now comprise only 4–5% of the total CEZ territory, and no more than 7–8% of the forested area. The rivers Uzh and Prypiat have wide (up to 5–7 km) floodplains with numerous small lakes, oxbows, and marshes. Over approximately half of the territory there is a network of small shallow streams and drainage channels. In summer a number of the small water bodies and swamps dry up. In the south-eastern part of CEZ there is an upper part of Kyiv Reservoir of the Dnieper River, with numerous reed islands and channels. Before 2016–2017 in the central part of the CEZ there was the large (22 km²) artificial cooling pond of the Chornobyl NPP. However, starting in

¹ Here and further, data on forests of the CEZ are given according the dataset of the Ukrainian state engineering forest management production association: Development Project for the Forestry of the State Specialized Integrated Enterprise ‘Chornobyl Puscha.’ Integrated expedition. Irpin, 2006.

2014, this has been drawdown (drained) leaving a network of small lakes with riparian habitats and marshlands dominated by reeds (*Phragmites australis*) or thickets of different willow species (*Salix* sp.). The total area of marshes and running and standing water bodies during the study period amount to no more than about 10% of the total area of the CEZ. Although there were nearly 80 settlements in the CEZ together with industrial areas these have mostly been abandoned since 1986. People are only in some central locations of the CEZ, and in a few villages of southern and western sectors. Almost all are employees of local organizations (totaling up to 3500–4000 persons in 2013–2018, with 1500–2500 people daily in the CEZ). Agricultural activity in the CEZ is absent. Active forestry is limited to a few small sites and also management to prevent fires. Industrial activity is located at a few small sites and does not impact on surrounding habitats. Traffic is also limited and largely restricted to a few roads. Whilst tourism has been increasing in the CEZ, with an estimate of >70 000 visitors in 2018², this activity has to date been restricted to a few areas. In 2016, the Chornobyl Radioecological Biosphere Reserve was established in the CEZ; the Decree of the President of Ukraine (2016)³ assigned 87.6% total area of CEZ to the Reserve (all of the CEZ except for the central areas around the Chornobyl NPP).

Study sites. The data discussed in this paper were obtained from several research projects using motion-activated camera traps: 1) ‘Research and identification of the exclusion zone areas with the most valuable natural systems and worthy of the highest conservation status, and their passporting’ (2013–2018, supported by the Ministry of Ecology and Natural Resources of Ukraine); 2) the UK-funded TREE project (2014–2016, <http://tree.ceh.ac.uk>); and 3) the UK-funded RED FIRE project (2016–2017, <https://ceh.ac.uk/redfire>). Each project had its own research design, study sites and approaches for the wildlife investigation; in the few cases (8 of 390) the camera were deployed in the same locations as in a previous project. The projects assessed all fauna (generally focussing on medium/large mammals) and were not designed to get quantitative assessments of abundance and density of Eurasian lynx across the CEZ.

The studies were carried out at sites, some relatively small (20–175 km²; 2.5–7.4 km radius), in different areas of the CEZ. Therefore, the study results reflect the situation at those sites (representing about 30% of the total CEZ area) and during the periods when the camera traps were operating. In total, there were eight study sites (see Fig. 1, Table 1).

Table 1. Total number of CT locations (n) and trap-days (TD) at each study site by years, and the effective trapping area (ETA) of the sites

Таблиця 1. Загальна кількість точок розміщення фотопасток (n) і пастко-діб (TD) для кожної дослідної ділянки по рокам, і ефективна площа реєстрації (ETA) для кожної ділянки

Study site	ETA, km ²	2013 n/TD	2014 n/TD	2015 n/TD	2016 n/TD	2017 n/TD	2018 n/TD	Total n/TD * (2013–2018)
1	124.8		14 / 530	95 / 4881	24 / 804		1 / 43	96 / 6257
2	170.0	2 / 212	24 / 1548	99 / 5848	37 / 4615	1 / 203	5 / 903	120 / 13329
3	174.4		14 / 470	95 / 4792	22 / 787		9 / 1396	105 / 7444
4	53.3	5 / 749	5 / 661				3 / 735	8 / 2145
5	116.6		1 / 154	2 / 362	19 / 2348	25 / 4412	14 / 2522	35 / 9797
6	88.2						14 / 3347	14 / 3347
7	60.2			3 / 498	3 / 672			3 / 1170
8	23.8					7 / 375	7 / 1928	7 / 2303

*The annual CT location and TD numbers do not sum to the total as some sites were used across multiple years.

Note: The total combined ETA of all sites was 811 km² (approximately 30% of the total area of the CEZ (2600 km²)). Camera trap images are available in the accompanying dataset [Gashchak *et al.* 2022].

² See: <https://www.statista.com/statistics/1231428/number-of-tourists-in-chernobyl-exclusion-zone/>

³ Decree of the President of Ukraine ‘About establishment of Chornobyl radiation and ecological biosphere reserve’, No. 174/2016, 26.04.2016.

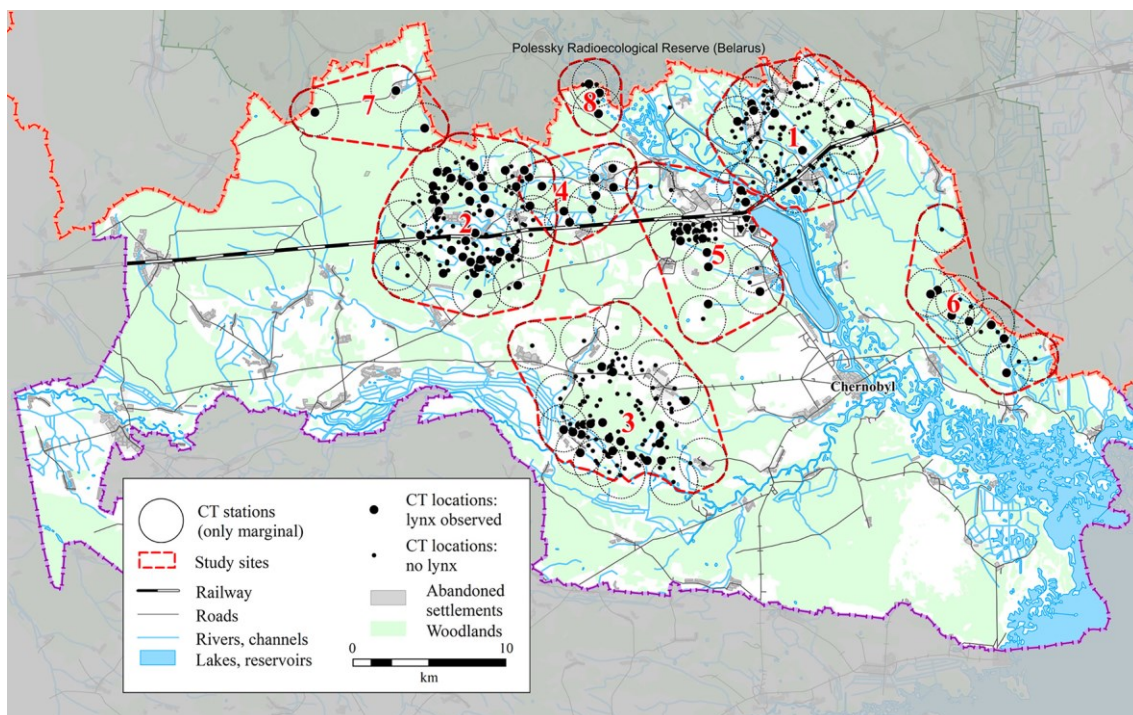


Fig 1. Study sites and CT locations where the camera traps were deployed in 2013–2018.

Рис. 1. Дослідні ділянки і точки розміщення фотопасток у 2013–2018 роках.

We estimated the total abundance and density of lynx relative to the total effective trapping area (ETA) at each study site. The ETA is a polygon which comprises all the camera trap locations for a given study site. The boundaries of the ETAs were defined using a circle with a radius of 0.5 MMDM, with its centre on the camera trap location, was drawn. MMDM is the mean maximum distance of re-photographing of identified individuals if observed at different camera locations; in the given study MMDM equals 1.91 km (Table 2). Circles centred on the marginal camera trap locations were used to define the boundary of the ETA (see Fig. 1). This approach follows that used in previous studies for a range of animals, including lynx and other large cats [Di Bitetti *et al.* 2006; Silver *et al.* 2004; Karanth & Nichols 1998].

In total, we deployed camera traps at 390 locations, and they operated over 46 830 trap-days. Detailed descriptions of the settings are presented in the accompanying datasets [Gashchak *et al.* 2022; Barnett *et al.* 2022].

Camera traps. The majority of the cameras used were Ltl Acorn 6210 MC ($n = 60$), although several other models were also deployed in the study: Ltl Acorn 5210A ($n = 1$), Ltl Acorn 6210 MG ($n = 9$), Browning BTC5 ($n = 2$), Browning BTC-7FHD-PX ($n = 10$), Bushnell 119437 ($n = 1$), Bushwhacker Big Eye D3 ($n = 1$), CCBetter ($n = 4$), DLC Covert Red40 ($n = 2$), DLC Covert Red40Ex ($n = 1$), ScoutGuard 880MK ($n = 1$), ScoutGuard 882MK ($n = 1$), and Welter 8210A ($n = 1$), the potential settings and abilities of which differed. With few exceptions, the CT had the following settings: still pictures 3–5 MB, three pictures burst per triggering, 0–5 sec delay between triggering, maximal possible infra-red flash power. Recovery time of the various CT differed from 3 to 10 sec, therefore there was the potential to miss some animals between triggerings. As sensor sensitivity is temperature dependent, where required, it was set dependent on season: low/normal sensitivity in cold seasons; high/normal sensitivity in warm seasons. Some of the cameras (Browning) adjusted sensitivity automatically. Subsequent to November 2014 most of CT were Ltl Acorn 6210MC (up to 45 being deployed in the TREE and RED FIRE projects). From April 2018 we used Bushwhacker Big Eye D3 ($n = 1$) and Browning BTC-7FHD-PX ($n = 10$) cameras in video mode; from March to June 2016 cameras deployed for the TREE project were also set to record video.

Normally we deployed the CTs at a site for up to 10–12 months. However, the TREE project's CTs were deployed for 8 to 9 weeks, after which they were moved to new random locations within the same study site (a more detailed description of the TREE CT study can be found in Gashchak *et al.* [2016]. No bait was used during any of the studies.

CT mounting. Normally the CTs were deployed within 3–10 m from an area where animals were likely to be encountered. They were mounted on trees, or occasionally on specially made poles, at heights of 0.5–1.1 m above the ground depending on local topography. Mostly the CT locations were selected on well-marked pathways (field or forest roads), the intersection of such pathways, or on bridges over channels; the general location of TREE camera locations were randomly selected. In some cases, a relatively high risk of the CT being seen by people was assumed and therefore the CTs were concealed (e.g. covered with bark). To prevent false activations caused by sunlight, the CT mostly faced north or towards thickets to shield them from direct sunlight. Tall grass, bushes and thin tree branches were removed as appropriate from the detection zone in front of the CT to reduce false activation. As a rule, cameras were oriented parallel to the ground, but the exact orientation depended on local topography, camera height and trail location.

In most cases when setting up each camera trap, up to 20 measuring poles (1 m high and with clear markings at every 20 cm) were laid out in front of the camera. The camera was activated to capture an image of the poles *in situ* and the poles were then removed. Later, images of the poles and animals were overlaid using graphic software so that animal dimensions could be estimated (Fig. 2). The height of lynx at the shoulder and hind-quarters were estimated with an approximate accuracy of ± 5 cm. These values were used to aid the identification of individuals.

Footage processing. In total, 1570 still photographs and 23 videos were obtained as a result of lynx activating a CT. Image quality varied depending on CT model, features of the particular CT, light, angle, and behaviour of the animals.



Fig 2. An example of the overlapping an image with the measuring poles upon an image with a lynx.

Рис. 2. Зразок накладання фотографії з калібрувальними жердинами на фотографію з риссю.

Identification of lynx was based on the following characteristics:

- 1) Unique coat spot patterns (based on the images presented in Dulà *et al.* (2021), we assumed that fur patterns of lynx were generally similar on their left and right sides) (Figs 3–4);
- 2) Relative size and proportions of the body;
- 3) The place and time of other recordings thought to be the same individual (e.g. the same individual could not be recorded at distant sites at similar times);
- 4) Sex and age.

Where identifiable features (spot pattern, sex, age, size, etc.) were evident allowing subsequent recognition of the lynx, the animal was given a unique code (e.g. p0024-1). Where there were no readily identifiable features the animal was not allocated an ID code.

Approaches to the data analysis. It was assumed *a priori* that lynx have seasonal changes of activity and territorial behaviour [Belotti *et al.* 2013; 2018; Ogurtsov *et al.* 2018; Podgorski *et al.* 2008; Schmidt 1999], therefore the indices of relative abundance were estimated by calendar month.

In this paper the following terms are used: 1) ‘event’—CT capture of one or several individuals, 2) ‘record’—same as ‘event’ but for each individual separately if there were several animals per event.). Records (i.e. observations of an individual animals) were used in the estimation of relative abundance. Relative abundance of lynx was estimated from the record frequency of lynx either per month or year at a given CT location normalised to 100 trap-days (TD):

$$R_i = \frac{n_i}{TD_i} \times 100, \text{ where} \quad (1)$$

R_i —frequency of a lynx per month (or year) at CT location i per 100 TD, n_i —number of records over a given month (or year) at CT location i , TD_i —number of TD over month (or year) in CT location i . Camera locations where lynx were absent for a given month were included in the analyses (i.e. $R_i = 0$).



Fig 3. Fur spot patterns of adult lynx ID p0163-1: a, right side, 15.12.2014; b, left side, 27.11.2014; c, left side, 17.12.2014.

Рис. 3. Характер плямистості дорослої рисі ID p0163-1: a — правий бік, 15.12.2014; b — лівий бік, 27.11.2014; c — лівий бік, 17.12.2014.



Fig 4. Different types of fur spot patterns in lynx in the CEZ: *a*, male p0273-1, 6.08.2015; *b*, male p0144-1, 13.07.2013; *c*, male p0385-1, 8.02.2018; *d*, male p0167-1, 7.04.2014.

Рис. 4. Різні типи плямистості рисі у ЧЗВ: *a* — самець p0273-1, 6.08.2015; *b* — самець p0144-1, 13.07.2013; *c* — самець p0385-1, 8.02.2018; *d* — самець p0167-1, 7.04.2014.

Results

During the entire research period there were 265 events and 302 records of lynx, including 125 records of 50 identified individuals; in 177 cases it was not possible to identify the lynx. A list of the identified lynx is presented in Table 2; all individual data, including the majority of the trap camera photographs, from the study can be found in Gashchak *et al.* (2022). About 30% of all records were obtained in February–March, the mating season of lynx in this part of Europe [Heptner & Naumov 1972; Naidenko 2019; Schmidt 1999; Jedrzejewski *et al.* 2002].

For the identified lynx, sex was defined for 22 individuals: 6 females (presence of cubs) and 16 males (visible testis, or male urine marking behaviour). These were either mature or individuals older than 1 year (males only). Eleven of 50 identified individuals were cubs (immature, <1 year old).

For most events (237 of 265, or 89%) single animals were recorded. In eight cases (3%) two individuals were recorded per event, including for: five events—female with a cub; two events—2 of 3 members of the family group (female and two cubs); one event—two individuals of unknown gender and age. Three individuals per event were recorded 15 times (6%), almost always—female with two cubs, and just one event when sex and age of three individuals were not defined. Four individuals per event were recorded only once: an adult male plus a female with two cubs (observed in March 2014). In total, we recorded six identifiable family groups: one group of a female and one cub, and five groups of a female with two cubs (Table 3, Fig. 5). At site 4, 40% of total records and 66% of observations of identified individuals were for one female (p0166-1) with two cubs.

Table 2. Summary data for identified individual lynx including maximum distances of recapture in 2013–2018

Таблиця 2. Зведені дані щодо ідентифікованих особин рисі, включаючи найбільшу відстань повторної реєстрації у 2013–2018 роках

Animals recorded more than once							Animals recorded only once			
Ind. ID	Sex / age	Locations / records	Max distance between observations, km	Month / year of the first record	Month / year of the last record	Days between the first and last record	ID code	Sex / age	Locations / records	Month / year of the first record
p0166-2	imm	6/14	14.5	08/2013	12/2015	851	p0024-2	imm	1/1	11/2014
p0141-2	F	3/3	10.6	04/2014	12/2014	269	p0031-1	M	1/1	06/2016
p0179-1	M	3/5	1.6	11/2017	08/2018	256	p0075-1	M	1/1	05/2016
p0163-1		3/4	3.3	11/2014	07/2015	235	p0086-1	M	1/1	08/2017
p0166-1	F	3/12	3.4	08/2013	03/2014	213	p0104-1	F	1/1	11/2016
p0166-3	imm	3/10	3.4	08/2013	03/2014	208	p0104-2	imm	1/1	11/2016
p0137-1	F	2/3	2.0	07/2013	07/2015	725	p0104-3	imm	1/1	11/2016
p0273-2	M	2/3	23.0	01/2015	03/2016	424	p0108-1	M	1/1	03/2016
p0257-1		2/3	3.0	07/2017	09/2018	405	p0134-1	F	1/1	01/2015
p0102-1	M	2/4	3.5	10/2014	08/2015	310	p0134-2	imm	1/1	01/2015
p0385-2	F	2/4	1.8	07/2018	08/2018	41	p0134-3	imm	1/1	01/2015
p0024-1	imm	2/2	1.6	11/2014	12/2014	34	p0137-2	imm	1/1	07/2013
p0069-1	M	2/2	2.3	01/2015	02/2015	22	p0141-1		1/1	11/2013
p0067-1	M	2/2	1.0	06/2015	06/2015	10	p0172-1		1/1	03/2014
p0179-2		2/2	12.9	09/2018	09/2018	2	p0172-2	M	1/1	05/2014
p0385-3	imm	2/3	1.8	08/2018	08/2018	1	p0182-1		1/1	02/2015
p0385-4	imm	2/3	1.8	08/2018	08/2018	1	p0261-1		1/1	06/2017
p0273-1	M	1/2	0.0	08/2014	08/2015	369	p0270-1		1/1	12/2016
p0394-1	M	1/2	0.0	09/2018	10/2018	56	p0270-2		1/1	12/2016
p0144-1	M	1/4	0.0	07/2013	08/2013	40	p0344-1		1/1	01/2016
p0167-1	M	1/3	0.0	03/2014	04/2014	30	p0382-1		1/1	07/2015
p0215-1		1/3	0.0	07/2015	08/2015	29	p0385-5		1/1	06/2018
p0385-1	M	1/2	0.0	02/2018	02/2018	18	p0399-1		1/1	08/2018
p0273-3		1/3	0.0	05/2015	05/2015	5	p0427-1		1/1	05/2018
							p0438-1		1/1	11/2018
							p0443-1	M	1/1	06/2018

Note: F—adult female, M—male (>1 year old), imm—immature individual (<1 year old).

Table 3. Records of family groups (F—female, Imm—cub(s)) at study sites in 2013–2018

Таблиця 3. Знахідки сімейних груп (F — самка, Imm — дитинча) на дослідних ділянках у 2013–2018 роках

Site	2013	2014	2015	2016	2017	2018
1	—	n/r	n/r	n/r	—	n/r
2	F: p0137-1, Imm: p0137-2	F: p0141-2, Imm: p0024-1,2	F: p0134-1, Imm: p0134-2,3	F: p0104-1, Imm: p0104-2,3	n/r	n/r
3	—	n/r	n/r	n/r	—	n/r
4	F: p0166-1, Imm: p0166-2,3	F1: p0166-1, Imm: p0166-2,3; F2: n/id-1,* Imm: n/id-2*	—	—	—	n/r
5	—	n/r	n/r	n/r	n/r	n/r
6	—	—	—	—	—	F: p0385-2, Imm: p0385-3,4
7	—	—	n/r	n/r	—	—
8	—	—	—	—	n/r	n/r

Note: *Possible that these animals were Female p0137-1 and cub p0137-2, but we cannot be sure. n/r—no records.



Fig 5. Family groups of lynx: *a*, female p0137-1 with one cub, 24.07.2013; *b*, two grown up cubs of female p0166-1, 3.02.2014; *c*, female p0385-2 with two cubs, 17.08.2018.

Рис. 5. Сімейні групи рисі: *a* — самиця p0137-1 з одним рисеня, 24.07.2013; *b* — двоє підрослих рисенят самки p0166-1, 3.02.2014; *c* — самка p0385-2 з двома рисенятами, 17.08.2018.

Discussion

Whilst the studies from which the lynx photographs were obtained were not conducted to enable estimates of population size in the Ukrainian CEZ, they do enable us to make an assessment.

Lynx is an animal with a land tenure system, and at optimal conditions adult individuals appear to have site fidelity, keeping a certain home range [Jedrzejewski *et al.* 1993; 1996; 2002; Schmidt 1998; Matyushkin & Vaisfeld 2003]. The size of the home range of lynx in the regions of Europe with conditions similar to the CEZ (i.e. Belarus, Lithuania, Poland, Bohemian Forest of the Czech Republic and Germany) depends on sex, age, body mass, abundance of prey, forest cover, and disturbance [Filla *et al.* 2017; Belotti *et al.* 2015; Jedrzejewski *et al.* 1996; Matyushkin & Vaisfeld 2003; Schmidt 1998]. The home range size of family groups (female with cubs) ranges from 40 to 110 km² in the first months of the cubs life, and up to 80–170 km² in autumn–winter when the cubs follow their mother. Adult males roam over 90–250 km². Immature individuals (subadults (1–2 years old)) have a 40–55 km² home range. Radiotelemetry of individuals of different age and sex showed the home ranges are not tied lifelong to a particular territory [Jedrzejewski *et al.* 1996; Schmidt 1998]. Immature individuals may initially keep largely to their mother's home range, but subsequently they adopt their own home ranges dispersing 5–130 km from that of their mother with an increased total area [Jedrzejewski *et al.* 1996; Schmidt 1998; Zimmermann *et al.* 2007; Weingarh *et al.* 2012]. However, an overlap of the home ranges of different individuals is common if conditions are optimal, and does not depend on age, sex, or affinity [Jedrzejewski *et al.* 1996; Schmidt 1998; Zimmermann *et al.* 2007]. Therefore, there is the possibility of recording several individuals within a relatively small area who may not be related.

In neighbouring Belarus, lynx density has been reported to vary from 1.2 to 5.4 individuals/100 km² [Sidorovich 2006; Kozlo 2003], in Lithuania—2.6–8.4 individuals/100 km² [Bluzma 2003], in Bialowieza Forest (Poland)—3.6–5.0 individuals/100 km² [Jedrzejewski *et al.* 1996]. Only

where the species is relatively rare its density decreases to 0.1–1.0 individuals/100 km² [Belotti *et al.* 2015; Jedrzejewski *et al.* 1996; Matyushkin & Vaisfeld 2003]. Many researchers note that lynx density depends on the characteristics of the area. The highest values (5–10 individuals/100 km²) are found in areas with a predominance of optimal habitats (more than 60% forest cover), while values 2–3 individuals/100 km² and less are observed in areas which include a high proportion of agricultural lands and settlements with low forest cover [Belotti *et al.* 2015; Bluzma 2003; Jedrzejewski *et al.* 1996; Kozlo 2003; Sidorovich 2006].

Since the CEZ has a high percentage of the forest cover (63%, and on-going reforestation of former meadows), the local conditions appear to be optimal for lynx. We would therefore expect a density in excess of 1.0 individual/100 km².

Also favourable is a very low level of human disturbance and absence of persecution of lynx by people (Fig. 6). We estimate that, during the period of this study, the average density of people working in the CEZ does not exceed 1–2 persons/km². Most are concentrated in just a few areas (mainly Chornobyl town and the central technical area around the ChNPP) which occupy no more than 10–15% the total CEZ area. For the majority of the CEZ, the density of people is unlikely to exceed 0.1 person/km². Forestry activity is minimal and agricultural activity is virtually absent.

Finally, the CEZ is a rich source of food for lynx; they prefer relatively small sized ungulates: roe deer (*Capreolus capreolus*), and female and immature red deer (*Cervus elaphus*) [Belotti *et al.* 2015; Jedrzejewski *et al.* 1993; Mayer *et al.* 2012; Okarma *et al.* 1997; Schmidt 2008]. If present in high abundance, these two species have been reported to amount to 60–90% of the lynx diet (Table 4). Unfortunately, there have been no censuses of the ungulates in the Ukrainian CEZ. However, there are data for the adjoining Polesky State Radioecological Reserve (PSRER) of Belarus [Kuchmel 2008; Deryabina *et al.* 2015]. Since the natural conditions are similar in the Ukrainian CEZ to those in the PSRER, it is possible to assume that populations of the ungulates are of a similar order of magnitude and have developed similarly over time since the Chornobyl accident.



Fig. 6. Lynx often visit abandoned settlements in the CEZ: *a*, male p0443-1 is scent making a corner of the abandoned farm; *b*, adult lynx (no ID) is crossing an abandoned village (p0282), 25.01.2015; *c*, adult lynx (no ID) near the entrance to the abandoned farm (p0431), 23.02.2018.

Рис. 6. Риси часто відвідують нежилі населені пункти ЧЗВ: *a* — самець p0443-1 робить сечову мітку у кинутій фермі; *b* — доросла рись (без ID) пересікає нежиле село (p0282), 25.01.2015; *c* — доросла рись (без ID) біля входу до кинutoї ферми (p0431), 23.02.2018.

In the early 2000s, the density of roe deer in the PSRER reached 55–82 individuals/100 km², and red deer ca. 10 individuals/100 km² [Kuchmel 2008]; similar values were reported in 2005–2010 [Fig. S2: Deryabina *et al.* 2015] (Table 5). The density of ungulates in PSRER is 4–50 times less than the density of the ungulates in the Bialowieza Forest National Park (Poland) [Okarma *et al.* 1997] whose natural complexes are similar to those in the PSRER and CEZ. However, these data are already outdated; the population of red deer in the CEZ appears to be higher than that previously reported in the PSRER [Gashchak *et al.* 2006]. A comparatively high density of these prey species is also supported by our studies using camera traps in 2001–2005 [Gashchak 2008] and 2014–2016 [project TREE unpublished data] (Table 5).

Table 4. Diet composition of lynx in some regions of Europe, %

Таблиця 4. Склад раціону рисі у деяких регіонах Європи, %

Region	Roe deer	Red deer	Hare	Reference
Bohemian Forest (Czech)	75.1–96.7 ^a *62/58 ^b	3.3–24.9 ^a *11/2 ^b	2.2 ^a *9/4 ^b	^a Belotti <i>et al.</i> 2015 ^b Mayer <i>et al.</i> 2012
Bialowieza Forest (Poland)	**81–86 ^c 62 ^d	— 22 ^d	11–29 ^c 9 ^d	^c Jedrzejewski <i>et al.</i> 1993 ^d Okarma <i>et al.</i> 1997
Vitebsk region (Belarus)	4.3–35.7 ^e 10.2–32.5 ^f	0.6–8.4 ^e —	48.4–82.5 ^e 37–52 ^f	^e Kozlo 2003 ^f Sidorovich 2006

*Winter/summer data; **Roe and red deer in total.

Table 5. Density of lynx and its main prey in different regions of Europe, individuals/100 km² (superscript letter identifies reference)

Таблиця 5. Щільність рисі і її головних жертв у різних регіонах Європи, особин/100 км² (надстроковий індекс вказує на джерело інформації)

Region	Roe deer	Red deer	Hare*	Lynx*	Reference
Density, individuals/100 km ²					
Bohemian Forest (Czechia)	161 ^b	156 ^b	(500–1700) ^a (1900–2500) ^c	0.4–0.9 ^d	^a Cukor <i>et al.</i> 2018 ^b Belotti <i>et al.</i> 2015 ^c Smith <i>et al.</i> 2005 ^d Weingarth <i>et al.</i> 2012
Bialowieza Forest (Poland)	**382/635 ^g	**461/653 ^g	(280–610) ^e (410–950) ^f	2.4–3.2 ^g	^e Husek <i>et al.</i> 2021 ^f Kamieniarz <i>et al.</i> 2013 ^g Okarma <i>et al.</i> 1997
Vitebsk region (Belarus)	20–80 ^h	5–15 ^h	250 ^h	1.8–4.3 ⁱ	^h Kozlo 2003 ⁱ Sidorovich 2006
Polessky State Radioecological Reserve (Belarus)	55–82 ^{m,k}	10–12 ^{m,k}	36–54 ^m ; (200–400) ⁿ	1.4–1.9 ^j (0.1–1.6) ^l	^j Deryabina 2008 ^k Deryabina <i>et al.</i> 2015**** ^l Kozlo 2003 ^m Kuchmel 2008 ⁿ Savitsky <i>et al.</i> 2005
Frequency of records by camera traps, individuals/100 TD					
CEZ (Ukraine): 2001–2005***	3.0	1.1	0.9	0	Gashchak 2008
CEZ (Ukraine): 2014–2016	4.2	16.2	5.9	0.4	TREE project unpublished data (provisional estimates)

* In brackets—data for vaster surrounding region, not for the particular one; ** Winter/summer data; *** We think the camera traps used in 2001–2005 (Yashica T4D, Forestry Suppliers, Inc. Wildlife Pro Camera) missed a lot of animals since it had 20-sec delay between consecutive triggerings and likely missed animals in larger groups, and therefore these values are considered underestimates; **** Values recalculated from Figure S2, Supplemental information [Deryabina *et al.* 2015].

Our data for roe deer in 2001–2005 suggest 3.0 individuals/100 TD, and for red deer—1.1 individuals/100 TD [Gashchak 2008]. This is likely an underestimation as the camera traps (Yashica T4D, Forestry Suppliers, Inc. Wildlife Pro Camera) used 20-sec delay between triggerings and likely missed some animals in larger groups; the average number of individuals per event was 1.0. In 2014–2016 when we used camera traps with minimal delay between triggerings where we observed 1.25 and 1.98 individuals/event for roe deer and red deer respectively [TREE project provisional unpublished data]. If the latter values are used as a correction factor, then the frequency of records of roe deer and red deer in 2001–2005 could be closer to values of $3.0 \times 1.25 = 3.75$ ind./100 TD and $1.1 \times 1.98 = 2.18$ ind./100 TD respectively. If the frequency of records of roe deer in the CEZ corresponded to the density of the species reported in PSRER (55–82 individuals/100 km²) [Kuchmel 2008], then density of red deer in the CEZ in 2001–2005 would approximate to $55 \times (2.18/3.75) \dots 82 \times (2.18/3.75)$ or 32–48 individuals/100 km².

Regular visual observations in the subsequent 10-year period allow us to suggest that red deer have gradually become the most abundant ungulate in the CEZ. If we assume that data on the recording frequency more or less correlate with the density of ungulates [Rowcliffe *et al.* 2008], then in 2014–2016 (Table 5) the density of roe deer and red deer could be near $(55 \div 88) \times (4.2/3.75) = 208 \div 311$ and $(32 \div 48) \times (16.2/2.18) = 238 \div 357$ individuals/100 km² respectively. Even taking into account the approximate nature of such calculations, it suggests about the same order of density of roe deer and red deer as in Bialowieza Forest (Poland) (Table 5) which supports a density of lynx 2–3 individuals/100 km² [Okarma *et al.* 1997].

Among the other ungulates inhabiting the CEZ (wild boar *Sus scrofa*, Eurasian elk *Alces alces*, Przewalski horse *Equus ferus*, European bison *Bison bonasus*), lynx can only take wild boar and potentially young elk. The importance of the boar in the diet of lynx has been reported to be low in Bialowieza Forest (Poland) amounting to only 2–3% of intake, reaching 11% when there is a low abundance of roe deer and high abundance of wild boar [Jedrzejewski *et al.* 1993; Okarma *et al.* 1997; Schmidt 2008].

In the more northern regions of Europe, the main component of the lynx's diet is hare (brown hare *Lepus europaeus* and mountain hare *Lepus timidus*) [Jedrzejewski *et al.* 1993; Kozlo 2003; Sidorovich 2006]. However, they are considered as a reserve food source compensating for a lack of ungulates. Moreover, it is considered that lynx can reach high number only when there is an abundance of ungulates [Sidorovich 2006]. As ungulate population sizes grow, the lynx's home range decreases, and overlap of individual home ranges becomes more common [Jedrzejewski *et al.* 1993; Schmidt 2008]. Hare numbers in the CEZ are relatively low with brown hare being the predominant species [Gashchak *et al.* 2006]; mountain hare are rare [Gashchak 2018]. The recorded frequency of brown hare by the camera traps in 2001–2005 was 0.9 individuals/100 TD [Gashchak 2008] (see discussion above regarding the likely underestimation in this study). In 2014–2016, it was 5.9 individuals/100 TD [TREE project provisional unpublished data]. Summary density of two species in the PSRER in the early 2000s was estimated as 36–54 individuals/100 km² [Kuchmel 2008] which is an order of magnitude lower than in some other regions of Europe with lynx; 250–2500 individuals/100 km² have been recorded at some sites in Poland and Belarus [Cukor *et al.* 2018; Husek *et al.* 2021; Kamieniarz *et al.* 2013; Kozlo 2003; Smith *et al.* 2005]. This is consistent with both the PSRER and the CEZ being mainly woodlands with no agricultural lands; the highest densities of the hare are observed in mosaic agricultural habitats and decrease as the amount of woodland increases [Smith *et al.* 2005]. From our data 2014–2016 [TREE project provisional unpublished data], the recorded frequency of hare inside the forest sites amounted to 4.5 individuals/100 TD, whilst on the forest edge and in former meadows it was 6.7–9.3 individuals/100 TD. Hare are therefore likely to play a secondary role in the diet of lynx.

The relatively high density of ungulates, the extent of forest cover and the absence of persecution and disturbance by people mean that the CEZ should be a good habitat for lynx with potentially high densities of the species being expected. Our trap camera footage does not give direct assessment of lynx numbers since the various studies did not cover the whole of the CEZ territory and data were obtained over different years from different sites. The pattern of CT deployment within the

study sites and duration of CT deployment also differed from the project to project. However, we consider that it is possible to combine these data and consider them representative of sub-populations of lynx in the CEZ. In attempting to analyse our data we considered:

1) Lynx were regularly recorded at all of our study sites, regardless of the size of the site, its position within the CEZ and the number of CTs used. The size of our study sites (20–175 km²) was comparable with known home range areas for lynx (40–250 km², 3.6–8.9 km radius) [Filla *et al.* 2017; Belotti *et al.* 2015; Jedrzejewski *et al.* 1996; Matyushkin & Vaisfeld 2003; Schmidt 1998]. From our studies, which covered a total of 811 km² across the CEZ (2600 km²), we think it is reasonable to assume that lynx inhabit all of the CEZ.

2) Based on the size of our study sites, the known home range of lynx and the distance between our study sites (3 to 40 km) we consider that it is reasonable to anticipate that most immature individuals and individual adult females would be recorded at 1–3 study sites. Some adult males could visit study sites over a more broad territory (including crossing over the Prypiat river) since their home ranges are larger (90–250 km²). If an individual was recorded several times within a study site then we can assume that the site, at the least partially, includes the home range of that animal.

3) Since the CEZ is characterised by relatively high ungulate numbers with forests being the dominant habitat, the individual home ranges of lynx could be relatively small, and the overlapping of the home range of several individuals could be possible. For the same reasons we assumed that most individuals would exhibit home range fidelity during the 5–6 years of our observations. Dispersion of immature animals from the maternal home range could be in any direction.

4) The intrusion of individuals from remote territories is possible (during the mating season (February–March) and dispersion of immature animals); this is equally probable in any direction. Some individuals will never leave their home range.

5) Passage of lynx between Ukraine (CEZ) and Belarus (PSRER) is likely to occur in both directions; the conditions of both territories (abundance of prey, forest cover, protected status, few people) are similar. Therefore, the influence of transboundary movement on the estimation of lynx numbers within the Ukrainian CEZ could be considered to be minimal.

6) Movement between the CEZ and surrounding agricultural and forestry lands to the south and west is possible. However, the presence of people and regular economic activities outside of the CEZ make conditions there less favourable for lynx (less ungulates, lower forest cover, higher disturbance, possible persecution). These areas are unlikely to provide new individuals into the CEZ and there is likely to be negligible outflow. Therefore, the migration of lynx to/from the west and south can be ignored when trying to establish lynx numbers in the CEZ.

7) Lynx generally move comparatively slowly (1–1.5 km/h) travelling in irregular directions for typically 6 to 7 hours per day (rarely up to 12 hours) [Jedrzejewski *et al.* 2002; Schmidt 1999; Podolski *et al.* 2013]. The probability of recording a lynx at a specific CT location is relatively low. The probability of recording males increases in the mating season (February–March), whilst recording of females may be higher when they are nursing small cubs [Heptner & Naumov 1972; Naidenko 2019; Schmidt 1999; Jedrzejewski *et al.* 2002]. However, since only 75% of adult females breed [Jedrzejewski *et al.* 2002], and, during the mating period, lynx normally concentrate at a few sites [Heptner & Naumov 1972], there is a decreased probability of recording lynx over the rest of the territory (Fig. 7).

8) The natural yearly mortality of lynx (older than 1 year) is reported to be 5–10% [Jedrzejewski *et al.*, 1996; LIFE Lynx <https://www.lifelynx.eu/biology/>]. Since poaching in the CEZ is likely minimal, it is possible to assume that most of the lynx population survived the 5–6 years of our studies. If the animals had home range fidelity and this fidelity lasted over the 5–6 years of our studies, and the yearly mortality was 5–10%, then our data can be interpreted to give an estimate of the size of lynx population within the Ukrainian CEZ.

Among the 302 records of the lynx we could identify individuals in 125 cases; from these we could identify 50 individual animals. Whilst identified individuals could also be among the unidentified animals (e.g. because of poor picture quality), it is also likely that photographs of unidentified

individuals record additional individuals. Consequently, the total number of lynx in our study areas could be more than 50. Our total study area amounted to only 811 km², or about 30% total area of the CEZ. The presence of additional lynx in the rest of the CEZ (i.e. nearly 70% of the total area) is probable.

The area of our study sites (20–175 km²; 2.5–7.4 km radius) and the size of the lynx home range (40–250 km²; 3.6–8.9 km radius) [Filla *et al.* 2017; Belotti *et al.* 2015; Jedrzejewski *et al.* 1996; Matyushkin & Vaisfeld 2003; Schmidt 1998] are broadly comparable. The CTs operated for no more than a year (often only a few months) at a given location before being moved to a new location within the study site (typically for the TREE project 1–3 km distant) or to new site between 5–20 km away. Half of the identified animals (26 of 50) were recorded only once. This may mean that the animals were migrants (i.e. not resident in the locality of the camera trap) or it may simply be because the animals did not visit other sites with CTs. However, as already noted it is also possible that identified individuals were recorded on those photographs from which individual identification was not possible.

Among those animals recorded two or more times only four of 26 individuals were recaptured over 10–23 km from the location of a previous record (see: Table 2). The rest were repeatedly recorded at the same site (maximum distance 3.5 km between outermost locations); this included those lynx recorded many times over two years (e.g. IDs p0137-1 and p0273-1, see: Table 2). Data for the repeat captured lynx suggest that these individuals were keeping to their own home range, and that potentially their home range was not large.

We do not know if we are capturing images of migrating/nomadic individuals, which come into the CEZ from the remote areas. However, including all observations within our analyses is justifiable; migrating/nomadic animals contribute to the development of the local population and functioning of the ‘predator–prey’ system. It is likely that some migrating/nomadic animals are always present in the CEZ. We assume that the identified individuals are the main inhabitants of the sites surveyed within the CEZ and that among the unidentified animals some of them will be migrants.

If we use only the identified animals, the resultant estimate of the density of lynx for the study sites will likely be an underestimate as we are ignoring the unidentified animals which could include additional individuals. Estimated density based only on identified individuals are presented in the Table 6.

The density of lynx vary over a relatively large range (0 to 13.1 individuals/100 km²). Analysis of the images demonstrates that high values are normally associated with family groups and/or the mating period.



Fig 7. Mating ritual, four lynx total during the event: female p0166-1 (left), male p0167-1 (centre), one cub of the female p0166-1 (right), the second cub—out of the frame, 13.03.2014.

Рис. 7. Шлюбний ритуал рисі, всього чотири звіра під час події: самиця p0166-1 (зліва), самець p0167-1 (у центрі), одне дитинча самиці p0166-1 (справа), друге дитинча — поза кадром, 13.03.2014.

Table 6. Density of lynx estimated from the identified individuals (D_{ID}) and frequency of lynx records (FR_{ID} —only identified individuals, FR_{all} —all records) at study sites in 2013–2018; mean (SD). The order follows the frequency of all records (FR_{all})

Таблиця 6. Щільність рисі оцінена по індивідуально визначеним особинам (D_{ID}) і частота реєстрації рисі (FR_{ID} — тільки ідентифіковані особини, FR_{all} — всі випадки реєстрації) на дослідних ділянках у 2013–2018; середнє значення (стандартне відхилення). Загальний порядок розташування рядків відповідає зростанню значень FR_{all}

Year	Site	D_{ID}	FR_{ID}	FR_{all}	FR_{all}/FR_{ID}
		individuals/100 km ²	individuals/100 TD	individuals/100 TD	
2018	1	0, $n_{ID} = 0$	0, $n_p = 1$	0, $n_p = 1$	-
2018	3	0.6, $n_{ID} = 1$	0.05 (0.14), $n_p = 9$	0.05 (0.14), $n_p = 9$	1.00
2016	3	0, $n_{ID} = 0$	0 (0), $n_p = 22$	0.13 (0.43), $n_p = 22$	-
2017	5	1.7, $n_{ID} = 2$	0.05 (0.19), $n_p = 25$	0.19 (0.52), $n_p = 25$	3.53
2014	1	0, $n_{ID} = 0$	0 (0), $n_p = 13$	0.19 (0.70), $n_p = 13$	-
2015	1	0.8, $n_{ID} = 1$	0.02 (0.18), $n_p = 95$	0.23 (1.29), $n_p = 95$	12.77
2016	2	4.1, $n_{ID} = 7^*$	0.09 (0.30), $n_p = 37$	0.28 (0.59), $n_p = 37$	2.95
2018	5	2.6, $n_{ID} = 3$	0.08 (0.16), $n_p = 14$	0.34 (0.59), $n_p = 14$	4.19
2016	5	1.7, $n_{ID} = 2$	0.09 (0.39), $n_p = 19$	0.36 (0.66), $n_p = 19$	4.00
2018	8	8.4, $n_{ID} = 2$	0.23 (0.36), $n_p = 7$	0.37 (0.57), $n_p = 7$	1.60
2015	3	1.7, $n_{ID} = 3$	0.09 (0.58), $n_p = 95$	0.37 (0.94), $n_p = 95$	4.05
2016	1	0.8, $n_{ID} = 1$	0.31 (1.53), $n_p = 24$	0.39 (1.56), $n_p = 24$	1.26
2017	2	0.6, $n_{ID} = 1$	0.43, $n_p = 1$	0.43, $n_p = 1$	1.00
2015	7	0, $n_{ID} = 0$	0 (0), $n_p = 3$	0.48 (0.82), $n_p = 3$	—
2015	2	4.7, $n_{ID} = 8^*$	0.24 (0.88), $n_p = 99$	0.57 (1.25), $n_p = 99$	2.39
2018	4	0, $n_{ID} = 0$	0 (0), $n_p = 3$	0.62 (0.25), $n_p = 3$	—
2017	8	4.2, $n_{ID} = 1$	0.38 (1.01), $n_p = 7$	0.65 (1.13), $n_p = 7$	1.70
2013	2	1.2, $n_{ID} = 2^*$	0.49 (0.69), $n_p = 2$	0.73 (1.03), $n_p = 2$	1.50
2018	6	7.9, $n_{ID} = 7^*$	0.43 (0.90), $n_p = 14$	0.74 (1.10), $n_p = 14$	1.74
2014	3	0.6, $n_{ID} = 1$	0.64 (1.86), $n_p = 14$	0.81 (1.90), $n_p = 14$	1.26
2018	2	0.6, $n_{ID} = 1$	0.08 (0.18), $n_p = 5$	0.88 (0.90), $n_p = 5$	10.67
2014	2	2.4, $n_{ID} = 4^*$	0.50 (1.58), $n_p = 24$	0.99 (1.90), $n_p = 24$	1.99
2016	7	0, $n_{ID} = 0$	0 (0), $n_p = 3$	1.04 (1.26), $n_p = 3$	—
2015	5	2.6, $n_{ID} = 3$	1.04 (1.47), $n_p = 2$	1.56 (2.20), $n_p = 2$	1.50
2014	5	0.9, $n_{ID} = 1$	0.62, $n_p = 1$	2.49, $n_p = 1$	4.00
2013	4	9.4, $n_{ID} = 5^*$	1.54 (1.61), $n_p = 5$	2.60 (1.62), $n_p = 5$	1.69
2014	4	13.1, $n_{ID} = 7^{**}$	4.24 (3.90), $n_p = 5$	8.60 (7.25), $n_p = 5$	2.03
Total		2.6 (3.3), $n_{YS} = 27$	0.21 (0.93), $n_p = 549$	0.51 (1.52), $n_p = 549$	3.16 (3.06), $n = 21$

Note: n_{ID} —number of the identified individual lynx, n_{YS} —number of ‘year-site’ pairings; n_p —number of locations with a CT; *, *one family group observed; **, two family groups observed. Total D_{ID} —average of D_{ID} in the column; total FR_{ID} and FR_{all} —average of values for site/year means ($n = 549$), see Methods above; Total FR_{all}/FR_{ID} —average of all FR_{all}/FR_{ID} values in the column.

Despite the approximate nature of our estimations the density of lynx correspond to ranges observed in other parts of Europe: up to 5–10 individuals/100 km² in optimal habitats, including in north Belarus, Lithuania, and the Białowieża Forest (Poland) [Jedrzejewski *et al.* 1996; Bluzma 2003; Kozlo 2003; Sidorovich 2006]. In sub-optimal habitats 0.4–1.0 individuals/100 km² have been recorded [Matyushkin & Vaisfeld 2003; Belotti *et al.* 2015].

Rowcliffe *et al.* [2008] argued that records obtained by the CTs should only be used to calculate the density of the animals if the population is closed. In the case of lynx in the CEZ the population is open. The frequency of records (individuals/100 TD) could be used either as an index of relative abundance and/or as an indication that additional individuals are present at a site. Values of FR_{all} on average exceeded FR_{ID} by more than three times (see: Table 6). The higher value of FR_{all} could be because images are of known animals but the image quality was such that the animal could not be identified and also that images contain additional unidentified individuals. In the first case it is reasonable to anticipate positive correlation FR_{delta} ($FR_{delta} = FR_{all} - FR_{ID}$) and FR_{ID} . Unrecognised additional individuals would likely result in no relationship between FR_{delta} and FR_{ID} . Our FR_{delta} data show some relationship between FR_{ID} ($R^2 = 0.34$, $p = 0.008$, Fig. 8) and FR_{delta} . Whilst the potential for some additional unknown individuals cannot be excluded, their contribution is unlikely to be.

Such a relationship may suggest a dependence of FR_{delta} on the number of the identified animals (n_{ID}). However no correlation was found ($R^2 = 0.07$, $p = 0.26$) between these parameters, likely this was because of the varying density of CTs in our study (one CT per ca. 3–240 km²).

If the average density is 2.6 ind./100 km² (see: Table 6), then up to 21 individuals should inhabit the total area of our study sites (811 km²); this value is less than the number of identified individuals we observed ($n = 50$, see: Table 2). However, it is likely that the total home range of the identified lynx is larger than 811 km². If the density of lynx is relatively consistent across the CEZ then 50 individuals could be expected to inhabit a total area of about 1920 km². Consequently, up to 68 lynx could be on the total territory of Ukrainian CEZ (2600 km²).

Although our study sites occupy about 30% total area of the CEZ area, they do not represent all the ecological conditions/habitats of the CEZ. Habitats are a mosaic of forest and former meadow lands; the forests are of different ages and species composition and the former meadows are actively being colonised by trees and shrubs. The area has a large network of drainage channels, areas of reed beds and river floodplain. In the north-west, south and east of the CEZ, over approximately 1000 km² where we had few CTs sited the forests are largely a monoculture of pine plantations (predominantly *Pinus sylvestris*) with poor undergrowth.

Large areas in the central part of the CEZ are relatively dry former agricultural land with pine and birch reforestation and again we had few CTs in these habitats; there are few data relating to lynx from such habitats. If lynx abundance depends on the prey abundance, and the later in turn depends upon the richness of plant forage, it is likely that there could be a lower density of lynx in the habitats in these unstudied areas.

The lowest estimations of the lynx in Europe range from 0.4 to 1.0 individuals/100 km² [Belotti *et al.* 2015; Matyushkin & Vaisfeld 2003]. In order to avoid overestimation we assumed 3–7 lynx represent the population of the remaining unstudied territories (680 km²). Therefore, we suggest that at least 53–57 lynx could live in the CEZ territory.

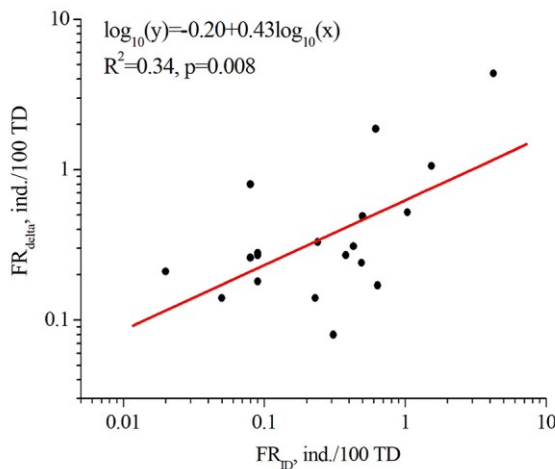


Fig. 8. Relationship between the difference ($FR_{delta} = FR_{all} - FR_{ID}$) on the frequency of records of identified individuals (FR_{ID}).

Рис. 8. Залежність різниці між частотою реєстрації всіх і лише ідентифікованих особин ($FR_{delta} = FR_{all} - FR_{ID}$) і частоти реєстрації ідентифікованих особин (FR_{ID}).

Our estimates (ca. 53–57 (potentially up to 68) individuals) are based on the data from studies which were not designed for this purpose. In the Belarussian part of the exclusion zone up to 40 lynx were recorded in the mid-2000s [Deryabina 2008]; compared to these data our estimates seem reasonable. Large-scale, long-term lynx-oriented studies are necessary to provide better estimates for the CEZ region. However, it is currently reasonable to state that the CEZ has become important for the Eurasian lynx in Polissia region and plays a significant role in its recovery in this part of Europe. The CEZ Eurasian lynx local population has become one of the most densely populated in Ukraine [Shkvyrja & Shevchenko 2009; Zhyla 2021]. Establishment, in 1986, of a *de facto* reservation of 2600 km² in Ukraine and 2170 km² in adjoining Belarus has created favourable conditions for lynx recovery and demonstrates the conservation benefits that even unmanaged rewilding can achieve.

Acknowledgments

The study footage was obtained in the framework of several projects: UNEP-GEF project ‘Conserving, Enhancing and Managing Carbon Stocks and Biodiversity in the Chernobyl Exclusion Zone’ (2012–2018); TREE project (2014–2016, <http://tree.ceh.ac.uk>), funded by the United Kingdom Natural Environment Research Council, the Environment Agency and Radioactive Waste Management Ltd.; and REDFIRE project (2016–2017, <https://ceh.ac.uk/redfire>), funded by the United Kingdom Natural Environment Research Council. The authors are grateful to Eugene Gulyaichenko for the assistance during the fieldwork. Some camera traps, footage and field observations were kindly provided by Denis Vyshnevskiy (Chornobyl Radiation and Ecology Biosphere Reserve).

References

- Barnett, C. L., S. Gashchak, C. Wells, E. Gulyaichenko, M. D. Wood, N. A. Beresford. 2022. Motion-activated camera trap images of wildlife from the Red Forest, Chornobyl, Ukraine, 2016–2017. *NERC EDS Environmental Information Data Centre*, [Dataset].
- Belotti, E., N. Weder, L. Bufka, A. Kaldhusdal, H. Küchenhoff, [et al.] 2015. Patterns of Lynx predation at the interface between protected areas and multi-use landscapes in Central Europe. *PLoS ONE* **10** (9): e0138139. [CrossRef](#)
- Beresford, N. A., C. L. Barnett, S. Gashchak, V. Kashparov, S. Kireev, [et al.]. 2021. Wildfires in the Chernobyl Exclusion Zone – risks, consequences and management. *Integrated Environmental Assessment and Management*, **17** (6): 1141–1150. [CrossRef](#)
- Bluzma, P. 2003. Lynx of Eurasia: Lithuania. In: Ye. Matyushkin, M. Vaisfeld (eds). *The Lynx. Regional Features of Ecology, Use and Protection*. Nauka, Moscow, 105–117. [In Russian]
- Deryabina, T. G. 2008. Distribution and number of the large mammals (bison, bear, lynx, badger) included into the Red Book of Belarus Republic in the territory of Paliessie State Radiation and Ecology Reserve. In: G. V. Antsipov (ed.) *Faunal studies in Paliessie State Radiation and Ecology Reserve*. Institute of Radiology, Homel, 19–35. [In Russian]
- Deryabina, T. G., S. V. Kuchmel, L. L. Nagorskaya, T. G. Hinton, J. C. Beasley, [et al.]. 2015. Long-term census data reveal abundant wildlife populations at Chernobyl. *Current Biology*, **25**: R811–R826. [CrossRef](#)
- Filla, M., J. Premier, N. Magg, C. Dupke, I. Khorozyan, [et al.]. 2017. Habitat selection by Eurasian lynx (*Lynx lynx*) is primarily driven by avoidance of human activity during day and prey availability during night. *Ecology and Evolution*, **7** (16): 6367–6381. [CrossRef](#)
- Gaschak, S. P. 2008. About an experience of automatic photography of wild animals in Chornobyl zone. In: Zagorodniuk, I. (ed.). *Rare Theriofauna and Its Conservation*. Luhansk, 28–36. (Series: Proceedings of the Theriological School; Vol. 9). [In Ukrainian]
- Gashchak, S. P., Y. O. Gulyaichenko, N. A. Beresford, M. D. Wood. 2016. Brown bear (*Ursus arctos* L.) in Chernobyl exclusion zone. *Proceedings of Theriological School*, **14**: 71–84. [CrossRef](#)
- Gashchak, S. P., Y. O. Gulyaichenko, N. A. Beresford, M. D. Wood. 2017. European bison (*Bison bonasus*) in the Chornobyl exclusion zone (Ukraine) and prospects for its revival. *Proceedings of Theriological School*, **15**: 58–66. [CrossRef](#)
- Gashchak, S. P. 2018. Vertebrates of Chornobyl zone (Chornobyl radiation and ecological biosphere reserve) included into Red list of Ukraine (2009). In: *Problems of the Chornobyl exclusion zone*. Slavutych, **18**: 5–54. [In Russian]
- Gashchak, S., S. Paskevich. 2019. Przewalski’s horse (*Equus ferus przewalskii*, Poljakov, 1881) in Chornobyl exclusion zone 20 years after introduction: number, population structure and distribution. *Theriologia Ukrainica*, **19**: 80–100. [CrossRef](#)
- Gashchak, S. P., D. O. Vyshnevskiy, O. O. Zalisky. 2006. *Vertebrate Fauna of the Chornobyl Exclusion Zone (Ukraine)*. Publishing House of ChTsPyABRVR, Slavutych, 1–100. [In Ukrainian]
- Gashchak, S., S. Paskevych, E. Gulyaichenko, D. Vyshnevskiy, C. L. Barnett, N. A. Beresford. 2022. Motion-activated camera trap images of Eurasian Lynx in the Ukrainian Chornobyl Exclusion Zone, 2013–2018. *NERC EDS Environmental Information Data Centre* [Dataset] [CrossRef](#)
- Dufa, M., M. Bojda, D. B. H. Chabanne, P. Drengubiak, H. Luboslav, [et al.]. 2021. Multi-seasonal systematic camera-trapping reveals fluctuating densities and high turnover rates of Carpathian lynx on the western edge of its native range. *Scientific Reports*, **11**: 9236. [CrossRef](#)
- Heptner, V. G., N. P. Naumov. 1972. *Mammals of the Soviet Union. Volume 2, Issue 2. Carnivores (Hyenas and Cats)*. Vysshiaia Shkola, Moscow, 1–552. [In Russian]
- Jedrzejewski, W., B. Jedrzejewska, H. Okarma, K. Schmidt, A. N. Bunevich, L. Milkowsky. 1996. Population dynamics (1869–1994), demography, and home ranges of the lynx in Bialowieza Primeval Forest (Poland and Belarus). *Ecography*, **19** (2): 122–138. [CrossRef](#)
- Jedrzejewski, W., K. Schmidt, L. Milkowsky, B. Jedrzejewska, H. Okarma. 1993. Foraging by lynx and its role in ungulate mortality: the local (Bialowieza Forest) and the Palaearctic viewpoints. *Acta Theriologica*, **38** (4): 385–403. [CrossRef](#)
- Jedrzejewski, W., K. Schmidt, H. Okarma, R. Kowalczyk.

2002. Movement pattern and home range use by the Eurasian lynx in Białowieża Primeval Forest (Poland). *Annales Zoologici Fennici*, **39**: 29–41.
- Kirikov, S. V. 1960. *Changes of Fauna in Natural Areas of the USSR (in the 13th–19th centuries)*. Forestlands and Forest Tundra. Publishing House of the USSR Academy of Sciences, Moscow, 1–158. [In Russian]
- Kozlo, P. G. 2003. Lynx of Eurasia: Byelorussia. In: Ye. Matyushkin, M. Vaisfeld (eds). *The Lynx. Regional Features of Ecology, Use and Protection*. Nauka, Moscow, 118–137. [In Russian]
- Kuchmel, S. V. 2008. Species composition of mammals of Orders Insectivora, Lagomorphs, Carnivorans, Rodents and Odd-toed Ungulate in Paliessie State Radiation and Ecology Reserve. In: G. V. Antipov (Ed.) *Faunal studies in Paliessie State Radiation and Ecology Reserve*. RNIUP Institute of Radiology, Homel, 38–64. [In Russian]
- LIFE Lynx. Project (LIFE16 NAT/SI/000634, 01/07/2017 – 31/03/2024): Preventing the Extinction of the Dinaric-SE Alpine Lynx Population Through Reinforcement and Long-term Conservation. <https://www.lifelynx.eu/biology/>
- Matyushkin, Ye. N., M. A. Vaisfeld. 2003. *The Lynx. Regional Features of Ecology, Use and Protection*. Nauka, Moscow, 1–523. [In Russian]
- Mayer, K., E. Belotti, L. Bufka, M. Heurich. 2012. Dietary patterns of the Eurasian lynx (*Lynx lynx*) in the Bohemian forest. *Saugetierkundliche Informationen*, **8** (45): 447–453.
- Naidenko, S.V. 2019. *Reproduction Biology of Felids: Mechanisms for Increase of the Reproduction Success*. Association of scientific issues KMK, Moscow, 1–192. [In Russian]
- Marynych, A. M. et al. (eds). 1985. *Nature of Ukrainian SSR. Landscapes and Physical-Geographical Zoning*. Naukova Dumka, Kyiv, 1–224. [In Russian]
- Okarma, H., W. Jędrzejewski, K. Schmidt, R. Kowalczyk, B. Jędrzejewska. 1997. Predation of Eurasian lynx on roe deer and red deer in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Acta Theriologica*, **42** (2): 203–224. [CrossRef](#)
- Podolski, I., E. Belotti, L. Bufka, H. Reulen, M. Heurich. 2013. Seasonal and daily activity patterns of free-living Eurasian lynx *Lynx lynx* in relation to availability of kills. *Wildlife Biology*, **19** (1): 69–77. [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](#)
- Savitsky, B. P., S. V. Kuchmel, L. D. Burko. 2005. *Mammals of Belarus*. (Ed.) Savitsky, B. P. Publishing Center of Belarus State University, Minsk, 1–319. [In Russian]
- Sidorovich, V. E. 2006. Relationship between prey availability and population dynamics of the Eurasian lynx and its diet in northern Belarus. *Acta Theriologica*, **51**: 265–274. [CrossRef](#)
- Shkvyria, M. G., L. S. Shevchenko. 2009. Lynx. *Lynx lynx*. In: I. A. Akimov (Ed.) *The Red Data Book of Ukraine. Animals*. Hlobalkonsaltnyh, Kyiv, 546. [In Ukrainian]
- Schmidt, K. 1998. Maternal behaviour and juvenile dispersal in the Eurasian lynx. *Acta Theriologica*, **43**: 391–408. [CrossRef](#)
- Schmidt, K. 2008. Behavioural and spatial adaptation of the Eurasian lynx to a decline in prey availability. *Acta Theriologica*, **53**: 1–16. [CrossRef](#)
- Smith, R. K., N. V. Jennings, S. Harris. 2005. A quantitative analysis of the abundance and demography of European hares *Lepus europaeus* in relation to habitat type, intensity of agriculture and climate. *Mammal Review*, **35** (1): 1–24. [CrossRef](#)
- Sokur, I. T. 1961. *Historical Changes and Use of Mammals Fauna in Ukraine*. AS Ukr. SSR, Kyiv, 1–84. [In Ukrainian]
- Weingarth, K., C. Heibl, F. Knauer, F. Zimmermann, L. Bufka, M. Heurich. 2012. First estimation of Eurasian lynx (*Lynx lynx*) abundance and density using digital cameras and capture–recapture techniques in a German national park. *Animal Biodiversity and Conservation*, **35** (2): 197–207. [CrossRef](#)
- Wood, M. D., N. A. Beresford. 2016. The wildlife of Chernobyl: 30 years without man. *The Biologist*, **63** (2): 16–19. <https://t.co/0IKjXLcif3>
- Zhyla, S. M. 2002. Bobcat in the Ukrainian Polissia: Population status and distribution. *Visnyk of Lviv University. Biology*, **30**: 61–64. [In Ukrainian]
- Zimmermann, F., C. Breitenmoser-Wursten, U. Breitenmoser. 2007. Importance of dispersal for the expansion of a Eurasian lynx *Lynx lynx* population in a fragmented landscape. *Oryx*, **41** (3): 358–368. [CrossRef](#)



THE SIBERIAN FLYING SQUIRREL (*PTEROMYS VOLANS*) IN SOUTH OF EASTERN EUROPE: DISTRIBUTION BOUNDARIES AND ITS CHANGES

Igor Zagorodniuk 

Key words

flying squirrel, geographic range, distribution boundaries, Eastern Europe

doi

<http://doi.org/10.15407/TU2308>

Article info

submitted 05.05.2021
revised 27.01.2022
accepted 30.06.2022

Language

Ukrainian, English summary

Abstract

Information on the former and current distribution of the Siberian flying squirrel on the plains of Eastern Europe was analysed, with special attention to the south-western segment of the species range, which in ancient times entered the territory of Ukraine (in the sense of its modern borders). The study, as a starting point of analysis, is based on the reports of researchers of the 18th and 19th centuries (mainly J. Güldenstedt and D. Bagaliy), repeated in a number of later publications, about the findings of the species in Sumy Oblast and its probably wider distribution in Polissia, in the Forest Steppe, or even in Podillia. Detailed descriptions of all former and modern records of the species with a cadastre of locations are given. This cadastre covers the entire south-western segment of the area, including the Dnipro and Volga basins. Information on finds of the species in the region is summarized in two sets of data, before and after 1960; they are all marked on the respective maps. The points of finds of the species are unevenly distributed, which may indicate unequal availability of data from different regions. However, the author believes that such unevenness is related to the peculiarities of the distribution of the species, since the absence of the species was shown for some of the locations in the data-absence zones, despite its detailed searches, and the dynamics of distribution limits were shown for some places. The south-western segment of the range of the flying squirrel can be described as a continuous wedge, in which the south-western border runs through the territory of Belarus along its north-eastern borders and the corresponding parts of neighbouring countries, through Polotsk, Baran, further along the border from the Russian Federation to Trubchevsk and further to the Bryansk Forest reserve, which is the southernmost location of the species. The eastern border of this segment goes to the Volga, reaching it in the area of Nizhny Novgorod, however, data indicate a large winding of the range boundary in this part to the north, to Safonovo, Rzhev, Mozhaik, Obninsk, Pushchino and further to Ryazan. In Pushchino, the species is listed as an introducer. This loop of geographic range may indicate the isolated status of the western segment, from Berezina in the west to Desna in the east. It is assumed that this area of the range was formed as a result of the recent (15–18 centuries) expansion of the distribution limits of the species and their new reduction over the last 100 years (19–20 centuries), with a rate of reduction of about 100–160 km per century. There is a high probability of finding the species in the north-east of Ukraine.

Affiliations

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

Correspondence

Igor Zagorodniuk; National Museum of Natural History, NAS Ukraine; 15 Bohdan Khmelnytsky Street, Kyiv, 01030 Ukraine
e-mail: zoozag@ukr.net
orcid: 0000-0002-0523-133X

Cite as

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

Політуха сибірська (*Pteromys volans*) на півдні Східної Європи: межі поширення та їх зміни

Ігор Загороднюк

Резюме. Проаналізовано відомості про колишнє і сучасне поширення політухи сибірської на рівнинах Східної Європи з особливою увагою до південно-західного сегменту видового ареалу, який у давні часи заходив на територію України (в розумінні сучасних її меж). Дослідження в якості вихідної точки аналізу спирається на повідомлення дослідників 18–19 ст. (переважно Й. Гюльденштедт та Д. Багалій), повторені в низці пізніших видань, про знахідки виду на Сумщині та ймовірно більш широке його поширення на Поліссі, в Лісостепу або навіть Поділлі. Наведено детальні описи всіх давніх і сучасних вказівок виду з кадастром місцезнаходжень. Цей кадастр стосується всього південно-західного сегменту ареалу, включно з басейнами Дніпра та Волги. Відомості про знахідки виду в регіоні узагальнено двома масивами — до 1960 р. і після; всі вони позначені на відповідних мапах. Пункти знахідок виду розподілені нерівномірно, що може свідчити про неоднакову доступність даних з різних регіонів. Проте, автор вважає, що така нерівномірність пов'язана з особливостями поширення виду, оскільки для частини місцезнаходжень в зонах відсутності даних було показано відсутність виду, попри його детальні пошуки, а для окремих місць показано динаміку меж поширення. Південно-західний сегмент ареалу політухи може бути описаний як суцільний клин, в якому південно-західна межа проходить по території Білорусі уздовж її північно-східних кордонів та відповідних частинах суміжних країн, через Полоцьк, Барань, далі уздовж кордону з РФ до Трубчевська і далі до заповідника Брянський Ліс, який є найпівденнішим місцезнаходженням виду. Східна межа цього сегменту прямує до Волги, сягаючи її в районі Нижнього Новгороду, проте дані свідчать про великий вигин межі ареалу в цій частині на північ, до Сафонова, Ржева, Можайська, Обнінська, Пушкіно і далі на Рязань. В Пушкіно вид вказаний як інтродуцент. Ця петля ареалу може свідчити про ізолюваний статус західного сегменту, від Березіни на заході до Десни на сході. Припускається, що ця область ареалу сформувалася в результаті недавнього (15–18 ст.) розширення меж поширення виду і нового їх скорочення за останні 100 років (19–20 ст.), з темпом скорочення близько 100–160 км за століття. Існує висока ймовірність виявлення виду на північному сході України.

Ключові слова: політуха, географічний ареал, межі поширення, Східна Європа.

Вступ

Практика теріологічних досліджень в Україні у частині, пов'язаній із фауністикою та ареалогією, упродовж десятиліть, а надто після серії фундаментальних зведень про склад фауни [Korneev 1952; Tatarynov 1956; Sokur 1960] полягала у деталізації знань і уточненні складу локальних фаун та меж поширення окремих видів. Такі деталізації та уточнення формально й неформально відповідали ідеям незмінності теріофауни. Праця І. Сокура «Історичні зміни та використання фауни ссавців України» [Sokur 1961] залишилася непоміченою, як і праці С. Кірікова, серед них — «Зміни тваринного світу в природних зонах СРСР (XIII–XIX ст.)» [Kirikov 1960] та «Промислові тварини, природне середовище та людина» [Kirikov 1966]. А зміни були до того і йшли після того, і тепер йдуть, що не раз ставало предметом уваги й автора [Zagorodniuk 2006, 2014, 2019]. Колишню наявність і зникнення якогось з видів звичайно важко обговорювати через брак даних. Надто це стосується часів недавнього минулого, які випадають з поля зору палеонтологів, проте вже недосяжні для неонтологів. Реконструкції можуть бути успішними, якщо подія була не дуже давньою, вид є примітним, а час його існування охоплений літописними або науковими джерелами.

Власне, на цьому побудовані цитовані дослідження І. Сокура та С. Кирикова, подібні підходи використав і автор, зокрема у аналізі минулого поширення в Україні сіноставця [Zagorodniuk 2016]. Так само загадковим звіром минулого є росомаха, яку згадує М. Левченко [Levchenko 1882] з описом факту нападу цього хижака на волів близько 1860 р. («років 20 тому») в «Радомишльському повіті», що на Житомирщині. Відомості про росомаху на Канівщині наводить К. Кесслер [Kessler 1872; цит. за: Sokur 1961].

Одночасно І. Сокур згадує вказівку політухи для Сумщини за літописними джерелами II пол. XVIII ст. [Sokur 1961]. В огляді історичних відомостей про фауну Російської імперії Е. Замисловський цитує Гюльденштедта: «Очень вѣроятно, что летучая бѣлка, называемая иначе летягою или полетухою, *Pteromys volans*, также водилась прежде въ нашихъ губерніяхъ (Подольской, Волынской, Киевской, Черниговской, Полтавской)» [Zamyslovsky 1884: 255–256], те саме, але з меншою деталізацією, вказує Кесслер [Kessler 1851: 40]. У зоологічних колекціях цей вид з теренів України також не відомий, ні в сучасних межах, ні в колишніх більш широких, включно з Брянщиною, Гомельщиною та Вороніжчиною.

Аналізу й реконструкції колишнього поширення цього унікального виду дендрофільних гризунів і присвячено авторську розвідку¹.

Історичні відомості та згадки для теренів України

Єдиною історичною довідкою про вид в Україні є стислий нарис в монографії І. Сокура [Sokur 1961] з посиланням на Д. Багалія [Bagaliy 1887], який тут наведено у повному обсязі. Фактично це вся інформація, що існує на сьогодні стосовно України:

«Летюча білка — *Pteromys volans*. Летюча білка (летяга) поширена в лісових областях Північної Європи, Сибіру, Північної Монголії і Північного Китаю. На території України в наш час не живе. Викопних залишків її також не знайдено. Єдиним доказом існування летяги на Україні в минулі часи є твердження Д. Багалія (1887), який посилався на «Хронологическо-географическое описание Слободско-Украинской губернии 1767–1777 гг.», в якому для лісів Сумського комісарства (курсив мій — І. З.) зазначається в числі інших звірів і летюча білка. В наші часи летюча білка зустрічається в центральних районах Білорусії, а зовсім недавно її відмічали у Брянській, Орловській, Московській та інших суміжних областях (Огньов 1940)². Цілком можливо, що вона існувала в недавньому минулому і на території північних районів українського Полісся. Немає сумніву, що основною причиною її зникнення на Україні є зменшення лісових територій. Крім того, в межах українського Полісся проходила південна межа її ареалу, тому незначне погіршення умов існування викликало повне зникнення цієї білки.» (с. 18).

Важливо уточнити: «Сумське комісарство» — це одне з 5 комісарств (Сумське, Білопільське, Лебединське, Межиріцьке, Миропільське) у складі Сумської провінції, що входила до складу Слобідської Української губернії (існувала у 1765–1780 рр.). Тобто це приблизно та сама територія, що й територія сучасного Сумського району. Відомо, що наступник провінції — Сумський повіт (створений у 1870 р. у складі Харківської губ.) мав площу 290,5 тис. десятин, а ліси займали 40,0 тис. десятин, і більша їх частина була зосереджена на берегах р. Псел³. Тобто, мова має йти про прирічкові ліси, що характерно для виду (соснові ліси з домішкою осики). Дмитро Багалій [Bagaliy 1887: 8] дослівно пише таке (рис. 1):

въ Харьк. комисарствѣ по лѣсамъ встрѣчались волки, зайцы, дикія козы, а мѣстами, хотя и рѣдко, медвѣди, лисицы и куницы; въ ольшанскомъ—медвѣди, волки, зайцы, лисицы, бѣлки, дикія козы, горностаи; въ сумскомъ—волки, лисицы, зайцы, дикія козы, летучія бѣлки и въ незначительномъ числѣ медвѣди, горностаи, куницы, а вблизи водъ выдры; въ изюмскомъ—медвѣди, волки, ли-

Рис. 1. Фрагмент опису фауни Сумського комісарства у Д. Багалія [Bagaliy 1887] зі згадкою політух («летучія бѣлки»).

Fig. 1. A fragment of the description of the fauna of the Sumy Commissariat by D. Bagaliy [1887] with the mention of the politukha ("flying squirrels").

¹ Цей огляд задумано і в чорнетці написано давно, а стимулом до його завершення стали пропозиції колеги J. Kurhinen щодо підготовки загального спільного огляду, проте ця ідея згасла не з ініціативи автора. Новим поштовхом стала серія унікальних знахідок і ефектних описів виду на північному сході Білорусі, що здійснено в рамках проекту «супергризун». Його підсумки представлено у попередньому томі, і автор мав намір не тільки запропонувати таку публікацію і бути її редактором, але й дати їй пріоритет.

² Мова про 4-й том видання «Звери Восточной Европы и Северной Азии» [Ognev 1940].

³ Вікіпедія з посиланням на нарис «Сумы» в енциклопедії Брокгауза та Ефрона (1890–1907, том 82).

Всі подальші відомі у наукових зведеннях згадки про цей вид узагальнено в огляді таксономії немишовидих гризунів, включно з видами, що відомі «за літописними джерелами чи давніми публікаціями» [Загороднюк 2009]. За цим оглядом маємо лише набір назв виду (всі такі публікації були без вказівок на фактичні знахідки):

«*Pteromys volans* (Linnaeus, 1758) — летяга звичайна. [...] Наукові назви: *Sciuropterus russicus* Tiedem. (Шарлемань, 1927), *Pteromys volans* (Сокур, 1961; Маркевич, Татарко, 1983; Загороднюк, 1998, 1999, 2004; Царик та ін., 2003). Українські назви: політуха (Шарлемань, 1927; Жарський, 1938), летюча білка (Сокур, 1961), летяга звичайна, полетуша (Маркевич, Татарко, 1983), летяга звичайна (Загороднюк, 1999, 2004; Царик та ін., 2003).» [Загороднюк, 2009].

Надалі було уточнено українську назву роду з позначенням біномену як «політуха сибірська» [Zagorodniuk & Emelyanov 2012], а номен «літяга, або летяга» залишено за родом *Glaucomys*.

Отже, вид відомий в Україні лише для Сумщини і лише за літописними джерелами II половини XVIII ст. [Sokur 1961]. У викопному стані з місцезнаходжень в Україні *Pteromys* невідомі [Rekovets 1994]. В оглядах ссавців Чернігівщини [Charlemagne 1936], суміжної з Сумщиною та згаданою далі Брянщиною, вид не вказано. Вид має широкий ареал і диференційований на серію підвидів [Gromov & Erbaeva 1995]. Східноєвропейські популяції відносять до форми *Pteromys volans ognevi* Stroganov, 1936; типи якої походять з окол. оз. Пено біля витоку р. Волга в «Західній обл.» (= Осташковський р-н Тверської обл.) [Stroganov 1936].

Огляд знахідок на порубіжжі

На початку XX ст. були згадки лише за межами України, зокрема в Білорусі, на Брянщині та Орловщині [Ognev 1940]. Щодо Білорусі докладний огляд представлено у І. Сержаніна [Serzhanin 1961: 145–146]. Цей дослідник подає (з посиланнями на джерела) відомості про знахідки виду в різних частинах Білорусі і в різні часи. Серед них давні знахідки в Могильовській губ., на Березині та біля Борисова, а також вказівки О. Нікольського на наявність цього виду на Поліссі [Nikolsky 1899]⁴. Зокрема, за О. Нікольським, єдиною відомою знахідкою для Полісся, є описаний Б. Дибовським (1877) факт, що «п. Ванкович доправив до Варшавського музею екземпляр політухи, вбитої в околицях Борисова Мінської губ.» [Nikolsky 1899: 19]. Тобто, мова йшла про район, віддалений на північний схід від Мінська.

У згаданому огляді І. Сержаніна серед давніх згадок важливою є інформація про те, що вид став рідкісним ще на початку XX ст. і вже тоді, починаючи з праць А. Федюшина 1928–1929 рр., був відомий лише на північному сході Білорусі, у межах Вітебської та Могильовської областей. Загалом на час огляду І. Сержаніна було відомо близько 15 вказівок, всіх їх узагальнено далі у відповідних розділах. У сучасних фауністичних оглядах щодо ссавців Білорусі вид вказують лише для півночі Білорусі [Savitsky et al. 2005].

Щодо знахідок на Брянщині та Орловщині відомо наступне (за: [Ognev 1940: 296]):

«Орловська губ., Карачевський повіт», з посиланням на «Кесслер 1858» та «С. Н. Горбачев 1925». Знахідка Кесслера — 1 екз. з II половини жовтня 1851 р.; посилання на Горбачева (Природа Орловского края 1925, с. 452) стосується того ж Карачевського повіту, але 1856 р. (тушка в кабінеті, найімовірніше з колекцій А. С. Тарачкова); нині це Брянська область.

Летяга (*Pteromys volans* L.).

Въ прежнее время встрѣчалась въ хвойныхъ лѣсахъ Полѣсья, теперь же составляетъ тамъ рѣдкость. По словамъ Дыбовскаго ¹⁾, г. Ванковичъ доставилъ въ Варшавскій музей екземпляръ летяги, убитой въ окрестностяхъ Борисова Минск. губ.

Рис. 2. Опис політухи («летяги») у праці О. Нікольського [Nikolsky 1899].

Fig. 2. Description of the politukha ("letyaga" = flying squirrels) in work by O. Nikolsky [1899].

⁴ Ця праця важкодоступна. Її назва така: «Животный миръ Полѣсья», а текст опубліковано як додаток до «Очерку работъ Западной экспедиции по осушению болотъ (1873–1898). Министерство земледѣлія и гос. имуществъ. СПб, 217–284.» [автор отримав відбиток зі сторінками № 1–70, від А. Саварина].

Колега Е. Ситникова [Sitnikova 2004] дає детальний огляд знахідок на Брянщині (згадуючи частково і суміжні території) та карту з роздільним позначенням старих (до 1950) та новіших знахідок (разом близько 10). Опис відомостей щодо Брянщини у неї такий⁵:

«**Розповсюдження у Брянській області.** В області політуху на південному кордоні ареалу в XIX ст. відмічено в лісах Карачівського р-ну [Горбачев 1925]. На початку XX ст. зустрічалася у Свенському, Білоберезькому та Карачизько-Крилівському лісництвах (Брянський р-н), в Акулицькій та Клітнянській лісових дачах (Клітнянський р-н) [Юргенсон 1931; Граве 1933; Меландер *et al.* 1935; Меландер, 1938]. У 1980-ті рр. політуху зафіксовано в Дятьківському р-ні, а також у північній та північно-східній частині Брянського р-ну [Лавров 1983]. Взимку 2002 р. знайдено дупло, яке використовується політухою, на лівому березі р. Десна у парку «Солов'ї» (м. Брянськ) [Шумик, особ. повід.]. Влітку 2003 р. на території заповідника «Брянський ліс» (Суземський р-н) виявлено два жилі дупла, які, очевидно, використовуються саме політухою (Ситникова, неопубл. дані). На суміжній території на початку XX ст. політуха зустрічалася у лісах Рославльського (Смоленська обл.) та Сухиницького р-нів (Калужська обл.) [Граве 1933]. Нині у Смоленській обл. мешкає у північних р-нах [Красная книга Смоленской обл. 1997]. У Білорусії зустрічається у Вітебській та Могильовській обл., але дуже рідко [Сержанин 1961]».

Найбільший «вал» повідомлень (без публікацій у наукових виданнях) стався стосовно реєстрацій політух фотопастками в кількох районах Вітебської області [Kitel & Abramchuk 2017]. В огляді, розміщеному в Інтернет-виданні «Фауна Беларуси», авторами згадано кілька давніших знахідок, серед них «Гон, в котором участвовало 5 летяг, наблюдали в Пальминском лесничестве Городокского лесхоза днем 19 марта 1972 г.» та «В Суражском и Оршанском лесхозах занятые летягами дупла чаще всего располагались в осинах, реже — в березах и ольхах на высоте от 0,8 до 16 м (чаще 6–10)», без дати [Kitel & Abramchuk 2017].

«В Беларуси в 19 в. летяга встречалась во многих местах. В 1920–40 гг. она была отмечена только в Витебской и Могилевской областях, а в настоящее время сохранилась, видимо, лишь в восточных районах Витебской области. В 1960–98 гг. сообщения о встречах летяги поступали из Городокского, Витебского, Лиозненского, Оршанского, а также Полоцкого и Россонского районов. До настоящего времени встречалась только на северо-востоке республики в Лиозненском районе», а далі: «В 2016 г. были обнаружены следы обитания летяг, а в апреле 2017 орнитологи Д. Китель и А. Абрамчук, в ходе экспедиции изучения редких видов фауны и флоры обнаружили не менее 8 мест обитания летяги в Городокском р-не и сумели сфотографировать зверька. Всего за несколько дней в Городокском и Витебском р-нах было выявлено более 30 мест обитания летяги, что позволяет предположить о более массовом ее распространении, чем считалось ранее.»

Згодом, на початку 2020 р. тими самими дослідниками повідомлено, що місць виявлення вже 80, всі в двох згаданих лісгоспах — Городокському та Суражському (відомості від А. Абрамчука на вебсайті агентства «Новости Беларуси» за 24.01.2020 (<https://bit.ly/2SvGjIL>)). Ця історія засвідчила, що вид може десятиліттями залишатися невідомим фахівцям і навіть лісникам, попри його поширеність, через прихований спосіб життя. За наполяганням автора цього огляду, білоруські колеги підготували повноцінну статтю про поширення, особливості екології та потреби й заходи з охорони цього рідкісного виду в Білорусії, яку опубліковано у попередньому томі *Theriologia Ukrainica* [Abramchuk 2021]. Це стало вагомим внеском у пізнання поширення й екології виду на заході його ареалу.

Східніше Брянщини та Смоленщини вид є, але не всюди, ареал тут не суцільний. На Нечорнозем'ї й на Вороніжчині його не відмічено в огляді Барабаша-Нікіфорова [Barabash-Nikiforov 1958] (хоча росомаху там наведено). Не наводять вид і в обох виданнях «Червоної книги Калужької області» [Aleksseev 2006; Aleksandrov *et al.* 2017].

Північніше, в басейні ріки Москва вид є більш звичайним. Тут він добре відомий за знахідками в штучних гніздівлях в районі біостанції МДУ, зокрема, протягом 2010–2011 рр. [Avilova & Eremkin 2013]. Як відомо, під Звенигородом існує популяція, утворена особинами, завезеними з Далекого сходу на Звенигородську біостанцію, і ця популяція розселяється, що

⁵ Цифрові посилання на джерела, подані в оригіналі, тут змінено на прямі.

підтверджують матеріали генетичного тестування зразків з Троїцька, здобутих 2010 р. [Babenko & Mescherskiy 2016b]. Ще північніше, на Московщині, вид взагалі демонструє здатності до локальних експансій [Babenko & Mescherskiy 2016a]. А на півдні області (в бік Тули), на Оці, вид відмічений в Приоксько-Терасному заповіднику, щоправда, лише раз, але нещодавно, 2018 року [Khliap & Albov 2019]. Далі на схід, у Рязанській області, вид є в списках фауни і внесений до червоних списків (рішення 2010 р. про категорію «1 — під загрозою знищення»)⁶. Тут вид відомий у північній частини Мещерської низовини, де проходить південна межа ареалу і відомо три знахідки, відмічені на мапі [Onufrenya 2011].

Інша справа — північно-західний кут видового ареалу. Тут вид поширений на тайгових «перешийках» на проміжку між Балтійським і Білим морями [Kurhinen *et al.* 2011; Belkin 2012]. До цього сегменту ареалу тяжіє й нещодавно описана популяція політухи з північно-західної частини Білорусі [Abramchuk 2021].

Кадастр знахідок

Дані показано на мапах (рис. 3–4).

Давні записи (до 1960): Білорусь та Україна

Північно-східна Білорусь. • Вітебська обл., Вітебський округ, 4 лісництва: Руднянське [поставлено точку на «Рудня» Вітебського району], Степановичське [є «Степановичи» в Городокському районі], Островське [Суражський лісгосп, с. Островський (Курино)], Ліозненське [Ліозно] (Serzhanin 1961, неоднозначне цит., але, ймовірно, цит. за: Федюшин 1929); • Вітебська обл., без деталей («В Белоруссии встречается в Витебской ... обл., но очень редка» [Sitnikova 2004, за: Serzhanin 1961]). «Отстреливается охотниками только в Витебской области по несколько десятков ежегодно» [Serzhanin 1961, без посилань на ориг. дані] [на мапі не відмічено]; • Могильовська обл., без деталей («В конце 17 в. она довольно часто встречалась в лесах Могилевской обл.» [Serzhanin 1961, за А. Мейер, 1900–1901], Могильовська обл., без деталей («встречается в ... Могилевской обл., но очень редка» [Sitnikova 2004, за даними з: Сержанин 1961]; • Могильовська обл., без деталей («сохранилась в небольшом количестве в ... Могилевской обл.») [Serzhanin 1961, за даними Федзюшина, 1929]; • Могильовська обл., Белиничське лісництво [Белиничі] («в Могилевском округе показана только для Белиничского лесничества») [Serzhanin 1961, ймовірно, за даними Федзюшина, 1928 або 1929]; • Могильовська обл., [Оршанський лісгосп], [Девіно], Девінське лісництво («летяга редко встречается в Девинском лесничестве; зимой 1929 г. она была найдена [там же?] в ольховом дупле» [Serzhanin 1961, з посиланням на Федзюшина, 1928 та 1929].

Мінська та Сумська області. • Полісся, без деталей, як «встречалась в лесах Полесья») [Serzhanin 1961, з посиланням на Нікольського]; Нікольський дає точно — «м. Борисів», знахідка до 1877 р. [Nikolsky 1899]; • Мінська обл., Борисовський район, м. Борисов, околиця («летягу одного разу здобуто») [Serzhanin 1961, за: Огнев 1940 та Тачановский 1887]; те саме про Борисов — можливо, це також про зразок Тачановського [Serzhanin 1961, за: Шнитников 1913]; • «Березина», здобуто 3 особини; ймовірно, матеріали кінця 19 ст. («в районе Березины» [в Білорусі таку назву мають три річки, що є притоками Дніпра, Північної Двіни і Німана] [Serzhanin 1961, за: А. Валецкий 1884]. Якщо Березина — це Дніпрова притока (що найімовірніше), то мова має йти про Борисов (див. попередній запис) або всю ділянку між Борисов (Мінська обл.) та Бобруйськ (Могильовська обл.); • Сумська обл., Суми («Сумське комісарство, ліси») [Bagaliy 1887; Sokur 1961].

Давні записи (до 1960): Російська Федерація

Смоленський сегмент. • Смоленська обл., Рославльський р-н, поч. XX ст. («встречалась в лесах Рославльского р-на, Смоленская обл.») [Sitnikova 2004, за: Grave 1933]; • Смоленська обл., Бельское, Сльня, Демідов (раніше «Поречье») («Кроме бобра, ... водились ... ныне уже довольно редкие ... грызуны; они и теперь еще попадают в Бельском, Поречском и Ельнинском уездах: белки-летяги (*Pteromys volans*)») [Dobrovolskiy 1916];

⁶ «Постановлением Министерства природопользования и экологии Рязанской области от 2 февраля 2010 г. № 1 утвержден перечень объектов животного и растительного мира, занесенных в Красную книгу Рязанской области.» (online: <https://www.rzn.info/articles/38697.html>)

Брянський сегмент. • Брянська обл. Карачевський район (м. Карачев), («Орловська губ., Карачевський повіт» [Ognev 1940], з посил. на «Кесслер 1858» (знахідка 1851 р.) і «С. Н. Горбачев 1925» (знахідка 1856 р.); • Брянська обл., Брянський р-н, Свень (Свень-Центральна), («Свенское лесничество Брянской обл.») [Sitnikova 2004, за працями 1931–1938 pp.]; • Брянська обл., Білі Береги, селище підпорядковане Фокинському району м. Брянськ («Белобережское лесничество Брянской обл.») [Sitnikova 2004, за працями 1931–1938 pp.]; • Карачиж (мікрорайон), Брянськ («Карачижско-Крыловское лесничество, Брянский р-н» [Sitnikova 2004, за працями 1931–1938 pp.]; нині «Учебно-опытный лесхоз закреплен за Брянским лесохозяйственным институтом»⁷; • Брянська обл., Клетнянський р-н, Акуличі («Акуличская лесная дача, Клетнянский р-н») [Sitnikova 2004, за працями 1931–1938 pp.]; • Брянська обл., Клетнянський р-н, Клетня («Клетнянская лесная дача, Клетнянский р-н») [Sitnikova 2004, за працями 1931–1938 pp.]; Клетня — до 1935 г. Людинка; • Калузька обл., Сухиничський р-н, поч. XX ст. («встречалась в лесах Сухиничского р-на, Калужская обл.») [Sitnikova 2004, за: Grave 1933].

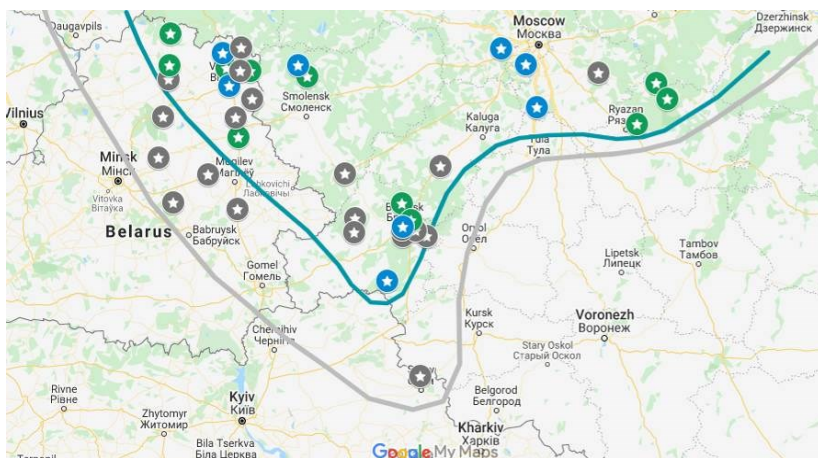


Рис. 3. Розподіл знахідок політухи (модель з рівномірним розподілом, без аналізу місць відсутності виду) для трьох часових зрізів: сірий колір — 1850–1950 pp., зелений — II пол. XX ст., синій — після 2000 р.

Fig. 3. Distribution of records of the flying squirrel (model with continuous range, without analysis of areas where species is absent) in three time slices: grey—finds in 1850–1950, green—II part of XX cent., blue—finds after 2000.

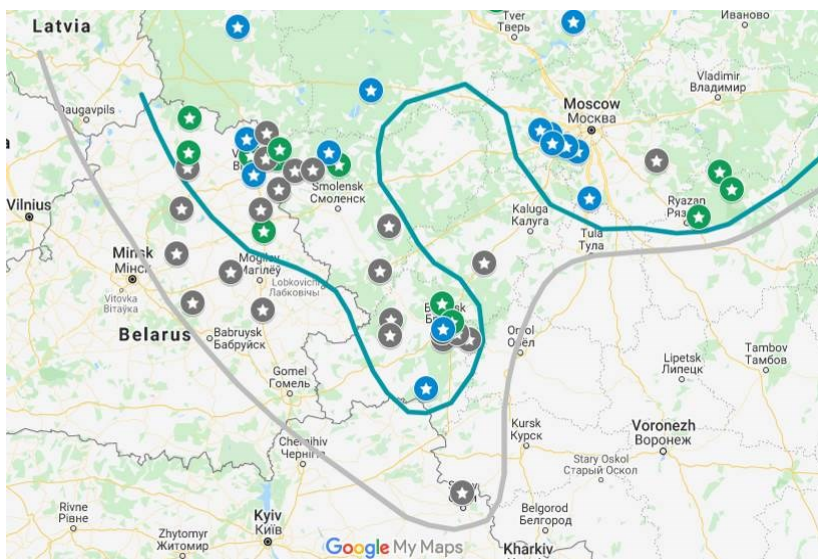


Рис. 4. Розподіл знахідок політухи сибірської та ймовірні межі її поширення для трьох часових зрізів (позначення як на рис. 3), проте з урахуванням відомостей про розрив ареалу і те, що група точок в районі Звенигородської біостанції та в суміжних районах є найзахіднішими для того регіону і утвореними інтродукованими особинами-вселенцями. (Оригінал тут: <https://bit.ly/3C4xs1D>)

Fig. 4. Distribution of records of the Siberian flying squirrel and probable limits of its distribution in three different time sections (designation as in Fig. 3), but taking into account the information about the gap of the range as well as fact that the group of points in the area of Zvenigorod biostation and adjacent areas is the most western in that part of range and formed by alien (introduced) individuals.

⁷ За Вікіпедією: «Карачиж — бывшая деревня в Брянском районе Брянской области, ныне в черте города Брянска». «Карачижско-Крыловское лесничество образовано на базе Карачижско-Крыловской лесной казенной дачи, выделенной в 1870 г. в составе 1-го Брянского лесничества.» (<https://bit.ly/3Btt9LI>).

Новіші записи (після 1960 до 2000): Білорусь та Росія

Білоруський сегмент. • Вітебська обл., Городокський район, Городокський лісгосп, Пальминське лісництво (точка на мапі — на «Пальминка»), 19.03.1972 («Гон, в котором участвовало 5 летяг, наблюдали в Пальминском лесничестве Городокского лесхоза днем 19.03.1972») [Kitel & Abramchuk 2017] (дані явно з інших джерел, проте без посилань); • Вітебська обл., Вітебський р-н, Сураж, Суражський лісгосп, знахідки заселених політухами дупел в осиках, рідше березах та вільхах на висоті 0,8–16 м, без дати [Kitel & Abramchuk 2017] (дані явно з інших і давніх джерел, проте без посилань); • Вітебська обл., Вітебський р-н, Суражський лісгосп, с. Заполье (55.51, 30.7774), 03.04.1996 (здобуто самку з 2 емб., в колекції ЗМ БУ) [Burko & Grichik 2004]; • Вітебська обл., Оршанський р-н, Орша, Оршанський лісгосп (все як у записі «Сураж»), без дати [Kitel & Abramchuk 2017] (дані явно з інших і давніх джерел, проте без посилань); • Вітебська обл., Ліозненський р-н (центр Ліозно), без дет. («В 1960–98 гг. сообщения о встречах летяги поступали из ... Лиозненского [и др.] ... районов») [Kitel & Abramchuk 2017] (дані явно з інших джерел, проте без посилань); • Вітебська обл., Полоцький р-н (центр Полоцьк), без дет. («В 1960–98 гг. сообщения о встречах летяги поступали из ... Полоцкого [и др.] ... районов») [Kitel & Abramchuk 2017] (дані явно з інших джерел, проте без посилань); • Вітебська обл., Россонський р-н (центр Россони), без дет. («В 1960–98 гг. сообщения о встречах летяги поступали из ... Россонского районов») [Kitel & Abramchuk 2017] (дані явно з інших джерел, проте без посилань);

Російський сегмент. • Смоленська обл., північні райони («В настоящее время в Смоленской обл. обитает в северных р-нах») [Sitnikova 2004, за: Kruglov 1997] (в реальності на карті (с. 166) заливка всієї області, без точок і уточнень в тексті; умовно прийнято як північна чверть); • Брянська обл., Дятьковський р-н (центр Дятьково), 1980-ті роки [Sitnikova 2004, з посиланням на: «М. Т. Лавров 1983»]; • Брянська обл., Брянський р-н, північна й північно-східна частини, 1980-ті роки («в северной и северо-восточной части Брянского р-на») [Sitnikova 2004, за: Lavrov 1983]; точку умовно розміщено між сс. Орловські дворики та Журиничі; • Рязанська обл., без деталей; точки на мапі в ЧК області ідентифіковано як 1) с. Дубровичі Рязанського р-ну, 2) с. Неверово Клепиковський р-н, 3) с. Чуліс Клепиковський р-н (в тексті як «северная часть Мещеры»⁸) [Onufrenya 2011].

Найновіші записи (після 2000 року)

Білоруський сегмент. • Вітебська обл., Городокський район («В 2016...2017 ... обнаружили не менее 8 мест обитания летяги в Городокском р-не и сумели сфотографировать зверька») [Kitel & Abramchuk 2017]; • Вітебська обл., Вітебський р-н («В 2016...2017 ... в Городокском и Витебском р-нах было выявлено более 30 мест обитания летяги») [Kitel & Abramchuk 2017].

Російський сегмент (західний). • Смоленська обл., Національний природний парк Смоленське Поозер'я, док. «Кадастровые сведения о национальном парке Смоленское Поозерье», 2011 рік (сайт Парку); • Брянськ, парк Солов'ї («на левом берегу р. Десна в парке «Соловьи», г. Брянск») [Sitnikova 2004, за: Шумик, особ. повід.]. Деталі — «Зимой 2002 г. найдено дупло, используемое летягой» (не сама тварина); • Брянська обл., Суземський р-н, заповідник «Брянський ліс», «Летом 2003 г. ... обнаружены два жилых дупла, по всей видимости, используемые именно летягой» [Sitnikova 2004, за власними даними; повтор тут: Sitnikova & Mishta 2008].

Російський сегмент (східний). • Московська обл., Одинцовський р-н, район біостанції МДУ. («С 1970-х гг. обитает в районе Нижних Дач, занимает искусственные гнездовья для птиц, особенно в сезон размножения. Популяция стабильная, 2010–2011 гг.») [Avalova & Eremkin 2013]; • Московська обл., Серпуховський р-н, с. Данкі, Приоксько-Герасний заповідник, 2018 р. («вид ... замечен в лесу в 2018 г., но пока еще нет достоверных подтверждений этого наблюдения») [Khlyap & Albov 2019]; • Московська обл., Троицьк, 2010 р., знайденим загинлим на дорозі зразок виявився належним до далекосхідної філогенетичної лінії, у 2010–2014 рр. («неоднократно отмечена в окр. Троицка») [Babenko & Meschersky 2016b]; • Московська обл., Нарофомінський район, окол. с. Апрелька (1 км на Зх.), колекція ЗММУ (1 екз.), 9.10.2005 [Babenko & Meschersky 2016b]; • Московська обл., Одинцовський район, окол. с. Подлипки (1 км на Зх.), колекція ЗММУ (1 екз.), 2 мая 2012 г. (Babenko & Meschersky 2016b); • Московська обл., Одинцовський район, окол. Голіцино (східніше і північніше) [Emelyanova 2008]; • Московська обл., Рузський район, окр. с. Новогорбово, заповідник «Озеро Глибоке» (інтродукована форма) [Reshetnikov & Meschersky 2019]; • Тверська обл., Нелідово, ЦЛЗ є не одне фото в мережі (різні джерела).

⁸ Посилання на цитовані праці відповідають проміжку між 1960 та 2004 роками.

Попри загальне скорочення чисельності і меж поширення, надто на заході ареалу, є місця, де вид демонструє успішну інтродукцію або й експансію, при тому в західному напрямку. Подібна ситуація описана для східного сегменту аналізованої тут східноєвропейської частини ареалу (див. рис. 4), зокрема для серії місцезнаходжень у Московській області. Тут відома межа ареалу йшла по північному сході Московщини, проте тепер вид з'явився і на заході області, де його ніколи на відмічали, зокрема в заказнику «Озеро Глибоке» (Рузький р-н). Початок цьому поклала інтродукована на Звенигородській біостанції МДУ популяція, що належить до ендемічної далекосхідної філетичної лінії, і вивчення нуклеотидних ланцюжків гена цитохрому *b* (мДНК), показало їхню тотожність [Reshetnikov & Meschersky 2019]. Ця нова популяція може продовжити розселення на захід в напрямку ареалу аборигенної форми і, як чужорідна форма, вона становить певний рівень загрози місцевій популяції.

Типові біотопи та зміни ареалу

Біотопи та сховища

Всі дослідники сходяться на тому, що вид заселяє переважно широколистяні й мішані ліси, позаяк у тайзі рідкісна і приурочена також до місцезнаходжень з високостовбурними лісами (в Сибіру — модринники). За оглядом С. Огньова [Ognev 1940], типові місця оселення — високостовбурні шпилькові або мішані ліси, часто з модриною. Всі дослідники відмічають особливу роль старих осин як місць оселення й годування. Відомості щодо Карелії також показують залежність частоти виявлення виду від рясноти осики [Belkin 2012].

Детальний аналіз біотопів (виявлено близько 100 місць оселення виду) в Білорусі надано у статті А. Абрамчука [Abramchuk 2021]. За даними цього дослідника, є три ключові фактори в поширенні виду — вік деревостану, видовий склад і повнота деревостану. Найчастіше політуху виявляли у старовікових стиглих і досягаючих лісах, з наявністю листяних порід, насамперед осики, а також вільхи й берези, з повнотою деревостанів не менше 0,6.

Вид заселяє старі дупла дятлів, влаштовані у вільхах, осиках, березах, в осиках — часто на висоті від 3 до 10 м, рідко нижче, у гніздах майже завжди багато куцистих лишайників роду уснея (*Usnea barbata* та *U. longissima*) [Formozov, 1936, цит. за: Ognev 1940]. За Вікіпедією, такі лишайники «виростають на стовбурах і гілках хвойних, рідше — листяних порід, ... особливо розповсюджені в помірній лісовій зоні. Головна умова для розвитку — чисте, не забруднене повітря». Подібних лісів в Україні мало, зокрема й на півночі Київщини, Чернігівщини чи Сумщини, проте такі місцезнаходження є.

Динаміка ареалу

Як показує аналіз розподілу знахідок різного часу, область поширення давніх знахідок (сірий колір на рис. 3–4) охоплює закономірно весь відомий ареал, оскільки вид не переселявся, і тому область сучасного поширення відноситься до області колишнього ареалу. Проте, добре видно, що зона, в якій є тільки давні знахідки, лежить на периферії всього пулу знахідок. Особливо це виразно на західному краю описаного вище сегменту ареалу. Така зона (без перекриття з пізнішими знахідками) формує широку смугу на периферії ареалу. По суті це є зона стискання ареалу, і вона має ширину близько 100–160 км (див. мапу). Східніше (на схід від Калуги) ця зона стискання є значно вужчою або й взагалі відсутня.

Багато дослідників відмічають скорочення ареалу із заходу. Загальним резюме (з відповідними посиланнями, тут вилученими) є таке: «Протягом останнього століття ареал політухи зазнав значного скорочення за рахунок західних периферійних областей (Швеція, Польща, Литва, більша частина Латвії, Естонії та Білорусі). На Кольському півострові вид не зустрічається останні 15 років [дані 2009 р.]. У Фінляндії в поширенні політухи відбулися серйозні зміни у II половині XX ст. ... [внаслідок] знищення придатних для виду місцезнаходжень — високостовбурних мішаних лісів» [Belkin 2012].

Щодо статусу виду в місцях скорочення ареалу. Очевидно, що йде знищення типових для цього виду біотопів — зрілих мішаних лісів. Напевно йде скорочення меж поширення відпо-

відних бореальних природних комплексів внаслідок глобального потепління. Подібні процеси скорочення південної межі ареалу показують моделі, побудовані для вивірки, *Sciurus vulgaris* [Kolomytsev 2012; Kolomytsev & Prydatko-Dolin 2020]. Проте важливим для розуміння динаміки ареалу є ідея того, що скоротилася переважно та частина ареалу, яка була, як можна припустити, лише нещодавно заселена політухою.

На користь цього говорить те, що в давніх працях стосовно природи України згадок цього виду зовсім немає, натомість є чимало згадок про минуле широке поширення степових гризунів, у т. ч. бабака [Pidoplichko 1931], пискухи [Zagorodniuk 2016] та ін. У викопному стані політухи відомі на теренах України тільки з міоцену [Sinitsa 2010]. Огляд літератури про викопних хребетних з України [Kovalchuk 2013] засвідчує відсутність згадок *Pteromys*. Те саме підтверджують й опитані автором колеги-палеонтологи, які знають добре не тільки літературу, але й неопубліковані матеріали (Б. Рідуш, Л. Попова, Л. Рековець, особ. повід.)⁹. Тому можна говорити про те, що сучасний «язик» ареалу, дотичний до України, є наслідком недавнього розселення виду на південь, а не залишком колишнього більш широкого розселення виду з подальшим скороченням меж поширення.

Про нові пошуки

Щодо техніки пошуку

Шансів виявити вид в Україні або в прилеглих районах Білорусі небагато, з огляду на описану динаміку ареалу. Проте, наявність виду на Брянщині дає надію на його виявлення в Східному Поліссі. Сподіватися на пряме спостереження не варто, проте важливо відмітити, що вид відносно нескладно облікувати за послідом, який політухи залишають під деревами (фото є у попередньому томі цього видання: [Abramchuk 2021]). Техніку обліку описано у низці статей [Skarén 1978; Reunanen et al. 2002; Belkin 2012]. Головні особливості такі:

1) облік проводять навесні, у високостовбурових ділянках мішаного лісу, в період між сходженням снігу і інтенсивним ростом трав, звичайно це у березні-квітні. Облік зручно вести уздовж кварталних просік, шляхом огляду прикореневих частин великих дерев (діаметром > 20 см за [Belkin 2012], > 30 см за [Abramchuk 2021]).

2) об'єкт пошуку — екскременти, які виявляти відносно нескладно завдяки характерним формі, розмірам і кольору: вони типової для гризунів жолудеподібної форми, близько 0,5 см довжиною, «складені» купками, з характерним жовтуватим забарвленням;

3) головну увагу під час обліку приділяють огляду осик, проте важливо звертати увагу на берези, ялини та вільхи [Abramchuk 2021]. В Карелії розподіл подібний — одна знахідка на 70 оглянутих осик та 1 на 3491 оглянутих ялин [Belkin 2012]. Очевидно явне переважання у виборі політухами осик, огляду яких і варто приділяти увагу.



Ще однією особливістю виду є використання ним для гнізд кустих лишайників роду уснея, які характерні для пралісів та лісів з чистим повітрям і ростуть на стовбурах та гілках переважно хвойних дерев. Цей факт може сприяти пошуку виду.

Рис. 3. Характерний послід політухи; фото Андрія Абрамчука [за: Abramchuk 2021]; 9.04.2018, окол. оз. Вимна, Городоцький р-н, Білорусь.

Fig. 3. Typical faeces of the flying squirrel, photo by A. Abramchuk [after: Abramchuk 2021]; 9.04.2018, near Vymna Lake, Haradok_District? Belarus.

⁹ Богдан Рідуш (особ. повід.) зазначає щодо можливостей знахідок виду у складі минулих фаун, що «Якщо виддесь і був в інтерстадіали, то в нас дуже мало місцезнаходжень з гризунами, типу Баїру».

Перспективи виявлення в Україні

Наявні на сьогодні дані дозволяють говорити про відносно сталий ареал виду на південно-західному куті його поширення. Ця область напевно сформувалася в результаті відносно недавнього (15–19 ст.) розширення меж поширення виду і нового їх скорочення за останні 100 років, з темпом близько 100–160 км за століття, що порівнянно з темпами експансій інших видів. Це загалом відповідає темпам змін ареалів багатьох інших видів ссавців цього та суміжних регіонів [Zagorodniuk 2019]. Дослідження дозволяє припустити високу ймовірність знахідок виду в Україні в межах найбільш північних районів Чернігівщини та Сумщини, насамперед на ділянці лісових масивів між Добрянкою та Путивлем.

Це мають показати подальші дослідження. Звернення до мисливствознавців і лісників, що працюють на півночі Чернігівщини (О. Вобленко, на прохання автора), виявилось безрезультатним: опитані співробітники лісових господарств подібне не спостерігали (проте очевидно, що до цього й не шукали). Нічого подібного не виявлено і в Центральному Поліссі (С. Жила, особ. повід.). Отже, відкриття ще попереду, проте їхня ймовірність з кожним роком зменшується по мірі хижацького вирубування лісів і глобальних кліматичних змін.

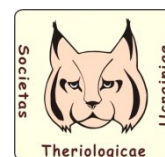
Подяки

Щиро дякую своїм колегам, які сприяли підготовці цього огляду і надали відповідні консультації, зокрема дослідникам поліської фауни С. Жилі, О. Вобленку та І. Болотиній, палеонтологам Б. Рідушу, Л. Поповій та Л. Рековцю. Моя подяка всім колегам, які сприяли пошуку малодоступних першоджерел та інформації, зокрема А. Саварину та Л. Ластіковій. Дякую А. Абрамчуку за участь у розвитку теми дослідження та С. Гащаку та М. Мерзлікіну за важливі зауваження щодо змісту тексту і посилань на першоджерела.

References

- Abramchuk, A. V. 2021. The Siberian flying squirrel (*Pteromys volans*) in Belarus: distribution, abundance, threats, and conservation. *Theriologia Ukrainica*, 22: 69–79. [CrossRef](#)
- Avilova, K. V., G. S. Eremkin. 2013. Materials for the passport of the specially protected natural area of regional significance "Zvenigorod biostation of Moscow State University and Sima Quarry": rare species of animals. In: *Specially Protected Natural Territories and Objects of the Vladimir Region and Adjacent Regions. Issue 2*. Transit-IKS, Vladimir, 85–91. [In Russian]
- Alekseev, S. K. (ed.). 2006. *Red Book of the Kaluga Region*. Zolotaia Alleia, Kaluga, 1–608. [In Russian]
- Aleksanov, V. V., A. S. Alekseev, S. K. Alekseev, [et al.] 2017. *Red Book of the Kaluga Region. Volume 2: Animal World*. Ed. V. A. Antokhina and others. OOO Vash Dom, Kaluga, 1–406. [In Russian]
- Babenko, V. G., I. G. Meshchersky. 2016a. Expansion of the introduced flying squirrel population in the Moscow region. *Theriofauna of Russia and adjacent territories*. Moscow, 27. [In Russian]
- Babenko, V. G., I. G. Meschersky. 2016b. Individual of flying squirrel (*Pteromys volans*) belonging to the far eastern phylogenetic lineage was found in the suburbs of Moscow. *Russian Journal of Biological Invasions*, No. 3: 2–7. [In Russian] [CrossRef](#)
- Bagaliy, D. I. 1887. Chapter 1. Historical and topographical sketch of the steppe outskirts of the Moscow state. In: Bagaliy, D. I. *Essays on the history of the colonization of the steppe outskirts of the Moscow State*. University printing house, Moscow, 1–36. [In Russian]
- Barabash-Nikiforov, I. I. 1958. A brief review of the mammalian fauna of the Voronezh region. *Proceedings of the Voronezh State University*, 45 (1): 3–8. [In Russian]
- Belkin, V. V. 2012. Status and some features of the ecology of the flying squirrel (*Pteromys volans* L.) in the European North. In: *Problems of conservation of biological diversity and the use of biological resources*: Collection of scientific papers. Ed. V. I. Parfenov. Minskipproekt, Minsk, 40–43. <https://bit.ly/3dqJ3yv> [In Russian]
- Burko, L. D., V. V. Grichik. 2004. *Vertebrates of Belarus. Tutorial*. Belarusian State Univ., Minsk, 1–391. [In Russian]
- Charlemagne, N. 1936. Materialien zur Fauna der Säugetiere und Vögel des Tschernigower Gebiets. *Ukr. Acad.*, Kiew, 1–117. [In Ukrainian]
- Grave, G. L. 1933. Hunting business in the Western Region. *Smolensk*, 44–78. [In Russian]
- Gromov, I. M., M. A. Erbaeva. 1995. *Mammals of the Fauna of Russia and Adjacent Territories. Lagomorphs and Rodents*. Zool. Inst. RAS, St. Petersburg, 1–522. [In Russian]
- Dobrovolsky, V. 1916. Beaver in the Smolensk region according to chronicle, archaeological and modern data. *Smolensk antiquity*, 3 (2): 57–62. <https://bit.ly/3aSHxOd> [In Russian]
- Emelyanova, L. G. 2008. Flying squirrel. In: *Red Book of the Moscow Region. 2nd ed., revised and enlarged*. KMK, Moscow, 28. [In Russian]
- Formozov, A. N. 1936. *Pathfinder's Companion*. Publishing House of Children's Literature, Moscow, 1–280. [In Russian]
- Kessler, K. 1851. *Animal mammals. Proceedings of the Commission ... for the Description of the Provinces of the Kyiv Educational District*. Kyiv, 1–88. [In Russian]
- Kessler, K. F. 1872. About the wolverine found in the Kanevsky district of the Kyiv province. *Proceedings of the St. Petersburg Society of Naturalists*, 3. [In Russian]
- Khlyap, L. A., S. A. Albov. 2019. Changes in the state of populations of the hazel dormouse and other rodents of the Prioksko-Terrasny Reserve (from the studies of G. N. Likhachev to the present day). In: *Study and conservation of biodiversity in the Tula region and adjacent regions of the Russian Federation*. Publishing house of TulGU, Tula, 262–268. [In Russian]
- Kirikov, S. V. 1960. *Changes of Fauna in Natural Areas of the USSR (in the 13–19 centuries): Forestlands and Forest Tun-*

- dra. Publishing House of the USSR Academy of Sciences, Moscow, 1–158. [In Russian]
- Kirikov, S. V. 1966. *Hunting Animals, Natural Environment, and Man*. Nauka, Moskva, 1–248. [In Russian]
- Kitel, D. A., A. V. Abramchuk. 2017. Common flying squirrel (*Pteromys volans*). *Fauna of Belarus. Vertebrates* (web resource): <https://bit.ly/2KQ2kHN> [In Russian]
- Kovalchuk, O. 2013. *Fossil Vertebrates of Ukraine. Bibliography (1829–2012)*. Universytetska Knyga, Sumy, 1–231. [In Ukrainian]
- Kolomytsev, G. A. 2012. Assessing potential impact of forecasted climate change on distribution of red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in Eastern Europe by 2050. *Scientific reports NULES of Ukraine*, No. 2 (31): 31–40. [In Ukrainian] https://nd.nubip.edu.ua/2012_2/titul.html
- 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. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Korneyev, O. P. 1952. *Key to mammals of Ukrainian RSR*. Radianska Shkola, Kyiv, 1–216. [In Ukrainian]
- Kruglov, N. D. (ed.). 1997. *Red Book of the Smolensk Region. Rare and Endangered Species of Animals and Plants*. Smolensk State Pedagogical Institute, Smolensk, 1–294. [In Russian]
- Kurhinen, J., E. Kulebjakina, E. Zadiraka, V. Mamontov, E. Muravskaya, I. Hanski. 2011. Distribution of the Siberian flying squirrel (*Pteromys volans* L.) in taiga isthmuses between Baltic and White Sea regions. *Acta Zoologica Lituanica*, 21 (4): 306–310. [CrossRef](#)
- Lavrov, M. T. 1983. *Animal World of Bryansk Oblast*. Tula, 80–115. [In Russian]
- Levchenko, M. 1882. Animals that disappeared and disappearing in Southern Russia. *Kyivska Staryna*, 3: 373–379. [In Russian]
- Nikolsky, A. M. 1899. Wildlife of Polesie. In: *Supplement to "Essay on the Works of the Western Expedition to Drain the Swamps (1873–1898)*. Compiled by I. I. Zhilinsky. Publication of the Ministry of Agriculture and State Property. St. Petersburg, 217–284. [In Russian]
- Ognev, S. I. 1940. *Pteromys G. Cuvier*. In: Ognev, S. I. *Mammals of Eastern Europe and North Asia; Volume 4: Rodents*. Publishing House of the USSR Academy of Sciences, Moscow, Leningrad, 285–324. [In Russian]
- Onufrenya, M. V. 2011. Flying squirrel. *Pteromys volans* Linnaeus, 1758. In: Ivanchev, V. P., M. V. Kazakova (eds). *Red Book of the Ryazan region. 2nd Edition*. NP Voice of the province, Ryazan, 42. [In Russian]
- Pidoplichko, I. G. 1931. To the study of extinct and relict rodents in Forest-Steppe and Polissia. *Quaternary Period*. Kyiv, Vol. 1–2 (1930): 153–166. (Series: Proceedings of Natural and Technical Department of Ukrainian Academy of Sciences; Vol. 1–2). [In Ukrainian]
- Rekovets, L. I. 1994. *Anthropogene Small Mammals of the South of the East Europe*. Naukova Dumka Press, Kyiv, 1–369. [In Russian]
- Reshetnikov, A. N., I. G. Meschersky. 2019. Appearance of the Siberian Flying Squirrel, *Pteromys volans* L., 1785 (Sciuridae, Mammalia), in the Lake Glubokoe Nature Reserve, Moscow Region. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, No. 1: 114–122. [In Russian] [CrossRef](#)
- Reunanen, P., M. Mönkkönen, A. Nikula. 2002. Habitat requirements of the Siberian flying squirrel in northern Finland: comparing field survey and remote sensing data. *Annales Zoologici Fennici*, 39: 7–20.
- Savitsky, B. P., S. V. Kuchmel, L. D. Burko. 2005. *The Mammals of Belarus*. Ed. by B. P. Savitsky. Publ. Centre of BSU, Minsk, 1–319. [In Russian]
- Serzhanin, I. N. 1961. *Mammals of Byelorussian SSR*. Minsk, 1–317. [In Russian]
- Sinitsa M. V. 2010. Neogene flying squirrels (*Pteromyinae*, Mammalia) of Ukraine. *Zoological courier (Kyiv)*, 4: 46–47. [In Russian]
- Sitnikova, E. F. 2004. Common flying squirrel. *Pteromys volans* (1758). In: Fedotov, Yu. P. (ed.). *Red Book of the Bryansk Region. Animals*. Chitai-Gorod Publishing House, Bryansk, 42–44. [In Russian]
- Sitnikova, E. F., A. V. Mishta. 2008. Mammals of the Bryansk Forest Reserve. In: *Vertebrate animals of the reserve "Bryansk Forest"*. Bryansk, 50–84. [In Russian]
- Skarén, U. 1978. Liito-oravan esiintymisestä ja talviravinnosta Pohjois-Savossa. *Luonnon Tutkija*, 82: 139–140.
- Sokur, I. T. 1960. *Mammals of the fauna of Ukraine and their economic significance*. DerzhUchPedVyd. Publ. House, Kyiv, 1–211. [In Ukrainian]
- Sokur, I. T. 1961. *Historical changes and the use of mammals in Ukraine*. Acad. Sci. Ukr. RSR Press, Kyiv, 1–84. [In Ukrainian]
- Stroganov, S. U. 1936. New data on the systematics of some rodents. *Sbomik Instituta Zoologii Moskovskogo Universiteta*, 3: 111–114. [In Russian]
- Tatarynov, K. A. 1956. Mammals of Western Regions of Ukraine. Acad. Sci. Ukr., Kyiv, 1–188. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. 2006. Adventive mammal fauna of Ukraine and a significance of invasions in historical changes of fauna and communities. *Proceedings of the Theriological School*, 8 (Series: Fauna in Anthropogenic Environments): 18–47. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. V. 2009. Taxonomy and nomenclature of the non-Muroidea rodents of Ukraine. *Proceedings of Zoological Museum*. Kyiv, 40: 147–185. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. V., I. G. Emelianov. 2012. Taxonomy and nomenclature of mammals of Ukraine. *Proceedings of the National Museum of Natural History*, 10: 5–30. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. 2014. Changes in taxonomic diversity of Ukrainian mammals for the last three centuries: extinct, phantom, and alien species. *Proceedings of the Theriological School*, 12: 3–16. [CrossRef](#)
- Zagorodniuk, I. 2016. The “ground hare” in Eastern Europe: Ochotona or Allactaga? *Proceedings of the Theriological School*, 14: 16–33. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Zagorodniuk, I. 2019. Range dynamics in sibling species: facts and reconstructions for the mammal fauna of Eastern Europe. *Theriologia Ukrainica*, 18: 20–39. [CrossRef](#)
- Zamyslovsky, E. 1884. Herberstein and his historical and geographical news about Russia. St. Petersburg, 1–610. Online: [CrossRef](#)



A SPECIES DISTRIBUTION MODEL OF THE ANTARCTIC MINKE WHALE (*BALAENOPTERA BONAERENSIS*)

Volodymyr Tytar 

Key words

Balaenoptera bonaerensis, Southern Ocean, species distribution modelling, Bayesian additive regression trees, biological indicator, climate change

doi

<http://doi.org/10.15407/TU2309>

Article info

submitted 07.12.2020

revised 05.02.2022

accepted 30.06.2022

Language

English, Ukrainian summary

Affiliations

I. I. Schmalhausen Institute
of Zoology, NAS of Ukraine
(Kyiv, Ukraine)

Correspondence

Volodymyr Tytar;
I. I. Schmalhausen Institute
of Zoology NASU; 15 Bohdan
Khmelnitsky Street, Kyiv, 01601
Ukraine;
e-mail: vtytar@gmail.com;
orcid: 0000-0002-0864-2548

Abstract

The Antarctic minke whale (*Balaenoptera bonaerensis*) is regarded a Southern Hemisphere endemic found throughout the Southern Hemisphere, generally south of 60°S in austral summer. Here they have been routinely observed in highest densities adjacent to and inside the sea ice edge, and where they feed predominantly on krill. Detecting abundance trends regarding this species by employing visual monitoring is problematic. Partly this is because the whales are frequently sighted within sea ice where navigational safety concerns prevent ships from surveying. In this respect species-habitat models are increasingly recognized as valuable tools to predict the probability of cetacean presence, relative abundance or density throughout an area of interest and to gain insight into the ecological processes affecting these patterns. The objective of this study was to provide this background information for the above research needs and in a broader context use species distribution models (SDMs) to establish a current habitat suitability description for the species and to identify the main environmental covariates related to its distribution. We used filtered 464 occurrences to generate the SDMs. We selected eight predictor variables with reduced collinearity for constructing the models: mean annuals of the surface temperature (°C), salinity (PSS), current velocity (m/s), sea ice concentration (fraction, %), chlorophyll-a concentration (mg/m³), primary productivity (g/m³/day), cloud cover (%), and bathymetry (m). Six modelling algorithms were tested and the Bayesian additive regression trees (BART) model demonstrated the best performance. Based on variable importance, those that best explained the environmental requirements of the species were sea ice concentration, chlorophyll-a concentration and topography of the sea floor (bathymetry), explaining in sum around 62% of the variance. Using the BART model, habitat preferences have been interpreted from patterns in partial dependence plots. Areas where the AMW have particularly high likelihood of occurrence are East Antarctica, NE of the Weddell Sea, areas around the northern tip of the Antarctica Peninsula, areas bordering the Scotia–Weddell Confluence. Given the association of AMWs with sea ice, the pagophilic character of their biology makes them particularly vulnerable to climate change and a near-perfect biological indicator for tracking these changes.

Cite as

Tytar, V. 2022. A species distribution model of the Antarctic minke whale (*Balaenoptera bonaerensis*). *Theriologia Ukrainica*, **23**: 78–86. [In English, with Ukrainian summary]

Комп'ютерна модель поширення антарктичного смугача (*Balaenoptera bonaerensis*)

Володимир Титар

Резюме. Антарктичний смугач (*Balaenoptera bonaerensis*) є ендеміком південної півкулі, зустрічається, як правило, на південь від 60° пд. ш. влітку. Тут їх зазвичай спостерігають біля краю морської криги та посеред неї, де вони харчуються переважно крилем. Виявити тенденції чисельності цього виду за допомогою візуального моніторингу проблематично. Частково це пов'язано з тим, що китів часто бачать посеред морської криги, де проблеми безпеки навігації заважають кораблям проводити спостереження. У цьому відношенні комп'ютерні моделі екологічної ніші все більше визнаються цінними інструментами для прогнозування ймовірності присутності китоподібних, відносної чисельності або щільності на території, що представляє інтерес, а також для отримання уявлення про екологічні процеси, що впливають на поширення цих тварин. Мета цього дослідження полягала в тому, щоб отримати інформацію для зазначених дослідницьких потреб і в ширшому контексті використати комп'ютерні моделі поширення видів (SDM) для встановлення того, наскільки придатне для існування виду те чи інше середовище, та визначення основних параметрів останнього, які цьому сприяють. Для створення SDM ми використали 464 відфільтрованих реєстрацій та вибрали вісім мало скорельованих предикторів: середньорічні значення температури поверхні моря (°C), солоність (PSS), швидкість течії (м/с), концентрація морської криги (частка, %), концентрація хлорофілу-а (мг/м³), первинна продуктивність (г/м³/добу), хмарність (%) та батиметрія (м). Було протестовано шість алгоритмів моделювання, і модель байєсівських адитивних регресійних дерев (BART) продемонструвала перевагу над іншими. За моделлю, основними чинниками, які формують нішу виду є: концентрація морської криги, концентрація хлорофілу-а та рельєф морського дна (батиметрія), що в сумі пояснює близько 62% дисперсії. Райони, де смугачі мають особливо високу ймовірність перебування, — це Східна Антарктида, райони на північний схід від моря Уедделла, води навколо північної окраїни Антарктичного півострова, райони, що межують із злиттям вод морів Уедделла та Скоша. Враховуючи зв'язок смугачів з морською кригою, пагофільний характер їхньої біології робить їх особливо вразливими до зміни клімату і тому цей вид є майже ідеальним біологічним індикатором для відстеження цих змін.

Ключові слова: *Balaenoptera bonaerensis*, Південний океан, моделювання поширення видів, байєсівські адитивні регресійні дерева, біологічний індикатор, зміна клімату

Introduction

Minke whales are the smallest of the balaenopterid whales and two species of minke whales are recognized, the common minke whale, *Balaenoptera acutorostrata*, and the Antarctic minke whale (AMW), *B. bonaerensis*. The AMW is regarded a Southern Hemisphere endemic [Deméré 2014] and is found throughout the Southern Hemisphere, generally south of 60°S in austral summer, where they have been routinely observed in highest densities adjacent to and inside the sea ice edge [Williams *et al.* 2014; Herr *et al.* 2019], and where they feed predominantly on krill [Friedlaender *et al.* 2006]. The AMW is considered pagophilic in the sense of being better able than the larger baleen whales to use habitat with high pack ice densities. AMWs have small, compact bodies, and short fins, making them well suited to life in the pack ice where they can easily maneuver in narrow spaces between ice floes [Ainley *et al.* 2007]. Hard, pointed rostrums also allow minke whales to break through thin ice to breathe, creating holes, which in turn may provide an ecological service to other air-breathing marine predators such as seals and penguins [Ainley *et al.* 2007; Tynan *et al.* 2009]. Predator avoidance too has been suggested as another reason for AMWs to use sea-ice habitats, inaccessible to Type A killer whales [Pitman & Ensor 2003].

Deriving precise and unbiased estimates of abundance of cetacean species in the Antarctic region is central for understanding population trends. In the case of the AMW, populations are still being impacted by ongoing commercial whaling carried out against the backdrop of global climate change and other anthropogenic impacts [Risch *et al.* 2019]. However, detecting abundance trends

regarding this species by employing visual monitoring from boats, ships or airplanes, one of the most common approaches to study marine mammal distribution and abundance [e.g. Barlow 2015], is problematic. Partly, this is because the whales are frequently sighted within Antarctic sea ice where navigational safety concerns prevent ships from surveying [Williams *et al.* 2014]. Despite recent advances in visual monitoring methods [Ferguson *et al.* 2018], these approaches are yet limited and can only provide a snapshot of the true distribution, particularly for far-ranging species such as minke whales [Kaschner *et al.* 2012]. Nevertheless, current population estimates and their trend raise concerns and accordingly have resulted in the recent classification of the AMW as Near Threatened under the IUCN Red List and under Appendix I of CITES [Cooke *et al.* 2018].

In this respect quantitative species-habitat models are increasingly recognized as valuable tools to predict the probability of cetacean presence, relative abundance or density throughout an area of interest and to gain insight into the ecological processes affecting these patterns [Hammond *et al.* 2013; Robinson *et al.* 2017; Fiedler *et al.* 2018; Melo-Merino *et al.* 2020]. By fitting models of presence or abundance to relevant environmental variables, and then projecting them into geographic space, dynamic responses to environmental variability can be predicted [Becker *et al.* 2018]. Predictions from these models can also be used to develop and evaluate management and conservation strategies [Fiedler *et al.* 2018] and provide a basis for adaptive surveys or sampling design as effort could be concentrated in areas predicted to have greater abundance [Becker *et al.* 2012] and/or higher habitat suitability assumed to be correlated with the species' abundance [Chavez-Rosales *et al.* 2019]. In our specific case we believe there is an opportunity, by exploring present relationships between the AMW and a number of oceanographic covariates, including sea ice concentration, to distinguish such areas of potential high habitat suitability regardless of logistic constraints and in the long run help to build more robust abundance estimates for the species. The objective of this study was to provide this background information for the above research needs and, in a broader context, use species distribution models (SDMs) to establish a current habitat suitability description for the cetacean species and to identify the main environmental covariates related to its distribution.

Materials and Methods

There is a large number of cetacean sighting records from an array of platforms, reflecting presence-only records, which, together with readily available and broad-scale environmental data, provide an opportunity to improve our knowledge of the distribution of the AMW using species distribution modelling. Presence data was retrieved from online public databases, which were accessed using the R package 'spocc' version 0.9.0 [Chamberlain 2018], supplemented from Ukrainian sources and recent updates [Savenko 2020] obtained around or nearby the Akademik Vernadsky Ukrainian Antarctic station. Only point records south of 60°S were considered. As required by SDM software, each cetacean sighting was treated as a single presence record, independent of the number of animals sighted. To reduce both spatial bias and spatial autocorrelation in occurrence data, we performed a spatial thinning procedure by selecting only one presence point within each pixel of the predictor variable maps using SAGA GIS [Conrad *et al.* 2015]. Because true absence data is not available, we used pseudo-absence points randomly generated within a bounding box encompassing AMW presence points by employing the 'dismo' R package [Hijmans *et al.* 2011].

Cetacean occurrence is usually modelled against a range of topographic, physical, and oceanographic factors [Breen *et al.* 2016]. Since cetacean distributions may primarily be driven by those of their prey, it is likely that such factors serve as proxies for spatio-temporal variation in prey density [Baines & Weir 2020]. We used the R package 'sdmpredictors' version 0.2.9 to access potential predictor variables for current projections available for the study area [Bosch 2020]. We chose the Bio-ORACLE version 2.0 dataset [Assis *et al.* 2018]. These variables represent temperature, salinity, chlorophyll concentration, and current velocity, among other factors. Present values refer to the period between 2000 and 2014. Variables were available at a spatial resolution of 5 arc-minutes. Bathymetry was included as a topographic layer derived from the ETOPO1 Global Relief Model [Amante & Eakins 2009]. All the environmental layers were processed in SAGA GIS in datum WGS84, with the same spatial extent and the same resolution.

Because collinearity among environmental variables may lead to overfitting, we used Spearman rank correlation coefficients in the 'caret' R package [Kuhn 2008] to exclude redundant variables with significant correlation coefficients ($|r_s| > 0.8$) from the analyses.

There is a large suite of algorithms available for modelling the distribution of species, but because there is no single 'best' algorithm some authors have reasonably suggested that niche or distribution modelling studies should begin by testing a suite of algorithms [e.g. Qiao *et al.* 2015]. Accordingly, we assessed the relative performance of commonly used SDM algorithms based on envelope and statistical models, and machine learning techniques: BIOCLIM [Busby 1991; Booth *et al.* 2014], generalized linear models [Guisan *et al.* 2002], Maxent [Phillips *et al.* 2006], random forests [Breiman 2001] and boosted regression trees [Elith *et al.* 2008]; these were employed using the 'sdm' package within the statistical software R [Naimi & Araújo 2016]. In addition, we tested Bayesian additive regression trees (BART), a relatively new alternative to other popular classification tree methods, having yet to find a wider application in predicting species distributions, and based on inductive learning process carried out using the Bayes theorem. For running SDMs with BARTs, we used the recently developed 'embarcadero' R package [Carlson 2020]. As part of their output, most algorithms rank the environmental layers used to train the SDM based on their relative importance in building the models. Importantly, they also allow the construction of response curves to elucidate the effect of selected variables on habitat suitability [Phillips & Dudík 2008]. Of particular interest are patterns in partial dependence plots, which are plots of the marginal effect of a predictor variable when other variables are held constant [Pearson 2020]. Models were evaluated by 10-fold cross-validation using 20% of the occurrence dataset.

The AUC (area under the curve) was used to assess the predictive performance of the models [Hosmer & Lemeshow 1989]. Models with mean test-AUC values of $AUC < 0.7$ are considered of poor predictive performance, $0.7 \leq AUC < 0.8$ moderate, and $AUC \geq 0.8$ good to excellent performance [Duan *et al.* 2014]. Presently, there is a discussion about the reliability of AUC to measure the performance of models based on presence-only methods [Lobo *et al.* 2008; etc.], therefore to have a complementary measure of model performance we calculated the true skill statistic (TSS) [Allouche *et al.* 2006]. The TSS can assume values between -1 and 1 and values of $TSS < 0.2$ can be considered as reflecting poor model predictive performance, $0.2 \leq TSS < 0.4$ as fair, $0.4 \leq TSS < 0.6$ moderate, and $TSS \geq 0.6$ as good to excellent performance. However, model selection based solely on discriminatory ability, without consideration of overfitting, tends to result in overly complex models [Radosavljevic & Anderson 2014]. In this respect, overfitted models will often produce jagged response curves that likely appear to be modelling noise, rather than biological response [Tobefña *et al.* 2016]. Model robustness and reliability were assessed by comparing model results to the current knowledge of AMW ecology and distribution.

We used the 10th percentile training presence threshold value to generate contour lines separating suitable areas from unsuitable [Liu *et al.* 2005]. This threshold value provides a better ecologically significant result when compared with more restricted threshold values [Phillips & Dudík 2008].

Results and Discussion

After filtering the presence data consisting of 1022 georeferenced records, we used 464 occurrences to generate the SDMs. We selected eight predictor variables with reduced collinearity for constructing the models. These represent mean annuals of the surface temperature ($^{\circ}\text{C}$), salinity (PSS), current velocity (m/s), sea ice concentration (fraction, %), chlorophyll-a concentration (mg/m^3), primary productivity ($\text{g}/\text{m}^3/\text{day}$), cloud cover (%), and bathymetry (m).

The outputs of the SDM algorithms varied in terms of discrimination accuracy evaluated by the AUC and TSS (Table 1). According to these results, the Bayesian additive regression trees model demonstrates the best performance ($AUC = 0.88$, $TSS = 0.66$), very closely followed by the random forests model ($AUC = 0.88$, $TSS = 0.65$). To make a choice between them we inspected the covariate response curves generated by both models in terms of 'smoothness.'

SDM methods	AUC	TSS
BIOCLIM	0.70	0.37
Generalized Linear Model	0.78	0.50
Maxent	0.83	0.60
Random forests	0.88	0.65
Boosted regression trees	0.82	0.57
Bayesian additive regression trees	0.88	0.66

Table 1. Discrimination accuracy of employed SDM algorithms

Таблиця 1. Точність дискримінації використаних алгоритмів

In this respect, the random forests model suggested overfitting, therefore the Bayesian additive regression trees algorithm was selected to perform an in-depth analysis of the niche of the AMW in relation to the selected environmental predictors and the distribution of the species in the Antarctic region. In addition, the package ‘embarcadero’ includes an automated variable selection procedure being highly effective at identifying informative subsets of predictors, allows to generate and plot partial dependence curves.

The modelling identified a number of environmental variables that mostly contributed to generating the potential distribution prediction of the AMW in the study area. Based on variable importance, those that best explained the environmental requirements of the species were sea ice concentration, chlorophyll-a concentration and topography of the sea floor [bathymetry], explaining in sum around 62% of the variance.

Using the BART model, habitat preferences can be interpreted from patterns in partial dependence plots, where predicted habitat suitability is plotted against a marginal change in each variable, all other variables set to their average value.

Firstly, we analyse sea ice concentration preferences. As mentioned, the species is pagophilic and observed densities of the AMW are the highest near the edge of the pack ice, likely because occurrences are typically recorded from observations made on ships unable to penetrate sea ice, but advanced surveys had shown that the AMW also occurs inside the ice pack and within polynyas [Williams *et al.* 2014]. The proportion of the population found within the pack ice is not well known but has been estimated, for instance, at 10–50% in the south-east Indian Ocean sector in summer [Kelly *et al.* 2014] and up to 20% of AMWs of the Weddell Sea were within ice covered waters [Williams *et al.* 2014].

In a relatively recent study, satellite telemetry from three individuals revealed AMW summer foraging spaces can generally be associated with pack ice habitat, delimited by the sea ice extent (SIE), over the continental shelf [Lee *et al.* 2017]. SIE defines the ocean area covered by sea ice and a threshold of minimum sea ice concentration (15%) is used to identify the SIE [Worby & Comiso 2004], although others [Zhao *et al.* 2015] consider it to be 13%. In the study conducted by Lee and co-authors [2017], one whale remained in pack ice concentrations greater than 50%. The other followed the coastline and the SIE as it travelled through the Bellingshausen and Amundsen seas, predominantly within 50 km of the SIE. This whale remained in low ice concentrations, less than 50%, for its entire foraging season.

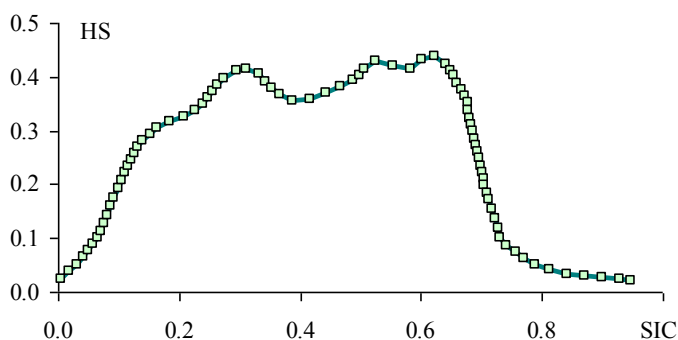


Fig. 1. Partial response curve, SIC = sea ice concentration (%), HS = habitat suitability.

Рис. 1. Крива парціального відгуку стосовно концентрації морської криги, SIC = концентрація морської криги (%), HS = придатність середовища перебування.

The partial response curve, considering the association between habitat suitability (HS) and sea ice concentration (SIC) (Fig. 1), shows that in both cases the individuals most likely were in preferable areas where SICs best match their niche requirements. Starting from a threshold of minimum sea ice concentration of 15%, HS with increasing SIC demonstrates a sharp rise with a more or less steady growth trend towards a concentration of 60%, after which it rapidly declines, indicating predominantly unsuitable habitat. On the whole, SICs between 30 to 60% seem, according to the model, to be mostly favoured by the species. Using the 10th percentile training presence threshold value ($HS = 0.245$) suitable areas, in terms of SIC, occupy a wider range from around 12 to 69%, that is to say areas moderately off the SIE to areas considerably packed with ice.

A recent report of occurrences throughout the full range of ice concentrations found AMW densities generally lower in high ice concentrations [Herr *et al.* 2019]. Likely, in the pursue of krill closely linked with the under-ice environment [Nicol 2006], AMWs reach their prey under the ice in places extending from 27 km beyond the ice edge [Brierley *et al.* 2002] up to hundreds of kilometres into the ice-covered area, as in the Lazarev Sea [Flores *et al.* 2012] and other parts of the Southern Ocean [Herr *et al.* 2019], as far as there are regions of open water (such as leads, polynyas etc.). In this respect, AMWs exploit a unique niche among sympatric whale species feeding on krill in the Southern Ocean [Friedlaender *et al.* 2014].

Secondly, since cetacean distributions may primarily be driven by those of their prey, it is likely that such factors as chlorophyll-a concentration serve as proxies for spatio-temporal variation in prey density [Baines & Weir 2020]. Indeed, the corresponding partial response curve (Fig. 2) shows a steep rise of HS between concentrations 0.8 and 1.0 mg/m^3 , reaching an unprecedented value of almost 90% at the chlorophyll-a concentration of 1.35 mg/m^3 . Using the employed threshold value, suitable conditions are expected to appear above the concentration of 0.6 mg/m^3 .

Next in the row of influential variables is ocean depth. It has been documented that the distribution of AMWs is related to the continental shelf break [Ainley *et al.* 2012]. The corresponding curve for ocean water depth (Fig. 3) showed a sharp positive response with areas shallower than approximately 3000 m (using a Maxent model, authors cited above consider it to be around 3500 m), reaching a maximum at around 1000 m, a mark close to the continental shelf break, slightly declining and rising once again as the distance to the shore decreases.

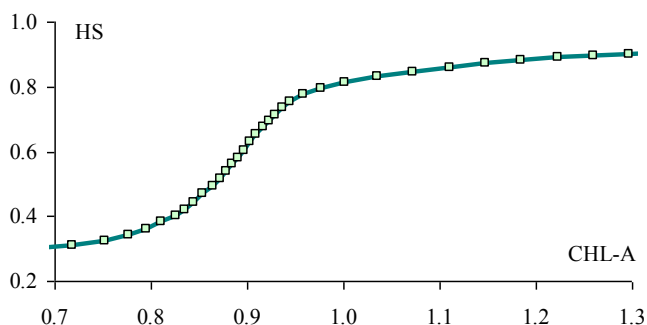


Fig. 2. Partial response curve, CHL-A = chlorophyll-a concentration (mg/m^3).

Рис. 2. Крива парціального відгуку стосовно концентрації хлорофілу-а, CHL-A = концентрація хлорофілу-а (mg/m^3).

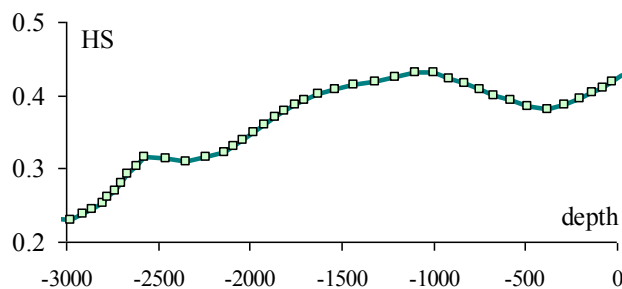


Fig. 3. Partial response curve, DEPTH = depth below zero [km].

Рис. 3. Крива парціального відгуку стосовно глибини моря, над яким перебувають смугачі, DEPTH = глибина від поверхні (км).

Once again, referring to the study conducted by Lee and co-authors [2017], two of the tracked whales demonstrated bimodal distributions in bathymetry, remaining in the shallow waters of the continental shelf early in the season and moving into deeper water as the season progressed, a behaviour which appears to be consistent with our model. Generally speaking, the shelf break is defined as the line between the shelf and the upper continental slope. Around Antarctica, the ice load and the resulting isostatic equilibrium and erosion result in a deep shelf. Some authors consider the shelf break to be mostly located between 400 and 600 m water depth [Arndt *et al.* 2013], others around 800 m [Murase *et al.* 2013] or 1000 m [Atkinson *et al.* 2008].

Our model indicates that the shelf break and shelf waters inshore of it seem to be areas with the habitats attractive to the AMW and where higher densities of the species have been recorded [Herr *et al.* 2019]. The importance of the vicinity of the shelf break area in various locations throughout the Southern Ocean is that Antarctic krill, a dominant prey item for AMWs, occurs here in higher densities [Siegel & Watkins 2016]. Using the employed threshold value, suitable conditions should appear in waters shallower than 2790 m, but the best being around 800–1000 m and/or in nearshore habitats.

The combination of sea ice concentration, chlorophyll-a concentration, and bathymetry in the present study's model appears to successfully predict the presumed foraging habitat and distribution for the AMW (Fig. 4). Areas where the AMW have particularly high likelihood of occurrence are East Antarctica, NE of the Weddell Sea, areas around the northern tip of the Antarctica Peninsula, areas bordering the Scotia–Weddell Confluence.

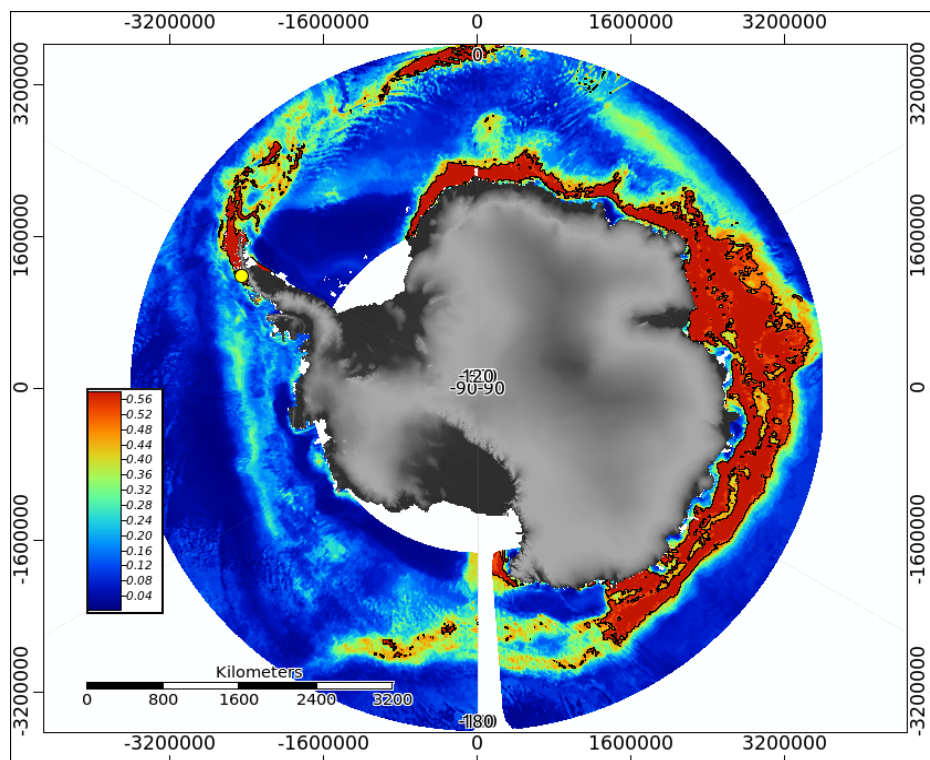


Fig. 4. Result of the Bayesian additive regression trees [BART] modelling: modelled habitat suitability for Antarctic minke whales in the Southern Ocean. Warmer colours indicate better habitat suitability. Yellow dot: Akademik Vernadsky Ukrainian Antarctic station.

Рис. 4. Результат моделювання за алгоритмом байєсівських адитивних регресійних дерев (BART): модель регіонів Південного океану придатних для перебування антарктичних смугачів. Тепліші кольори вказують на регіони з більш придатними для тварин умовами. Жовтий кружечок показує місце розташування Української антарктичної станції «Академік Вернадський»

Conclusions

The spatial distribution of biological organisms is one of the fundamental pieces of information necessary to understand their ecology. Detailed current knowledge of the distributions of cetaceans and their suitable habitat is important for the effective management and conservation not only of cetacean species but also of entire marine ecosystems [Kanaji *et al.* 2015].

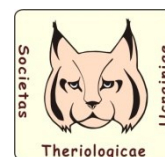
The application of presence-only SDMs for marine species is particularly attractive due to often logistical and economic costs of obtaining systematic species' distribution data [Smith *et al.* 2021]. Exploring present relationships between AMW and environmental variables can highlight potential reasons for shifts in abundance estimates and help to build more robust survey methods for the future [Williams *et al.* 2014], provide a basis for adaptive surveys or sampling design as effort could be concentrated in areas predicted to have better habitat suitability.

Suitable habitat for AMWs predicted by the SDM is interpreted as regions where the species is most likely to be found, and represent priority areas where monitoring efforts (including passive acoustic monitoring and aerial and/or vessel-based surveys) should be focused in the coming years. Given the pagophilic character of the biology of AMWs, this makes them particularly vulnerable to climate change and a near-perfect biological indicator for tracking these changes.

References

- Ainley, D. G., K. M. Dugger, V. Toniolo, [et al.]. 2007. Cetacean occurrence patterns in the Amundsen and southern Bellingshausen sea sector, Southern Ocean. *Marine Mammal Science*, **23** (2): 287–305. [CrossRef](#)
- Ainley, D., D. Jongsomjit, G. Ballard, [et al.]. 2012. Modeling the relationship of Antarctic minke whales to major ocean boundaries. *Polar Biology*, **35** (2): 281–290. [CrossRef](#)
- Allouche, O., A. Tsoar, R. Kadmon. 2006. Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of Applied Ecology*, **43** (6): 1223–1232. [CrossRef](#)
- Amante, C., B. W. Eakins. 2009. ETOPO1 1 arc-minute global relief model: procedures, data sources and analysis. *NOAA Technical Memorandum NESDIS, NGDC-24*, 1–19. [Cross-Ref](#)
- Arndt, J. E., H. W. Schenke, M. Jakobsson, [et al.]. 2013. The International Bathymetric Chart of the Southern Ocean [IBCSO] Version 1.0—A new bathymetric compilation covering circum-Antarctic waters. *Geophysical Research Letters*, **40**: 1–7. [CrossRef](#)
- Assis, J., L. Tyberghein, S. Bosch, [et al.]. 2018. Bio-ORACLE v2.0: Extending marine data layers for bioclimatic modelling. *Global Ecology & Biogeography*, **27** (3): 277–284. [CrossRef](#)
- Atkinson, A., V. Siegel, E. A. Pakhomov, [et al.]. 2008. Oceanic circumpolar habitats of Antarctic krill. *Marine Ecology Progress Series*, **362**: 1–23. [CrossRef](#)
- Baines, M., C. R. Weir. 2020. Predicting suitable coastal habitat for sei whales, southern right whales and dolphins around the Falkland Islands. *PLoS ONE*, **15** (12): e0244068. [CrossRef](#)
- Barlow, J. 2015. Inferring trackline detection probabilities, $g[0]$, for cetaceans from apparent densities in different survey conditions. *Marine Mammal Science*, **31** (3): 923–943. [CrossRef](#)
- Becker, E. A., D. G. Foley, K. A. Forney [et al.]. 2012. Forecasting cetacean abundance patterns to enhance management decisions. *Endangered Species Research*, **16** (2): 97–112. [CrossRef](#)
- Becker, E. A., K. A. Forney, J. V. Redfern, [et al.]. 2018. Predicting cetacean abundance and distribution in a changing climate. *Diversity & Distributions*, **25** (4): 626–643. [Cross-Ref](#)
- Booth, T. H., H. A. Nix, J. R. Busby, [et al.]. 2014. BIOCLIM: the first species distribution modelling package, its early applications and relevance to most current MAXENT studies. *Diversity & Distributions*, **20** (1): 1–9. [CrossRef](#)
- Bosch, S. 2021. Package 'sdmpredictors'. Retrieved from <https://CRAN.R-project.org/package=sdmpredictors>
- Breen, P., S. Brown, D. Reid, [et al.]. 2016. Modelling cetacean distribution and mapping overlap with fisheries in the north-east Atlantic. *Ocean & Coastal Management*, **134**: 140–149. [CrossRef](#)
- Breiman, L. 2001. Random forests. *Machine Learning*, **45**: 5–32. [CrossRef](#)
- Brierley, A. S., P. G. Fernandes, M. A. Brandon, [et al.]. 2002. Antarctic krill under sea ice: elevated abundance in a narrow band just south of ice edge. *Science*, **5561**: 1890–1892. [CrossRef](#)
- Busby, J. 1991. BIOCLIM — a bioclimate analysis and prediction system. *Plant Protection Quarterly*, **6** (1): 8–9.
- Carlson, C. J. 2020 'embarcadero': Species distribution modelling with Bayesian additive regression trees in R. *Methods in Ecology & Evolution. Early View*, 1–9. [CrossRef](#)
- Chamberlain, S. 2018. 'spocc': Interface to species occurrence data sources. R package version 0.9.0. Retrieved from <https://CRAN.R-project.org/package=spocc>
- Chavez-Rosales, S., D. L. Palka, L. P. Garrison, [et al.]. Environmental predictors of habitat suitability and occurrence of cetaceans in the western North Atlantic Ocean. *Scientific Reports*, **9** (5833). [CrossRef](#)
- Conrad, O., B. Bechtel, M. Bock, [et al.]. 2015. System for Automated Geoscientific Analyses [SAGA] v. 2.1.4. *Geoscientific Model Development Discussions*, **8** (2): 2271–2312. [CrossRef](#)
- Cooke, J. G., A. N. Zerbin, B. Taylor. 2018. Balaenoptera bonaerensis. *IUCN Red List Threat. Species 2018* e.T2480A50350661. Online: <http://www.iucnredlist.org>
- Deméré, T. A. 2014. Family Balaenopteridae. In: Wilson, D.E., R. A. Mittermeier, editors. *Handbook of the Mammals of the World. Sea Mammals*. Lynx Edicions, Barcelona, **4**: 242–299.
- Duan, R.-Y., X.-Q. Kong, M.-Y. Huang, [et al.]. 2014. The predictive performance and stability of six species distribution models. *PLoS ONE*, **9**: e112764. [CrossRef](#)
- Elith, J., J. R. Leathwick, T. Hastie. 2008 A working guide to boosted regression trees. *Journal of Animal Ecology*, **77** (4): 802–813. [CrossRef](#)
- Ferguson, M. C., R. P. Angliss, A. Kennedy, [et al.]. 2018.

- Performance of manned and unmanned aerial surveys to collect visual data and imagery for estimating arctic cetacean density and associated uncertainty. *Journal of Unmanned Vehicle Systems*, **6** (3): 128–154. [CrossRef](#)
- Fiedler, P. C., J. V. Redfern, K. A. Forney, [et al.]. 2018. Prediction of large whale distributions: a comparison of presence-absence and presence-only modeling techniques. *Frontiers in Marine Science*, **5**: 419. [CrossRef](#)
- Flores, H., J. A. van Franeker, V. Siegel, [et al.]. 2012. The association of Antarctic krill *Euphausia superba* with the under-ice habitat. *PLoS ONE*, **7** (2): e31775. [CrossRef](#)
- Friedlaender, A. S., P. N. Halpin, S. S. Qian, [et al.]. 2006. Whale distribution in relation to prey abundance and oceanographic processes in shelf waters of the Western Antarctic Peninsula. *Marine Ecology Progress Series*, **317**: 297–310. [CrossRef](#)
- Friedlaender, A. S., J. A. Goldbogen, D. P. Nowacek, [et al.]. 2014. Feeding rates and under-ice foraging strategies of the smallest lunge filter feeder, the Antarctic minke whale (*Balaenoptera bonaerensis*). *Journal of Experimental Biology*, **217** (16): 2851–2854. [CrossRef](#)
- Guisan, A., T. C. Edwards, T. Hastie. 2002. Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological modelling*, **157** (2): 89–100. [CrossRef](#)
- Hammond, P. S., K. Macleod, P. Berggren, [et al.]. 2013. Cetacean abundance and distribution in European Atlantic shelf waters to inform conservation and management. *Biological Conservation*, **164**: 107–122. [CrossRef](#)
- Herr, H., N. Kelly, B. Dorschel, [et al.]. 2019. Aerial surveys for Antarctic minke whales reveal sea ice dependent distribution patterns. *Ecology & Evolution*, **9** (10): 5664–5682. [CrossRef](#)
- Hijmans, R. J., S. Phillips, J. Leathwick, [et al.]. 2011. Package 'dismo'. Online: <https://bit.ly/3TZ8JTe>
- Hosmer, D. W., S. Lemeshow. 1989. Applied logistic regression, Wiley, New York, 1–307.
- Kanaji, Y., M. Okazaki, T. Kishiro, [et al.]. 2015. Estimation of habitat suitability for the southern form of the short-finned pilot whale (*Globicephala macrorhynchus*) in the North Pacific. *Fisheries Oceanography*, **24** (1): 14–25. [CrossRef](#)
- Kaschner, K., N. J. Quick, R. Jewell, [et al.]. 2012. Global coverage of cetacean line-transect surveys: status quo, data gaps and future challenges. *PLoS One*, **7**: e44075. [CrossRef](#)
- Kelly, N., D. Peel, M. V. Bravington. 2014. Distribution and abundance of Antarctic minke whales in sea ice regions of East Antarctica: a summary of results. *IWC Scientific Committee Document SC/65b/LA15*, 1–22.
- Kuhn, M. 2008. Building predictive models in R using the caret package. *Journal of Statistical Software*, **28** (5): 1–26. [CrossRef](#)
- Lee, J. F., A. S. Friedlaender, M. J. Oliver [et al.]. 2017. Behavior of satellite-tracked Antarctic minke whales (*Balaenoptera bonaerensis*) in relation to environmental factors around the western Antarctic Peninsula. *Animal Biotelemetry*, **5** (23). [CrossRef](#)
- Liu, C., P. M. Berry, T. P. Dawson, [et al.]. 2005. Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography*, **28** (3): 385–393. [CrossRef](#)
- Lobo, J. M., A. Jiménez-Valverde, R. Real. 2008. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology & Biogeography*, **17** (2): 145–151. [CrossRef](#)
- Melo-Merino, S. M., H. Reyes-Bonilla, A. Lira-Noriega. 2020. Ecological niche models and species distribution models in marine environments: A literature review and spatial analysis of evidence. *Ecological Modelling*, **415** (108837). [CrossRef](#)
- Murase, H., T. Kitakado, T. Hakamada, [et al.]. 2013. Spatial distribution of Antarctic minke whales in relation to spatial distributions of krill in the Ross Sea, Antarctica. *Fisheries Oceanography*, **22** (3): 154–173. [CrossRef](#)
- Naimi, B., M. Araújo. 2016. 'sdm': a reproducible and extensible R platform for species distribution modelling. *Ecography*, **39** (4): 368–375. [CrossRef](#)
- Nicol, S. 2006. Krill, currents, and sea ice: *Euphausia superba* and its changing environment. *BioScience*, **56** (2): 111–120. [CrossRef](#)
- Pearson, R. K. 2020. Exploratory Data Analysis Using R. Published June 30, 2020 by Chapman and Hall/CRC, 1–562.
- Phillips, S. J., R. P. Anderson, R. E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, **190** (3–4): 231–259. [CrossRef](#)
- Phillips, S. J., M. Dudik. 2008. Modeling of species distributions with MaxEnt: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, **31** (2): 161–175. [CrossRef](#)
- Pitman, R. L., P. Ensor. 2003. Three forms of killer whales [*Orcinus orca*] in Antarctic waters. *Journal of Cetacean Research and Management*, **5** (2): 131–139.
- Qiao, H., J. Soberón, A. T. Peterson. 2015. No silver bullets in correlative ecological niche modelling: insights from testing among many potential algorithms for niche estimation. *Methods in Ecology & Evolution*, **6** (10): 1126–1136. [CrossRef](#)
- Radosavljevic, A., R. P. Anderson. 2014. Making better Maxent models of species distributions: complexity, overfitting and evaluation. *Journal of Biogeography*, **41** (4): 629–643. [CrossRef](#)
- Risch D, T. Norris, M. Curnock, [et al.]. 2019. Common and Antarctic minke whales: conservation status and future research directions. *Frontiers in Marine Science*, **6**: 247. [CrossRef](#)
- Robinson, N. M., W. A. Nelson, M. J. Costello, [et al.]. 2017. A systematic review of marine-based species distribution models [SDMs] with recommendations for best practice. *Frontiers in Marine Science*, **4** (421). [CrossRef](#)
- Savenko, O. 2020. Sightings of Antarctic minke whales, *Balaenoptera bonaerensis*, near the Kiev Peninsula [West Antarctica] during the summer period of 2019. *Ukrainian Antarctic Journal*, No 2: 68–74. [CrossRef](#)
- Siegel, V., J. L. Watkins. 2016. Distribution, biomass and demography of Antarctic krill, *Euphausia superba*. In: V. Siegel [ed.]. *Biology and ecology of Antarctic krill*. Springer International Publishing, Cham, Switzerland, 21–100.
- Smith, J. N., N. Kelly, I. W. Renner. 2021. Validation of presence only models for conservation planning and the application to whales in a multiple-use marine park. *Ecological Applications*, **31** (1): e02214. [CrossRef](#)
- Tobeña M, R. Prieto, M. Machete, [et al.]. 2016. Modeling the potential distribution and richness of cetaceans in the Azores from Fisheries Observer Program Data. *Frontiers in Marine Science*, **3**: 202. [CrossRef](#)
- Tynan, C. T., D. G. Ainley, I. Stirling. 2009. Sea ice: a critical habitat for polar marine mammals and birds. In: D. N. Thomas, G. S. Dieckmann (eds). *Sea ice*. Wiley, Chichester, 395–424.
- Williams, R., N. Kelly, O. Boebel, [et al.]. 2014. Counting whales in a challenging, changing environment. *Scientific Reports*, **4** (4170). [CrossRef](#)
- Worby, A. P., J. C. Comiso. 2004. Studies of the Antarctic sea ice edge and ice extent from satellite and ship observations. *Remote Sensing of Environment*, **92** (1): 98–111. [CrossRef](#)
- Zhao, X., H. Su, A. Stein, [et al.]. 2015. Comparison between AMSR-E ASI sea-ice concentration product, MODIS and pseudo-ship observations of the Antarctic sea-ice edge. *Annals of Glaciology*, **56** (69): 45–52. [CrossRef](#)



ECOLOGY OF THE NORTHERN MOLE MOLE (*ELLOBIUS TALPINUS*) IN THE CENTRAL REGIONS OF ITS RANGE: CHARACTERISTICS OF HABITATS IN AREAS OF THE SPECIES' OCCURENCE

Elena Artemieva 

Key words

northern mole vole, burrowing animals, fauna, biotope, soil, landscape, steppe, Middle Volga region

doi

<http://doi.org/10.15407/TU2310>

Article info

submitted 04.02.2022

revised 00.00.2022

accepted 00.00.2022

Language

English, Ukrainian summary

Affiliations

Italian Society of Natural Sciences
(Milan, Italy)

Correspondence

Elena Artemieva; Italian Society of
Natural Sciences, 55 Corso Venezia,
Milan, 20121 Italy;
e-mail: hart5590@gmail.com;
orcid: 0000-0001-5261-3421

Abstract

Burrowers are the main creators, converters, and keepers of landscapes and soils of steppe ecosystems. The northern mole vole *Ellobius talpinus* (Pallas, 1770) is a rather widespread species of burrowing animals, an indicator species of various types of steppes, with a pronounced environment-forming activity. Fourteen large colonies of *E. talpinus* were studied in the Middle Volga region during the field seasons of 2006–2021. The agrochemical indicators of the soil characterise the possibility of developing certain steppe microstations, in which specific plant associations are formed. The parameters of soil samples and their combinations show the suitability of the formation of those plant associations that will correspond to the conditions of existence, reproduction, and feeding of burrowing rodents, in this case, the northern mole vole. The agrochemical features of steppe landscapes and habitats of the northern mole vole *E. talpinus* in the Middle Volga region are considered as stable trends in the formation of steppe communities. The northern mole vole *E. talpinus* prefers soils with a neutral or slightly alkaline pH, moderate phosphorus and calcium content, high copper and manganese content, moderate zinc content, uncontaminated by heavy metals (sometimes with an excess of cadmium content in the ancient layers of the parent rock) and rather loose (from loose sand and sandy loam to light and medium loam), which is easily carried out when digging the burrow, easily digs and deepens, for arranging chambers and passages, when extracting rhizomes, tubers, and bulbs of fodder plants. In the studied region, the steppe mole vole is generally attached to steppe and steppe landscapes, forb-feather grass-fescue steppes on parent sand and sandstone, chalk rocks; it chooses burrowing sites with steppe vegetation of various options, preferring calciphilic and psammophilic associations. The mole vole, as well as other burrowing rodents, are indicators of steppe landscapes and the preservation of soil in their biotopes, which, in turn, are indicators of the preservation of steppe habitats. The type of soil, its main features, as well as landscape characteristics of the habitat are important regional diagnostic characters of *E. talpinus* colonies.

Cite as

Artemieva, E. 2022. Ecology of the northern mole vole (*Ellobius talpinus*) in the central regions of its range: characteristics of habitats in areas of the species' occurrence. *Theriologia Ukrainica*, **23**: 87–109. [In English, with Ukrainian summary]

Екологія сліпачка степового (*Ellobius talpinus*) у центральних областях ареалу: характеристика біотопів у місцях поселення виду

Єлена Артем'єва

Резюме. Землерой-норники — головні творці, перетворювачі та зберігачі ландшафтів і ґрунтів степових екосистем. Сліпачок *Ellobius talpinus* (Pallas, 1770) — досить поширений вид землерой-норників, індикаторний вид ссавців для різних типів степів, з виразною середовищевірною активністю. Досліджено 14 великих колоній *E. talpinus* у Середньому Поволжі протягом польових сезонів 2006–2021. Агрохімічні показники ґрунту характеризують можливість розвитку окремих степових мікростацій, на яких сформовані специфічні рослинні асоціації. Показники зразків ґрунту та їх комбінації свідчать про придатність утворення тих рослинних асоціацій, які відповідатимуть умовам проживання та розмноження, живлення норників — у даному випадку сліпачка. Сталими тенденціями у формуванні степових угруповань є агрохімічні особливості степових ландшафтів і біотопів сліпачка *E. talpinus* у Середньому Поволжі. Сліпачок *E. talpinus* віддає перевагу облаштуванню нір у ґрунтах з нейтральним або слаболужним рН, помірним вмістом фосфору та кальцію, високим вмістом міді та марганцю, помірним вмістом цинку, незабрудненому важкими металами (іноді з надлишком кадмію в давніх шарах материнської породи) і досить пухких (від пухких пісків і супісків до легких і середніх суглинків), які легкі для риття підземних ходів, довгих тунелів та облаштування камер, викопування кореневищ, бульб і цибулин кормових рослин. У досліджуваному регіоні сліпачок в основному приурочений до степових і степових ландшафтів, різнотравно-ковилових і злаково-типчакових степів на материнських пісках і пісковицях, крейдових породах, обираючи місця для норіння зі степовою рослинністю різних варіантів і віддаючи перевагу кальцифільним та псамофільним асоціаціям. Сліпачок, як і інші підземні гризуни, є індикатором степових ландшафтів і збереженості корінних ґрунтів, які у свою чергу є показниками збереженості степових біотопів. Тип ґрунту, його основні характеристики та ландшафтні характеристики біотопу є важливими регіональними діагностичними особливостями поселень *E. talpinus*.

Ключові слова: сліпачок, землерой-норники, фауна, біотоп, ґрунт, ландшафт, степ, Середнє Поволжя.

Introduction

The northern mole vole *Ellobius talpinus* (Pallas, 1770) (Rodentia, Cricetidae) is a widespread species, typical for the steppes, which are now being aggressively developed by humans. The northern mole vole through most of its range is represented by the nominative subspecies *Ellobius talpinus talpinus* (Pallas, 1770) [Zubko 1940; Pavlinov *et al.* 2002; Pavlinov & Lisovsky 2012].

The species is widely variable with different forms of fur colouration (from light beige to black). The species has different body measurements. Individuals of both small and large sizes are found throughout the range. The species is represented by two geographical forms corresponding to two subspecies inhabiting the western and central parts of the range. In the western parts of the range (east and south of Ukraine, including Donets basin, Lower Dnipro region, Azov Region and Steppe Crimea), it is represented by the subspecies *Ellobius talpinus tanaiticus* Zubko, 1940.

It is an indicator species in ecological studies of the steppes [Zagorodniuk 1999; Kondratenko & Zagorodniuk 2006; Korobchenko *et al.* 2010] and a model object of palaeontological studies of the fauna of the Quaternary period [Topachevsky & Rekovets; Vinogradov & Gromov 1952]. It is easily vulnerable species living in virgin steppes. With fresh ploughing of steppes, the species can live only one to two seasons. The species is very sensitive to habitat changes. It requires obligatory living conditions: maintenance of food supply [Sakhno 1971, 1978; Korobchenko 2008] and uncontaminated soils. It does not settle in areas that have been cultivated for a long time [Tovpinets 1993].

The species shows little terrestrial activity. As a rule, the animals spend most of the time underground in their burrows. The key features of the biology and ecology of the species are associated with the choice of certain habitats. In a wide range, habitat preferences of the species change; it leaves its usual habitats. In the central areas of the range, the choice of habitats is stable.

In the Middle Volga region, the northern mole vole lives only in the Right Bank, on virgin lands [Abrakhina *et al.* 1993]. The main diet of mole voles is the underground parts of plants: bulbs, rhizomes, and tubers. It prefers irises, garlic, onions and tulips [Elina *et al.* 2016], gladioli, rhizomes of cereals, aerial parts of herbaceous plants. The range of fodder plants is wide and includes most plant species that occur in burrow-suitable habitats [Sakhno 1971, 1978].

The aim of the article is to study the ecology of the northern mole vole *E. talpinus* in the central region of its geographic range.

Materials and Methods

During the field seasons of 2006–2021, mapping and survey of *E. talpinus* settlements, collection and laboratory analysis of soil samples were carried out in the following areas of the Ulyanovsk region, Russia: Arbuginska Steppe, Vyrestaykinska Steppe, and Shilovska Forest-steppe in the Sengileevskie Mountains National Park of the Sengileevsky district; Marievka Steppe, Vasilevka Steppe, and Surulovska Forest-steppe in the Novospassky district; Akulovska Steppe and Varvarovska Steppe in the Nikolaevsky district; Oktyabrskaya Steppe and Bogdanovsky Reserve in the Radishchevsky district; Bakhteevsky Ridges Reserve in the Starokulatkinsky district; Shikovska Steppe and Andreevka Steppe in the Pavlovsky district.

The number of individuals in *E. talpinus* settlements was estimated according to previously developed methods, as for the western parts of the species range [Korobchenko 2008; Korobchenko & Zagorodniuk 2008; Zagorodniuk & Korobchenko 2008a–b] and for the eastern parts of the range [Chernogaev 1981; Evdokimov & Pozmogova 1998]. For the eastern parts of the range, a method for counting colonies of the species was developed [Evdokimov 1997, 2001].

Route survey was carried out on a 367.2 km long distance by walking and on a 2478.5 km route by car. The choice of routes was dictated by the study of the preservation of the habitats of the species, that is, the search for primary indigenous steppe sites that have been preserved in the studied region. The author understands a colony as a group of settlements of a species. Large colonies mark 6 populations of the studied region. A total of 6 populations, 13 colonies, and 102 settlements of this species were studied on a total area of 3.927 km² (steppes make up 1862.5 km² or 5% of the total area of the study region). Eleven soil samples were analysed; one from each colony marking the population (Table 1). The identification of plants was carried out according to Maevsky [2006] and Blagoveshchensky [1984]. A list of 17 reference points (coordinates) of the studied territories of the Middle Volga region is presented in Table 1.

The collection and analysis of photographs of mole voles living in different types of soils was carried out. According to the photographs of the colour phenotypes of *E. talpinus*, the correspondence of the colour phenotype to a certain type of soil was revealed. Photos were taken from public domain sources (OSINT): 250 photos.

Study of the soil cover of *E. talpinus* colonies. Soil types, its main characteristics, and assessment of the condition of *E. talpinus* colonies in the Middle Volga region were determined. Soil samples were taken from the sites of population groups of the species according to the standard method, the mechanical composition of the soil and the content of heavy metals, micro- and macroelements were determined from the soil dumps of the mole vole in the sites of its settlements in burrow-suitable habitats [Artemieva 2022a].

Mapping of animal habitats. Field observations and mapping of habitats with mole vole settlements were carried out using GIS-technologies. Thus, to identify colonies of *E. talpinus* in the Middle Volga region, a general map of animal habitats was developed based on special maps and atlases: general geographic and topographic maps of the Ulyanovsk region, soil, geological, landscape maps, etc. (see below) [Artemieva *et al.* 2018]. Further, in accordance with the topic of this study, private maps were prepared: maps of specific settlements of the species with the indicated points of their locations. Light green colour shows areas of preserved native steppes under typical steppe vegetation. All other types of animal habitats have been removed from the map to avoid excessive visual variegation, distracting attention.

Table 1. Results of the analysis of soil samples and the degree of availability (total content of mobile forms of mineral substances) in the habitats of *E. talpinus* colonies in the Middle Volga region

Таблиця 1. Результати аналізу ґрунтових проб та ступінь забезпеченості (валовий вміст рухомих форм мінеральних речовин) у біотопах з розташуванням колоній *E. talpinus* у Середньому Поволжі

No. of samples, date	Location, coordinates	Habitats, station	Soil type	No. in Tables 3–4
1. 3.05.2009	near the village of Vyrystaikino, Sengilevsky district; 53.823083 N, 48.930972 E	feather grass-tyrsa-fescue steppe	sandy loam	–
2. 6.05.2009	near the village of Bakhteevka, Starokulatkinsky district; 52.755083 N, 47.761722 E	petrophytic steppe, the foot of the chalk hills	carbonate chernozem	–
3. 9.05.2009	near the village of Shikovka, Pavlovsky district; 52.630028 N, 47.41175 E	petrophytic steppe	carbonate chernozem	–
4. 10.05.2009	near the village of Nova Andreevka, Pavlovsky district; 52.647250 N, 47.408028 E	petrophytic steppe	carbonate chernozem	–
5. 4.05.2010	near the village of Marevka, Novospassky district; 53.131306 N, 48.125889 E	sandy steppe	sands, sandy loam	–
6. 5.05.2010	near the village of Vasilevka, Novospassky district; 53.059611 N, 48.044194 E	sandy steppe	sands, sandy loam	–
7. 28.07.2016	near the village of Varvarovka, Nikolaevsky district; 53.105722 N, 47.480528 E	sandy steppe	sands, sandy loam	–
8. 24.08.2017	near the village of Staroe Zelenoe, Starokulatkinsky district; 52.801083 N, 47.815694 E	petrophytic steppe, the foot of the chalk hills	humus-calcareous soils	9
9. 20.05.2018	near the village of Surulovka, Novospassky district; 53.058917 N, 47.741306 E	petrophytic steppe, the foot of the chalk hills	carbonate chernozem	–
10. 20.05.2018	near the village of Solovchikha, Radishchevsky district; 52.968322 N, 47.801761 E	petrophytic steppe, the foot of the chalk hills	carbonate chernozem	6
11. 5.05.2019	near the village of Shilovka, Sengilevsky district; 50.0081667 N, 48.6724444 E	feather grass-tyrsa-fescue steppe	sandy loam	–
12. 27.06.2019	near the village of Solovchikha, Radishchevsky district; 52.968322 N, 47.801761 E	petrophytic steppe, the foot of the chalk hills	chalky chernozem soils	7
13. 28.06.2019	near the village of Sytinka, Pletma, Pavlovsky district; 52.618211 N, 46.824172 E	valley of the Kasley-Kadada river, floodplain meadow	chalky chernozem soils, sandy outcrops, sandstones	11
14. 29.06.2019	Akulovska Steppe SPNA, Nikolaevsky district; 53.081478 N, 47.385078 E	stone chalk steppe, chalk outcrops, old chalk quarry	chalky chernozem soils	3
15. 29.06.2019	Akulovska Steppe, Nikolaevsky district; 53.101194 N, 47.365972 E	sandy steppe, outcrops of brown sands and drain sandstones	sandy soils	4
16. 29.06.2019	Akulovska Steppe, Nikolaevsky district; 53.101194 N, 47.365972 E	sandy steppe, outcrops of pink ferruginous sands	sandy soils	5
17. 9.09.2019	Arbuginska Steppe, Sengilevsky district; 54.1122222 N, 48.5734722 E	feather grass-tyrsa-fescue steppe	sandy loam	1
18. 11.06.2020	near the village of Staroe Zelenoe, Starokulatkinsky district; 52.801083 N, 47.815694 E	petrophytic steppe, the foot of the chalk hills	carbonate chernozem	10

No. of samples, date	Location, coordinates	Habitats, station	Soil type	No. in Tables 3–4
19. 14.06.2020 13.07.2021	near the village of Oktyabrsky, Radishchevsky district; 53.017569 N, 47.926746 E	Oktyabrsky pond, halophyte meadow	chernozem	8
20. 1.08.2021	near the village of Mordovo, Sen-gileevsky district; 54.344475 N, 49.4851139 E	Mordovian Bay, halophytic meadow	chernozem	2

The map scale of 1 : 500 000 makes it possible to simultaneously reflect the existing patterns in the distribution of animals and the most fully characterise their living conditions. Visual interpretation of natural differences (a special term for visual spatial differences in the surfaces of photographs of biotopes, adopted in GIS-technologies) was carried out according to their structure, geometry, and colour based on Landsat multispectral images (Landsat 4.5 TM, Landsat 7 ETM+, Landsat 8 OLI/TIRS); medium and high resolution program Google Earth 6.1. The georeferencing of the points was made with the help of satellite GPS navigators. For all natural types of landscapes, the level of their anthropogenic transformation was necessarily taken into account.

The basis for creating a map of the natural landscape complexes of the region under study are satellite images of the Landsat program, up-to-date satellite imagery data from the USGS (Science for a changing world) website, U.S. Department of the Interior (<http://www.usgs.gov/>); website of GloVis, U.S. Department of the Interior (<http://glovis.usgs.gov/>), and Earth Explorer (<http://earthexplorer.usgs.gov/>). The collected material was processed and analysed using the Google Earth and SAS programs Planet. As a topographic basis for field work and subsequent processing of the material, atlas maps at a scale of 1 : 200 000 and 1 : 100 000, a forest map of the Ulyanovsk region at a scale of 1 : 200 000 and 1 : 100 000, and Landsat/ETM+2000 satellite images were used.

Point descriptions are the information base of the database created in Google Earth 6.1. The number of described points is 308; they cover almost all areas of the studied region. In general, 858 images of the study area were analysed. Sketch maps were compiled using ArcGIS 10.2 and Google Earth Pro 7.3.3.7786 software and graphic editors.

Results

Colonies of the northern mole vole

The section presents data on the spatial position of *E. talpinus* colonies in the studied territory of the Middle Volga region, landscape and soil features of the areas where they are located. The data is given in chronological order. Steppe maps of the studied region show areas of colonies and individual settlements of *Ellobius talpinus* (Fig. 1).

The studied region is located between the forest and the steppe zones and is part of the forest-steppe zone. In the territory of the Ulyanovsk region, two provinces of the forest-steppe landscape zone can be distinguished: the Volga Upland (Right Bank) and the forest-steppe of the Lower Volga region (Left Bank), as well as a transitional territory between the Lower and Upper Volga regions—the area of the Kondurcha River (Left Bank). In the territory of the Ulyanovsk region, two natural regions have been identified: Predvolzhsky and Zavolzhsky. Predvolzhsky lies entirely within the central part of the Volga Upland, whereas Zavolzhsky in the low valley of the Volga River [Artemieva *et al.* 2018].

The structure of the Predvolzhsky natural complex includes various forest-steppe and steppe ecosystems of the Right Bank: upland cretaceous pine and pine-broad-leaved, broad-leaved-pine and broad-leaved forests, steppes. The Zasyzran steppe ecosystems include shrub, stony chalk, sandy, clay, saline steppes and their mixed variants. The Zavolzhsky natural complex includes flat forest and steppe ecosystems of the Left Bank: floodplain pine and broad-leaved, mixed forests, floodplain meadows, and preserved areas of primary feather-grass-fescue steppes [Artemieva *et al.* 2018]. The mole voles live only in the steppes of the Right Bank, but not of the Left Bank.

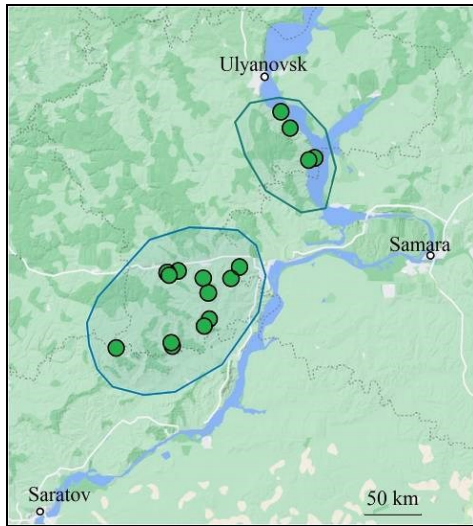


Fig. 1. Map of the study areas of *E. talpinus* in the Middle Volga region (GIS resources of Google were used: <https://bit.ly/3HK7em9>).

Рис. 1. Карта-схема районів дослідження *Ellobius talpinus* у Середньому Поволжі (використано ГІС-ресурси Google: <https://bit.ly/3HK7em9>).

The area of preserved primary steppes in the studied region is 1862.5 km² or 5 % of the total area of the region. The terrain in the habitats of the mole vole is steppe areas under typical vegetation, sometimes in combination with forest pegs, as well as hayfields and pastures on steppe lands. At present, a significant area of the indigenous steppes has been ploughed up and turned into agricultural landscapes. They were preserved mainly in places not suitable for farming: along the slopes of gullies and ravines, forest edges, roadsides, and small watersheds. The type of steppe vegetation depends mainly on edaphic (soil-ground) conditions.

Sandy and stone chalk steppes occupy the poorest soils and ground substrates. Psammophyte steppe areas are formed on sandy soils, as a rule, on the site of flattened pine forests. Petrophytic steppes are distributed only in the Predvolzhsky region and cover the southern areas of the Middle Volga under study. They are usually located on strongly gravelly, even skeletal soils on chalk slopes of the southern exposure and petrophytic areas of vegetation along the slopes of river valleys (Sura and Inza rivers). Shrub steppes are rarely located on the slopes of the northern exposure. The steppe areas occupy the largest area in Sengileevsky, Novospassky, Nikolaevsky, Radishchevsky, Starokulatskiy, and Pavlovsky districts.

Sengiley population

The Sengiley population unites four large colonies of the species (Fig. 2).

Vyrystaikino colony of *E. talpinus*. Located near the village of Vyrystaikino of the Sengileevsky district, Tubaik ravine (Vyrystaykinska Steppe SPNA, cluster of the Sengileevsky Mountains National Park).

Landscape areas in the locations of the settlements: rocky chalk steppe on hills, feather grass-fescue, feather-grass and fescue steppes with tyrsa, feather-grass-fescue-crinitaria steppes with pinnate feather grass *Stipa pennata* L. Background vegetation includes bulbous and rhizomatous ephemeroïds; prostrate twig *Kochia prostrata* (L.) Schrad., spring adonis *Adonis vernalis* L. [Artemieva et al. 2017].

Shilovka colony of *E. talpinus*. Located in the territory of the Shilovska Forest-steppe SPNA of the Sengileevsky district (a cluster of the Sengileevsky Mountains National Park).

Landscape areas in the locations of the settlements: tyrs and tyrs-fescue steppes with tyrsa *Stipa capillata* and fescue *Festuca valesiaca*, with pinnate feather grass *Stipa pennata* L. [Artemieva et al. 2017]. Background vegetation: hill violet, dwarf iris, *Potentilla vernalis*, *Scorzonera austriaca*, *Astragalus testiculatus*, *Ephedra dystachya*, russian hazel-grouse, *Alyssum lenense*, etc.

Arbuga colony of *E. talpinus*. Located in the territory of the Arbuginskaya Steppe protected area of the Sengileevsky district (a cluster of the Sengileevsky Mountains National Park).

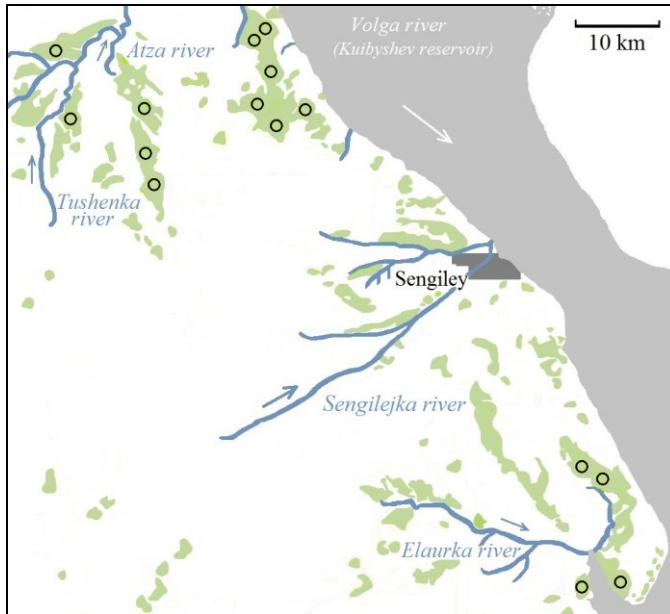


Fig. 2. Sketch-map map of *E. talpinus* settlements in the Sengileevsky district: Shilovska, Tushninska colonies; Vyrystayskinska, Mordovian colonies. The circles show the settlements in the steppe areas.

Рис. 2. Карта-схема поселень *Ellobius talpinus* у Сєнгїлєївському районї: Шилівська, Тушнінська колонїї; Виристайкінська, Мордовська колонїї. Кругами показано поселення на степових ділянках.

Landscape areas in the locations of the settlements: tyrsa and tyrsa-forb steppes with *Stipa capillata*, pinnate feather grass steppes with *Stipa pennata*, shrub steppes with *Spiraea crenata*, tyrsa-rump and meadow brome-forb steppes with coastal rump *Bromopsis riparia*. Background vegetation includes *Fritillaria ruthenica*, *Goniolimon elatum*, *Hedysarum grandiflorum*, *Scabiosa isetensis*, *Iris pumila*, *Pimpinella titanophila*, *Onosma simplicissima*, *Gypsophyla altissima*, and *Ephedra distachya* [Artemieva et al. 2017].

Mordovo colony of *E. talpinus*. Located on the shore of the Mordovian bay near the village of Mordovo of the Sengilevsky district.

Landscape plots in the locations of the settlements: a halophyte meadow along the shore of the Mordovia bay of the Kuibyshev Reservoir. Background vegetation includes yellow iris, *Lythrum salicaria*, riparian and meadow rhizomatous plant species.

Novospassky population

The Novospassky population includes three colonies of the mole vole (Fig. 3).

Surulovka colony of *E. talpinus*. Located in the territory of the Surulovskaya Forest-steppe protected area of the Novospassky district.

Landscape areas in the settlements: sandy steppe with *Cleistogenes squarrosa*, *Helichrysum arenarium*, *Sedum acre*; relic steppes with sheep *Helictotrichon* associations on the cretaceous eluvium. Background vegetation includes *Hedysarum grandiflorum*, *Scabiosa isetensis*, *Onobrychis arenaria*, etc.

Marevka colony of *E. talpinus*. Located in the territory of the Maryevska Steppe protected area of the Novospassky district.

Landscape areas in the locations of settlements: steppe petrophytic communities of clay and carbonate substrates, solonets and solonchak communities; fescue, fescue-forb, feather grass and feather-grass-forb steppes, with *Festuca valesiaca* and *Stipa capillata*, and *Stipa pennata* [Artemieva et al. 2017]. Background vegetation includes *Goniolimon elatum*, *Artemisia sanionica*, *Kochia prostrata*, *Limonium gmelinii*, *Salicornia europaea*, *Suaeda prostrata*, *Bassia sedoides*, *Amygdalus nana*, *Fritillaria ruthenica*, and *Tulipa biebersteiniana*.

Vasilevka colony of *E. talpinus*. Located in the territory of the Vasilevska Steppe SPNT of the Novospassky district.

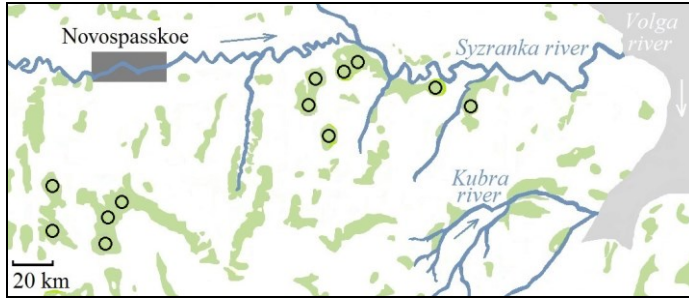


Fig. 3. Sketch-map of *E. talpinus* settlements in the Novospassky region: Maryevska and Vasilyevska colonies. The circles show the settlements in the steppe areas.

Рис. 3. Карта-схема поселень *Ellobius talpinus* у Новоспаському районі: Мар'ївська та Василівська колонії. Кругами показано поселення на степових ділянках.

Landscape areas in the locations of settlements: steppe petrophytic communities of clay and carbonate substrates, solonets and solonchak communities; fescue, fescue-forb, feather grass and feather-grass-forb steppes with *Festuca valesiaca*, *Stipa lessingiana*, and *Stipa capillata* [Artemieva et al. 2017]. Background vegetation includes *Palimbia salsa*, *Astragalus ucrainicus*, *Ferula caspica*, *Atraphaxis frutescens*, *Dianthus leptopetalus*, *Astragalus macropus*, *Jurinea multiflora*, *Kochia prostrata*, *Artemisia sanionica*, *Hedysarum grandiflorum*, *Iris pumila*, *Salvia nutans*, *Valeriana tuberosa*, and *Tulipa biebersteiniana*.

Nikolaevka population

This population includes two large colonies of the species (Fig. 4).

Akulovka colony of *E. talpinus*. Located in the territory of the Akulovska Steppe protected area of the Nikolaevsky district, which is situated on the watershed of the right bank of the Ardovat River (right tributary of the Kanadei River), 8 km south of the village of Praskovyino and 4 km west of the village of Kuroedovo of the Nikolaevsky district. The settlement Akulovka and the chalk factory do not currently exist, only the old chalk quarry has survived.

Landscape areas in the locations of the settlements: indigenous tyrs-fescue and tyrs steppes, slightly disturbed stony steppes on chalk substrates, feather-grass-fescue, brome, tyrs, pinnate-feather grass, oats, stony forb steppe communities; sandy steppes with *Festuca polesica*, *Stipa pennata*, *Cleistogenes squarrosa*, steppes dominated by *Bromopsis riparia* and *Phleum phleoides*, sheep and sheep-forb steppes with *Helictotrichon desertorum* [Artemieva et al. 2017]. Background vegetation includes endemic *Linaria volgensis*, *Alyssum gmelinii*, *Scorzonera ensifolia*, endemic *Dianthus volgicus*, *Matthiola fragrans*, *Allium tulipifolium*, *Oxytropis hippolyti*, *Clausia aprica*, etc.

Varvarovka colony of *E. talpinus*. Located in the territory of the Varvarovska Steppe protected area of the Nikolaevsky district, 4 km north-east of the village of Kuroedovo of the Nikolaevsky district.

Landscape plots in the locations of the settlements: feather grass-fescue and sandy steppes, feather-grass-fescue, brome, tyrs, pinnate-feather grass, ovsets, communities; sandy steppes with *Festuca polesica*, *Stipa pennata*, *Cleistogenes squarrosa*, *Bromopsis riparia*, sheep-forb steppes with *Helictotrichon desertorum* [Artemieva et al. 2017]. Background vegetation includes endemic *Linaria volgensis*, *Alyssum gmelinii*, *Scorzonera ensifolia*, endemic *Dianthus volgicus*, *Matthiola fragrans*, *Hedysarum grandiflorum*, *Nepeta ucranica*, *Campanula sibirica*, *Thalictrum minus*, *Syrenia cana*, *Scabiosa isetensis*, *Salvia stepposa*, *Adonis rosverna*, and *Phlomis rosverna*, *Phlomis pungens*, *Veronica spicata*, *Euphorbia seguieriana*, *Gypsophyla altissima*, and *Onosma simplicissima*, *Clausia aprica*, etc.

Radishchevo population

The Solovchikhinska and Oktyabrskaya colonies are the largest in this population (Fig. 5).

Solovchikha colony of *E. talpinus*. Located in the territory of the Bogdanovsky Reserve, near the village of Solovchikha of the Radishchevsky district.

Landscape areas in the locations of the settlements: rocky chalk forb steppes with *Stipa pennata*, *Cleistogenes squarrosa*, tyrsa steppes. Background vegetation includes calciphils: *Adonis vernalis*, *Polygala sibirica*, *Scabiosa isetensis*, *Globularia punctata*, *Thymus cimicinus*, *Salvia nutans*, *Centaurea ruthenica*, *Artemisia armeniaca*, *Artemisia sericea*, *Iris pumila*, and *Iris aphylla*.

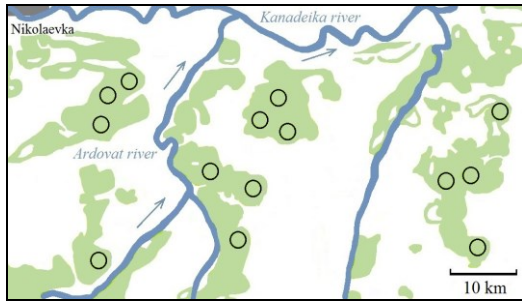


Fig. 4. Sketch-map of *E. talpinus* settlements in the Nikolaevsky region: Akulovska and Varvarovska colonies. The circles show the settlements in the steppe areas.

Рис. 4. Карта-схема поселень *Ellobius talpinus* у Миколаївському районі: Акулівська, Варварівська колонії. Кругами показано поселення на степових ділянках.

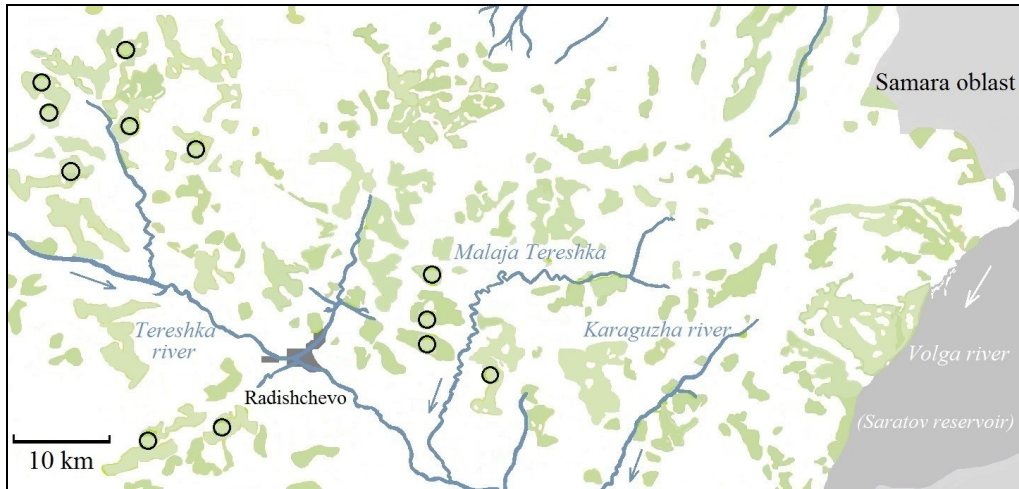


Fig. 5. Sketch-map of *E. talpinus* settlements in the Radishchevsky district. The circles show the settlements in the steppe areas.

Рис. 5. Карта-схема поселень *Ellobius talpinus* у Радищевському районі. Кругами показано поселення на степових ділянках.

Oktyabrsky colony of *E. talpinus*. It is located on the coast of the Oktyabrsky pond of the Radishchevsky district.

Landscape plots in the locations of settlements: forb-feather grass-fescue steppe with *Stipa pennata*, *Festuca polesica*. Background vegetation: *Lathyrus tuberosus*, *Astragalus austriacus*, *Astragalus onobrychis*, *Melilotus officinalis*, *Melilotus albus*, *Melilotus volgicus*, *Verbascum orientale*, *Verbascum lychnitis*, *Salvia tesquicola*, *Salvia stepposa*, *Inula helenium*, *Senecio schvetzovii*, etc.

Stara Kulatka population

The largest colony of this population is the Bakhteevka colony (Fig. 6).

Bakhteevka colony of *E. talpinus*. Located in the territory of the Bachteevsky Ridges Reserve protected natural area of the Starokulatkinsky district.

Landscape areas in the locations of the settlements: feather-grass-forb steppes with *Stipa pennata*, forb stony steppes with *Globularia punctata*, *Koeleria sclerophylla*. Background vegetation includes *Paenonia tenuifolia*, *Viola tanaitica*, *Crambe tataria*, *Hedysarum grandiflorum*, *Astragalus cornutus*, *Astragalus henningii*, *Linum ucranicum*, *Cephalaria uralensis*, *Veronica jacquinii*, *Salvia nutans*, *Iris aphylla*, etc.

Pavlovka population

The Shikovska colony is the most significant in the Pavlovka population (Fig. 7).

Shikovka colony of *E. talpinus*. Located in the Shikovska Steppe and Andreevka Steppe protected areas near the villages of Shikovka and Nova Andreevka of the Pavlovsky district.

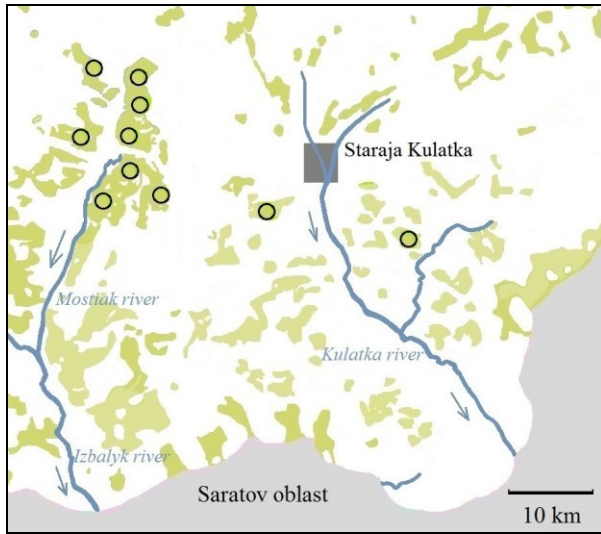


Fig. 6. Sketch-map of *E. talpinus* settlements in the Starokulatkinsky district. The circles show the settlements in the steppe areas.

Рис. 6. Карта-схема поселень *Ellobius talpinus* у Старокулаткінському районі. Кругами показано поселення на степових ділянках.

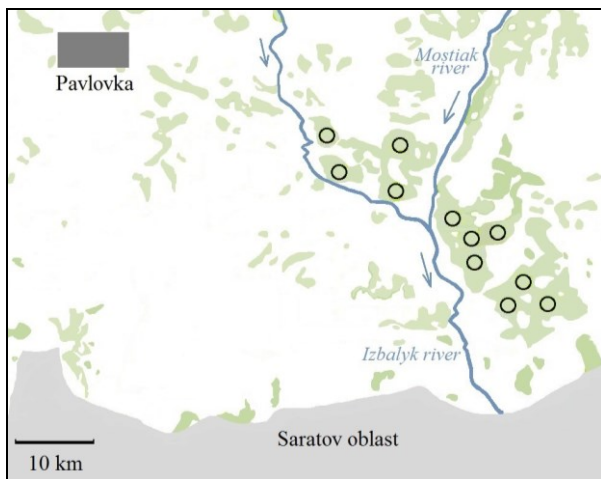


Fig. 7. Sketch-map of *E. talpinus* settlements in the Pavlovsky region. The circles show the settlements in the steppe areas

Рис. 7. Карта-схема поселень *Ellobius talpinus* у Павлівському районі. Кругами показано поселення на степових ділянках

Landscape areas in the locations of the settlements: stony, feather grass-forb, feather-grass-rump and shrub steppes, feather-grass-fescue-forb steppes with *Stipa pennata*, steppe solonetsous meadows [Artemieva et al. 2017]. Background vegetation includes *Iris pumila*, *Tulipa biebersteiniana*, etc.

Summary data

The data on the mole vole colonies are summarised in Table. 2.

The number of a completely developed family of *E. talpinus*, on average, is 15–20 individuals. The method for determining the abundance of *E. talpinus* is based on the fact that, on average, a young family comprises 3 to 6 individuals [Evdokimov 2001]. Therefore, the estimate of the total abundance of the species in the settlements is from 3 to 240 individuals, on average 121.5 individuals (1.215 ind./100 ha), 0.122 individuals per 1 ha (0.00122 ind./100 ha). The abundance of the species in the studied area is 0.031 ind./ha (0.00031 ind./100 ha) and in the area of preserved habitats of primary steppes (3.927 km²).

The abundance of the species in the sandy steppes is 391 individuals per ha, or 0.329 individuals per ha (0.00329 ind./100 ha) on an area of 1187 m² (1.187 km²). The abundance of the species in the stony cretaceous steppes is 701.5 ind./ha, or 0.288 ind./ha (0.00288 ind./100 ha) on an area of 2438 m² (2.438 km²). The abundance of the species in halophyte meadows is 79 ind./ha, or 0.245 ind./ha (0.00245 ind./100 ha) on an area of 302 m² or 0.302 km². In the sandy steppes, 34 settlements were found on a total area of plots of 1187 m² (1.187 km²). In the petrophytic steppes, 61 settlements

were noted on a total area of 2438 m² (2.438 km²). On halophytic meadows, 7 settlements were recorded on an area of 302 m² (0.302 km²). A total of 102 colonies of this species were identified on a total area of 3927 m² (3.927 km²). Percentage of the number of settlements in different types of habitats is as follows: 59.80% of settlements were found in petrophytic steppes; 33.33% are located in sandy steppes; 6.87 % were recorded on halophytic meadows.

Table 2. Characteristics of *E. talpinus* colonies in the Middle Volga regionТаблиця 2. Характеристики колоній *E. talpinus* в Середньому Поволзі

No. of colony, habitat, soil type	Date of observation	Number of settlements / ha	Number of soil emissions	Settlement area square, m ²	Average number of individuals in the settlement	Average relative density, ind./km ²	Average relative density, ind./100 ha
1. Vyrystaikino colony, petrophytic steppe, carbonate chernozem	30.04.–3.05.2009	3	82	129	13	0.035	3.5
2. Shilovka colony, petrophytic steppe, carbonate chernozem	5.05.2019 9.09.2019 8.05.2021	6 2 2	210 39 19	276 126 40 Σ 442	11.7	0.104	10.4
3. Arbuga colony, feather petrophytic steppe, carbonate chernozem	9.09.2019 8.05.2021	5 2	22 25	46 50 Σ 96	13.1	0.012	1.2
4. Mordovo colony, halophytic meadow, chernozem	1.08.–2.09.2021	6	160	282	11.5	0.069	6.9
5. Surulovka colony, petrophytic steppe, carbonate chernozem	13–15.05.2017 18–20.05.2018	5 3	165 102	363 250 Σ 613	16.4	0.035	3.5
6. Marevka colony, sandy steppe, sands, sandy loam	2.05.2009 1–4.05.2010	7 2	210 45	357 120 Σ 477	15.5	0.104	10.3
7. Vasilevka colony, sandy steppe, sandy loam	1–4.05.2010	2	48	160	11.5	0.023	2.3
8. Akulovska colony, sandy steppe, pink ferruginous sands, sandy soils	8–13.06.2010 27.07.2016	11 2	385 21	489 36 Σ 525	13.2	0.138	13.8
9. Varvarovka colony, sandy steppe on brown sands, sands, sandy loam	8–13.06.2010 28.07.2016	6 4	180 76	249 117 Σ 366	10.9	0.115	11.5
10. Solovchikha colony, chalky steppe, carbonate chernozem	11–17.07.2006 2.07.2010 13–15.05.2017 10–14.06.2020	2 2 5 2	25 23 98 26	37 34 163 32 Σ 266	14	0.092	9.2
11. Oktyabrsky colony, halophytic meadow, chernozem	14.06.2020 13.06.2021	1	18	20	10	0.112	11.2
12. Bakhteevka colony, chalky steppe, carbonate chernozem	18–24.05.2009 29.06.–5.07.09	10 1	285 49	337 164 Σ 501	14	0.138	13.8
13. Shikovka colony, steppe, carbonate chernozem, sandy soils	5–10.05.2009	11	275	407	13.4	0.127	12.7
Total	25 observations	102	2588	4284	168.2	1.104	110.3
Average		7.85	199.1	329.5	12.94	0.085	8.485

Soil characteristics of habitats of *E. talpinus* colonies

The analysis of the composition of soil emissions at plots in the habitats of *E. talpinus* colonies in the study region was performed (Table 3–4). The primary analysis of the soils was carried out earlier [Artemieva 2022a], here is presented an update of the extended and more detailed analysis for the development of the study. This allows to show new provisions that have not previously been received and published.

In Table 3, the given K₂O values are not per 1 kg of native soil or per 1 kg of dry soil, but the total content of mobile forms of mineral substances (similarly for other characteristics). The indicators of potassium and phosphorus in the soil are quite high, which is associated with the presence in this area of remains of a former large village where cattle were bred, and an old chalk factory and a quarry, which are no longer functioning, as well as the close proximity of modern settlements with cattle farms. Phosphorus, potassium, trace elements are given in mg/kg, and calcium and magnesium are given in $\mu\text{mol}/100\text{ g}$, which is required by the method of chemical analysis (State standard).

The manganese levels are also quite high, which is associated with the features of rocks that underlie the soil in this area. The uniqueness of the Akulovska Steppe and the Varvarovska Steppe lies in the fact that the fault of the Zhiguli dislocation passes through this territory, which formed a characteristic chalk landscape with chalk and sand outcrops on the surface. Manganese compounds are part of fluorite veins, which are located near the fault of the Zhiguli dislocation, as well as in the composition of silicified flasks. Geomorphologically, the middle plateau (in the southern part) of the Volga Upland is developed here with absolute elevations of 200–225 m a.s.l, composed of chalks and marls of Upper Cretaceous age. In the northern part, on the surface, there are remains of the Paleogene cover, composed of confluent ferruginous sandstones and sands with a high content of iron, which gives the sands a characteristic pink-crimson hue, as well as silicified flasks, which also include manganese compounds.

This section of the middle plateau was formed in the Miocene. Therefore, the Paleogene sandy-stony deposits here have already been destroyed by denudation. To the west and south, the remains of Paleogene deposits are still preserved. Agricultural crops are cultivated on the plakor, under which complex mineral additives with microelements, including manganese, are applied. Rain streams wash the remains of the compounds down the chalk and sandy slopes and soak into the chalk rocks and linger there, and are quickly washed out of the sandy rocks by rainfall.

The range of soil characteristics of colony habitats is quite wide and includes characteristic features of both sandy and carbonate chernozem soil types, which indicates the presence of two types of settlements of the species. This is important for the understanding of habitat choice by the species.

The species *E. talpinus* shows plasticity in the choice of soil with a wide variation in chemical parameters. This allows the species to live not only in steppe communities, but also in anthropogenically modified ones: on fresh arable lands, in secondary and upland meadows, etc. The mole vole avoids monodominant reed grass wastelands (with *Calamagrostis epigeios*) due to the dense, difficult-to-pass sods of the reed grass and the absence of forbs as the basis of the food supply. The sites of each group of *E. talpinus* settlements are characterised by their own unique set of soil characteristics of the station, which determines the features of the landscape, vegetation and food supply, as well as the size and density of the colony. The species is extremely dependent on the quality of the soil environment. Under conditions of severe soil contamination, in particular heavy metals, the existence of the mole voles is impossible. Therefore, when assessing the state of the populations of the species, it is necessary to identify the level of heavy metal compounds in the soil (Table 4).

In the studied areas of *E. talpinus* settlements, the content of heavy metals does not exceed the permissible norms (the landscape and habitats are not contaminated with heavy metals). In two sites of settlements (Akulovka colony and Solovchikha colony), an excess of cadmium content was noted, which may be due to the presence of Jurassic and Triassic deposits of cretaceous rocks, Paleogene drain sandstones, and oil deposits.

In comparison with the central areas of the range, *E. talpinus* also prefers well-preserved habitats to settle in the conditions of the Southern Urals: sandy steppes on sandy loams, stony steppes.

Table 3. Results of the analysis of soil samples and the degree of availability (total content of mobile forms of mineral substances) in the habitats of *E. talpinus* colonies in the Middle Volga regionТаблиця 3. Результати аналізу ґрунтових проб та ступінь забезпеченості (валовий вміст рухомих форм мінеральних речовин) у біотопах колоній *Ellobius talpinus* у Середньому Поволзі

No. of soil samples, habitat, soil type	pH*	Organic matter %	P ₂ O ₅ mg/kg, mobile	K ₂ O mg/kg, mobile	Ca μmol/100 g, ex-change	Mg μmol/100 g, ex-change	S mg/kg, mobile	Cu mg/kg	Zn mg/kg	Mn mg/kg	Mechanical composition***, fraction <0.01 mm, %
1. Arbuga colony, feather petrophytic steppe, carbonate chernozem	7.5	6.0	40	>1000	24.7	1.9	4.0	2.9	3.2	22.0	33.6 medium loam
2. Mordovo colony, halophytic meadow, chernozem	6.4	10.6	80	310 >180	14.3	3.8	15.0 >12.0	6.6 >3.3	0.9 <2.0	38.2	35.5 medium loam
3. Akulovska colony, petrophytic steppe, carbonate chernozem	7.3	3.9	118	490	10.6	0.6	2.0	1.8	5.3	52.0	32.5 medium loam
4. Akulovska colony, sandy steppe, brown sands, sandy soils	7.3	0.6	50	8	3.7	0.4	1.0	0.8	1.2	6.7	3.2 loose sand
5. Akulovska colony, sandy steppe, pink ferruginous sands, sandy soils	6.1	0.0	15	15	9	0.5	7.5	0.2	0.5	1.5	1.0 loose sand
6. Solovchikha colony, chalky steppe, carbonate chernozem	7.3	8.8	80.0	450.0	17.0	1.5	9.0	2.8	9.00	51.0	35.4 medium loam
7. Solovchikha colony, chalky steppe, carbonate chernozem	6.5	21.8	220	330	16.1	1.4	6.0	5.2	16.2	118.0	28.9 light loam
8. Oktyabrsky colony, halophytic meadow, chernozem	7.4	6.1	20	780	24.6	2.4	7.0	4.7	4.4	34.1	55.0 heavy loam
9. Bakhteevka colony, chalky steppe, carbonate chernozem	7.1	15.9	78.0	430.0	32.1	1.5	4.0	1.6	5.3	31.3	23.1 light loam
10. Bakhteevka colony, chalky steppe, carbonate chernozem	7.6	6.0	55	180	16.3	0.9	3.0	1.9	4.9	39.8	36.4 medium loam
11. Shikovka colony, steppe, carbonate chernozem, sandy soils	5.7	1.6	140	255	10.2	2.2	4.0	2.5	1.23	7.8	13.9 sandy loam
Total: 11 samples; Lim	5.7–7.6	0.6–21.8	15–220	15–>1000	3.7–32.1	0.4–3.8	1.0–15.0	0.2–6.6	0.46–16.2	1.5–118.0	1.0–55.0
probability, p	0.05	0.05	0.05	0.05	0.05	0.05	0.05	0.05	0.05	0.05	0.05
State standard**	[1]	[2]	[3]	[4]	[5]		[6]	[7]	[8]	[8]	

Note: * For pH ≤ 7.0, determination of phosphorus content (P₂O₅) and potassium content (K₂O) was carried out according to the Chirikov method; for pH > 7.0, the values are determined by the Machigin method; ** [1] State standard 26483-85; [2] State standard 26213-91; [3] State standard 26204-26205; [4] State standard 26204-91; [5] State standard 26487-85; [6] State standard 26490-85; [7] State standard 50684-94; [8] State standard 50686-94; [9] State standard 50685-94. *** Gradation of soil fractions of the mechanical composition: 5 to 10—connected sand; 10 to 20—sandy loam; physical clay particles <0.01 mm.

Table 4. Content of heavy metals (HM) in the analysed soil samples (total content of mobile forms of mineral substances) from the habitats of *E. talpinus* colonies in the Middle Volga region

Таблиця 4. Зміст важких металів (ТМ) у ґрунтових пробах (валовий вміст рухомих форм мінеральних речовин) у біотопах колоній *E. talpinus* у Середньому Поволзі

No. of soil samples, habitat, soil type	Cu, mg/kg	Zn, mg/kg	Pb, mg/kg	Cd, mg/kg	Ni, mg/kg
1. Arbuga colony, feather petrophytic steppe, carbonate chernozem	17.7	74.5	5.4	0.3	51.5
2. Mordovo colony, halophytic meadow, chernozem	17.1	30.3	10.9	0.5	55.5
3. Akulovska colony, petrophytic steppe, carbonate chernozem	9.2	85.6	24.7	5.6	31.6
4. Akulovska colony, sandy steppe, brown sands, sandy soils	2.0	8.9	2.8	0.4	13.7
5. Akulovska colony, sandy steppe, pink ferruginous sands, sandy soils	0.9	3.8	1.2	0.3	3.1
6. Solovchikha colony, chalky steppe, carbonate chernozem	12.8	33.8	31.0	3.9	53.5
7. Solovchikha colony, chalky steppe, carbonate chernozem	18.5	69.0	26.5	3.2	36.5
8. Oktyabrsky colony, halophytic meadow, chernozem	32.2	86.9	17.9	0.5	62.0
9. Bakhteevka colony, chalky steppe, carbonate chernozem	11.7	49.6	11.5	0.3	19.8
10. Bakhteevka colony, chalky steppe, carbonate chernozem	15.3	57.6	5.4	0.9	53.7
11. Shikovka colony, steppe, carbonate chernozem, sandy soils	6.4	16.2	5.7	0.8	10.7
Lim	0.87–32.2	3.8–86.9	1.2–31.0	0.285–5.6	3.1–62.0
Maximum allowable concentrations	55.0–132.0	100.0–220.0	32.0–130.0	2.0–3.0	80.0–85.0

The main characteristics of the soil of the settlement sites are neutral or slightly alkaline pH, high copper content, high manganese content, and the mechanical composition of the soil is from sandy loam to light loam. In the most extreme cases, the species may use a denser soil in the absence of a more suitable one: medium and even heavy loam. In the Orenburg region, the mole voles are also tied to steppe and steppe landscapes, forb-feather grass-fescue steppes on parent sandy and sandstone, chalk and red-coloured rocks. It chooses burrowing sites with steppe vegetation of various variants, preferring calciphilic and psammophilic associations.

The following plant species are characteristic for the mole vole station: *Salvia tesquicola*, *Taraxacum serotinum*, *Crinitaria villosa*, *Ceratoides papposa*, *Aster tripolium*, *Salicornia europaea*, *Tulipa scythica*, *Tulipa gesneriana*, *Gagea* sp., *Tanacetum millefolium*, *Tanacetum kittaryanum*, *Nedysarum grandiflorum*, *Hedysarum argyrophyllum*, *Nepeta ucranica*, *Onosma simplicissima*, etc. [Artemieva 2022b]. The station in the eastern regions of the range is shown in Fig. 8e–f.

Discussion

Number of colonies and edaphic factor

The species was first described from the Middle Volga region (Samara region) by P. S. Pallas in 1769. At present, *E. talpinus* is a rare endangered species everywhere. Over the past 20 years, the number of the mole vole throughout its range has significantly decreased, which is associated with the disappearance of suitable habitats. The species disappears as a result of the reduction of indigenous steppes. *E. talpinus* is a Neogene relic; colonies of this species mark refugia of ancient Neogene fauna and flora in the region [Beliakov 1976].

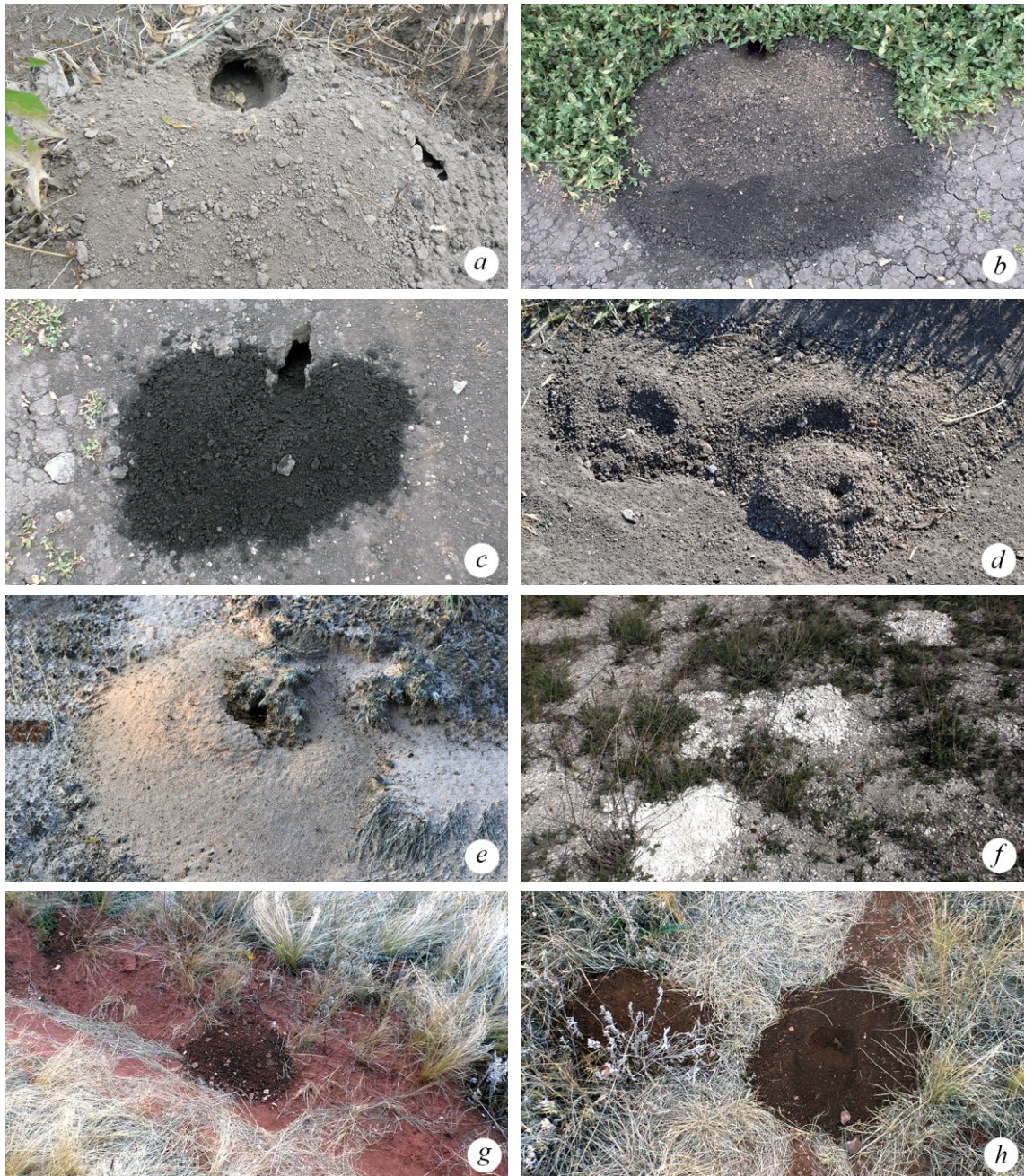


Fig. 8. Soil emissions and burrows of *E. talpinus*: *a*—Bogdanovsky Reserve SPNA, stony chalk steppe, carbonate chernozem, 02.07.2010; *b*—Oktyabrsky lake, halophytic meadow, clay loam, 13.07.2021; *c*—Oktyabrsky lake, stony chalk steppe, carbonate chernozem, 13.07.2021; *d*—Bachteevsky Ridges SPNA, stony chalk steppe, carbonate chernozem, 12.07.2021; *e*—Akulovska Steppe SPNA, sandy steppe, ferruginous sands, 27.07.2016; *f*—Surulovska Forest-steppe SPNA, cretaceous steppe, 20.05.2018; *g*—Orenburg region (Southern Urals), 14.09.2018; *h*—fescue-forb steppe with tulips, thin chernozems on Triassic redstones, 14.09.2018. Photo by the author.

Рис. 8. Викиди землі та нірки *Ellobius talpinus*: *a* — ООПТ «Богданівський заказник», кам'янистий крейдяний степ, карбонатний чорнозем, 02.07.2010; *b* — Октябрський ставок, галофітний луг, суглинок, 13.07.2021; *c* — Октябрський ставок, кам'янистий крейдяний степ, карбонатний чорнозем, 13.07.2021; *d* — ООПТ «Бахтеєвские увалы», кам'янистий крейдяний степ, карбонатний чорнозем, 12.07.2021; *e* — ООПТ «Акулівський степ», піщаний степ, залізні піски, 27.07.2016; *f* — ООПТ «Сурулівський лісостеп», крейдяний степ, 20.05.2018; *g* — Оренбурзька область (Південний Урал), 14.09.2018; *h* — типчаково-різнотравний степ з тюльпанниками, малопотужні чорноземи на триасових червоноцвітах, 14.09.2018. Фото автора.

The species was known to palaeontologists in Central Europe as widespread, but in recent decades it has literally ‘melted’ in nature. This is due to the catastrophic reduction of virgin steppes, the deterioration of soil quality, an increase in the degree of their pollution, a sharp reduction in the indigenous steppe vegetation and ploughing of the steppes. *E. talpinus* is a species hostage to the specifics of its ecology. The study of the key characteristics of its habitats (landscape, soil, vegetation, and food base) is the basis for monitoring and protecting its populations.

The species’ abundance in the past was high, but it had begun to decline sharply by the middle of the last century. The species has become rare in the western and central regions of its range [Bazhanov 1930; Erofeev 1930; Stroganova 1954; Davidovich 1964]. The abundance of the species remains low [Oparin *et al.* 2010; Beliakov 1976; Vinogradov 1995]. In Ukraine, *E. talpinus* was a widespread species in the past [Charlemagne 1920; Pidoplichko 1930; Kryzhov 1936; Zubko & Ostrikov 1961], but is currently endangered [Tovpinets 1993; Zagorodniuk & Korobchenko 2008a–b; Korobchenko *et al.* 2010]. The prospects for the survival of a species are determined by its key needs: environment quality (soil, landscape) and food supply (vegetation). Respectively, its existence in nature will be possible only if there are preserved sections of the primary indigenous steppes.

Previously, it was shown that the populations of the mole vole on sandy arenas have a lower abundance, but a higher density compared to the settlements on chalk arenas, which is probably due to the lower density of the sandy substrate compared to the chalk soil [Artemieva 2022a].

The most important factor in the habitat for *E. talpinus* is the mechanical and chemical composition of the soil. The animals, of course, do not have special organs that analyse chemicals and trace elements. However, they practically unmistakably choose steppe areas suitable for their habitation, focusing on the vegetation (food base) suitable for them, which is formed on certain types of soils with a certain chemical composition.

The species *E. talpinus* prefers soils that are not contaminated with heavy metals (sometimes with an excess of cadmium content in ancient soil layers) and rather loose (as a rule, loose sand, sandy loam, light loam, medium loam). Such soils are easily excavated and brought to the surface when digging burrows and constructing underground passages and chambers. Similar results were obtained earlier for ground-nesting birds (Middle Volga region) [Artemieva & Kalinina 2018, 2019; Artemieva *et al.* 2020; Artemieva & Grudinin 2021].

Soil-ground substrates are important for the formation of the specificity of the mole vole settlements, tied to a certain composition of the soil. The edaphic factor also influences the choice of food objects of the species, as it is decisive in the formation of certain plant associations of the steppes. Two ecological groups of the mole vole live in the Middle Volga region, which are associated with sandy arenas (sandy steppes) and with chalk arenas (stone chalk steppes). In settlements on sandy arenas, the fur colouration of the animals has reddish-sandy tones. In settlements on chalk arenas (stone chalk steppes), the fur colouration has a dark grey tone or it is melanistic (black).

The edaphic factor on a wide geographical scale varies across landscape zones in accordance with the general law of zonation [Isachenko 1991]. The edaphic factor influences steppe communities, vegetation, and burrowers through the plant components of the biocenosis. Specific plant associations are formed due to the diversity of habitat conditions, including soil, due to the selectivity of plants in a certain landscape-geographical zone towards them [Glazovskaya 2002]. In the same landscape zone, unequal soil conditions are created, which are reflected in the type of vegetation. This determines the spatial distribution of plants and burrowing animals [Sochava 1978; Milkov 1986].

Steppe Eurasia is a transcontinental megaregion stretching almost 9000 km across the entire continent with a heterogeneous strip up to 600 km wide in the latitudinal direction between 41°N and 56°N. This belt is united by modern and palaeohistorical exogenous processes, which determined the formation of loess and loess-like deposits, as well as erosional landscape genesis characteristic of arid and semi-arid climates [Chibilyov 2017]. The range of forest-steppe, steppe and desert-steppe landscapes forms an almost continuous mega-region of Inner Eurasia, which, in terms of natural history, is divided into three main sectors: western, central, and eastern. The western sector of Steppe Eurasia (East European steppe region) covers the forest-steppe, steppe, and desert steppe

of Eastern Europe (from the Carpathians to the Southern Trans-Urals, 3000 km long). The steppe zone of Eastern Europe covers the entire Black Sea region, Azov Sea, the southern outskirts of the Central Russian, Kalach, and Volga uplands, the Common Syrt and the South Urals with Mugodzhar. This territory is characterised by the development of powerful and high-humus chernozems (up to 2 m thick and 15%), which contribute to the formation of rich forb-grass steppes [Chibilyov 2017]. Representatives of the genus *Ellobius*, including *E. talpinus*, are distributed almost throughout the entire length of this megaregion.

The species *Ellobius talpinus* plays an environmental role in steppe communities. An example of a similar impact is the burrowing activity of the little ground squirrel *Spermophilus pygmaeus* (Pallas, 1778) in the Caspian Sea, which determines the structure of biogeocoenoses of semi-desert and arid steppes. In the same way, the steppe lemming *Lagurus lagurus* (Pallas, 1773) affects the levelling of vegetation in arid steppes [Zaletaev 1976; Mordkovich 1982]. The result of zoogenic environment formation can be considered as a new stage in the development of the zonal landscape [Zaletaev 1976]. The environmental activity of animals is the most important in open landscapes, primarily of desert and semi-desert [Zaletaev 1976], and steppe and forest-steppe [Pakhomov 1998; Bulachov & Pakhomov 2006; Pakhomov & Mischev 2007].

***Ellobius talpinus* as an index species and transformer of steppe landscapes**

The area of *E. talpinus* settlements vary from 10–20 to 100 m² and up to several hectares. The height of soil emissions can reach 35 cm [Beliakov 1976; Vinogradov 1995]. The area of the steppe inhabited by mole voles is full of mounds. These mounds are traces of the underground activity of the animals. Lateral burrows and entrances to burrows are clogged with ground plugs. From the burrow of the mole voles, one can see a small earthen fountain. The animal quickly works with its hind legs. Dry earth is crushed by teeth into small lumps. Heaps of earth thrown out by mole voles look like a dune or a miniature volcano. The mole vole pushes the ground with its paws, destroying the hard soil with large, forward-facing incisors. The length of the underground passage is 1.5 m. The animals dig daily and in the surface layers of the soil, make long passages into the depths of the subsoil, transfer and crush huge masses of ground. A small family of mole voles covers more than 25 m² of the surface with heaps of soil over the summer [Formozov 2006].

Colonies of *E. talpinus* are confined to the forest-steppe and steppe landscapes of the Right Bank of the Middle Volga region (Fig. 9a). The lower plateau of the Middle Volga region is mainly composed of chalk deposits, where ploughed open spaces predominate on chernozem and humus-calcareous soils. The area of development of ancient accumulative Volga terraces is composed of sandy and loamy deposits. Chernozem soils formed under the steppe vegetation [Natural... 1978; Mil'kov 1986; Artemieva *et al.* 2017].

Settlements of *E. talpinus* are confined to ancient territories that were under the influence of geological processes during the Paleocene period, parent rocks (rocks underlying soil horizons). Relic settlements of the mole vole exist on ancient sands, sandstones, and components of the cretaceous system (chalk, marl) (Fig. 9b). The mole vole settlements in areas of indigenous steppes are of ancient origin and of relic nature. The surviving fragments of the indigenous steppes are refugia of the core of calciphilic and psammophilic communities in the region. Settlements of *E. talpinus* are associated with certain types of soil: typical chernozems, especially calcareous ones (Fig. 8a–d), which were formed under the long-term influence of steppe vegetation, less often solonchaks and solods (Fig. 9c), calcareous soils (in areas with outcrops of cretaceous rocks).

The settlement areas of *E. talpinus* are quite conservative in time, confined not only to the currently preserved areas of steppe vegetation, but also to those that are located on former steppes, which indicates the presence of some kind of 'ecological memory' of the species. The surviving areas of primary steppes and meadows include forb meadow steppes, saline meadow steppes, moderately arid forb-fescue-feather grass steppes, steppe meadows, and halophytic meadows in the floodplains of steppe water bodies (Fig. 9d).

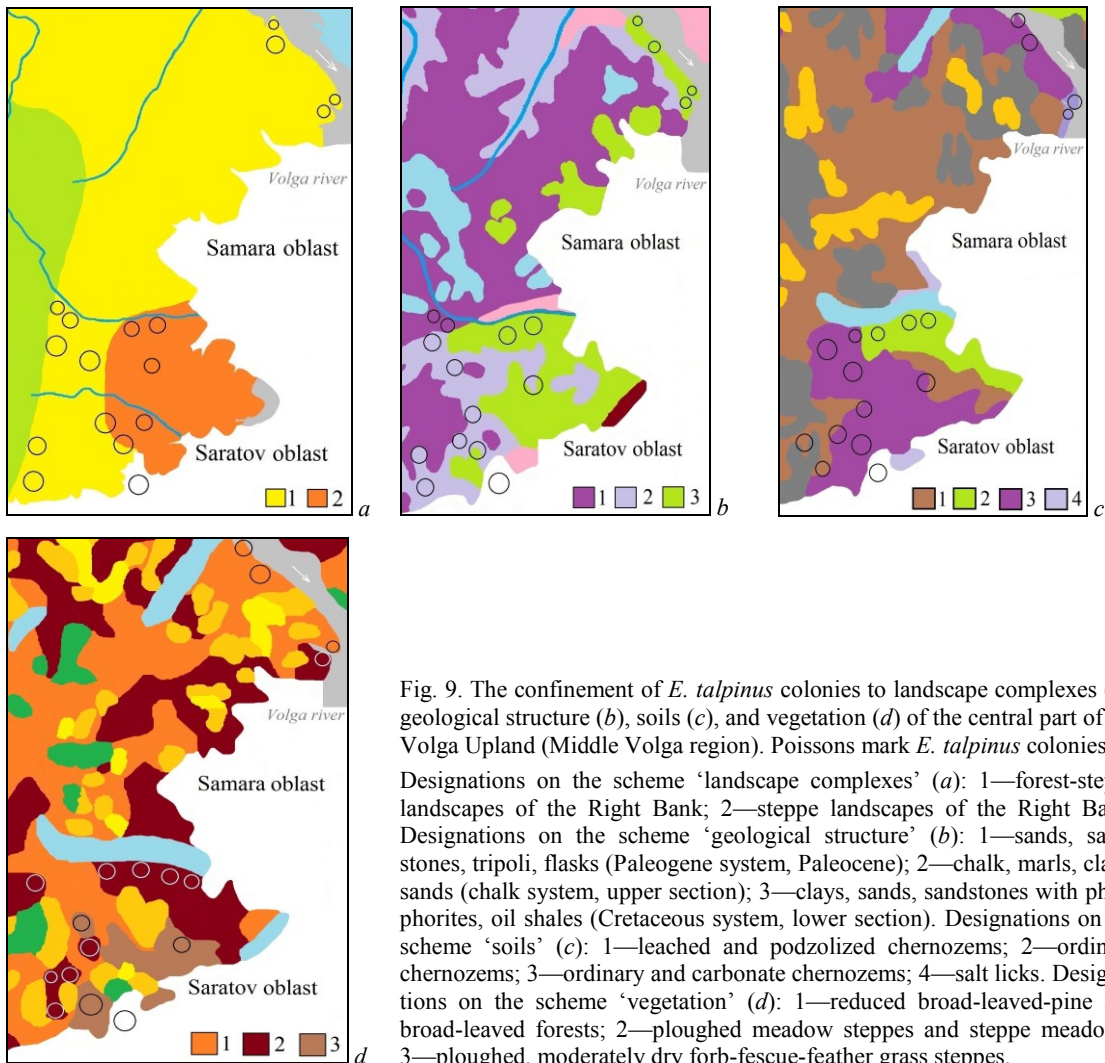


Fig. 9. The confinement of *E. talpinus* colonies to landscape complexes (a), geological structure (b), soils (c), and vegetation (d) of the central part of the Volga Upland (Middle Volga region). Poissons mark *E. talpinus* colonies.

Designations on the scheme 'landscape complexes' (a): 1—forest-steppe landscapes of the Right Bank; 2—steppe landscapes of the Right Bank. Designations on the scheme 'geological structure' (b): 1—sands, sandstones, tripoli, flasks (Paleogene system, Paleocene); 2—chalk, marls, clays, sands (chalk system, upper section); 3—clays, sands, sandstones with phosphorites, oil shales (Cretaceous system, lower section). Designations on the scheme 'soils' (c): 1—leached and podzolized chernozems; 2—ordinary chernozems; 3—ordinary and carbonate chernozems; 4—salt licks. Designations on the scheme 'vegetation' (d): 1—reduced broad-leaved-pine and broad-leaved forests; 2—ploughed meadow steppes and steppe meadows; 3—ploughed, moderately dry forb-fescue-feather grass steppes.

Рис. 9. Приуроченість колоній *Ellobius talpinus* до ландшафтних комплексів (a), геологічної будови (b), ґрунтів (c) та рослинності (d) центральної частини Приволзького височини (Середнє Поволжя). Пуасонами показані колонії *Ellobius talpinus*.

Позначення на схемі «Ландшафтні комплекси» (a): 1 — лісостепові ландшафти Правобережжя; 2 — степові ландшафти Правобережжя. Позначення на схемі «Геологічна будова» (b): 1 — піски, пісковики, трепели, опоки (палеогенова система, палеоцен); 2 — крейда, мергелі, глини, піски (крейдова система, верхній відділ); 3 — глини, піски, пісковики з фосфоритами, горючі сланці (крейдова система, нижній відділ). Позначення на схемі «ґрунти» (c): 1 — чорноземи лужні та опідзолені; 2 — чорноземи прості; 3 — чорноземи звичайні та карбонатні; 4 — солонці. Позначення на схемі «рослинність» (d): 1 — зведені широколистяно-соснові та широколистяні ліси; 2 — розорані лучні степи і остепенені луки; 3 — розорані помірно-посушливі різнотравно-типчаково-ковилові степи.

Ellobius talpinus in the central regions of its range (Middle Volga region) prefers habitats with the following landscape and community characteristics: sandy steppes (sandy and sandy soils, sand and sandy loam), stony chalk steppes (carbonate chernozems, light and medium loams), and ancient sandstone deposits (with good preservation of habitats). Soil parameters characterise the possibility of development of certain microstations and plant associations that form them. The indicators of soil samples and their combinations indicate the suitability of the formation of those plant associations that will correspond to the living conditions and reproduction of burrowing rodents (*E. talpinus*), as well as the living conditions of other animal species that form this zoocenosis.

The species *E. talpinus* in the Middle Volga region shows a clear dependence in the choice of habitats with certain soil characteristics (light sandy and carbonate-chernozem soils), confined to a certain type of landscape (steppe landscapes): sandy and chalk steppes, which is associated with living in the forest-steppe zone. *E. talpinus* exhibits plasticity in the choice of soil with a wide variation of parameters, which allows it to live not only in steppe communities, but also in anthropogenically modified areas: old fallows, fresh arable lands, secondary and upland meadows, even at the border of forest belts, etc. In this case, *E. talpinus* does not avoid monodominant reed heaths as a component of upland meadows. Other representatives of small mammals are often unable to master the dense, impenetrable sods of the ground reed grass due to the lack of herbs.

Compared to the central areas of the range, *E. talpinus* in the eastern regions (Southern Urals) shows a greater dependence on the choice of habitats with certain characteristics of the soil and landscape, which is associated with living in the zone of true steppes. Whereas the Volga populations are located in the forest-steppe zone. For the same reason, populations of the mole vole in the eastern regions of its range (Southern Urals) are more specialised than in the central regions (Middle Volga) [Artemieva 2022b].

Cryptic role of colouration

The influence of the edaphic factor on the variability of fur colouration and of the size of *E. talpinus* was established earlier [Artemieva 2022c]. The species is characterised by a wide variability in fur colouration, which marks groups of populations from different areas of the range.

An analysis of photographs of the colour phenotypes of *E. talpinus* showed that the black-and-brown, brown-red colour phenotypes are characteristic of the species' populations in the Orenburg region (Southern Urals); clay and red-colored soils are developed here. For carbonate chernozems, phenotypes of individuals of grey and greyish colour are characteristic. Melanistic individuals are characteristic in areas of true chernozems. In general, the colour of the fur of the dorsal part of the body varies from light grey and sandy-buffy-reddish to brownish, black-brown, and black. The colouration of the ventral part of the body is also brown or with a brownish tint [Pavlinov *et al.* 2002].

The conformity of the fur colouration in *E. talpinus* to the soil substrate of the settlements is as follows: reddish-sand-beige shades of individuals from settlements on sands and sandy loams (81 individuals; 32.4%). They are characteristic of the western parts of the range. Brownish and brown shades of individuals are typical for settlements on light and medium loams (55 individuals; 22%), which is characteristic of the central part of the range. Greyish and grey shades of individuals are characteristic of settlements on carbonate chernozems (47 individuals; 18.8%). They are noted in the Middle Volga region. Blackish and black (melanistic) individuals are found in settlements on ordinary, as well as leached and podzolized chernozems (33 individuals; 13.2%). Greyish-brown phenotypes are characteristic of settlements on gravelly soils (19 individuals; 7.6%). They are marked in the Crimea. More exotic variants of phenotypes are black-backed and reddish, which correspond to settlements on redstones (15 individuals; 6%) and are typical for the Southern Urals.

The colour of the top of the head is of particular importance in the life of the mole voles, since the predators first notice the head of the animal. The mole vole is often active during the daytime. It quickly digs a burrow and yet is forced to stick its head out for a while. Therefore, the colour of the head is always cryptic and corresponds to the colour of the soil in which the animal lives. In the territory of the Middle Volga region and the Southern Urals, partial and complete melanists were also noted (Fig. 10).

Habitat preferences of *Ellobius talpinus*

Soil as an edaphic factor determines the main characteristics of settlements, colonies, and populations, regional groups of populations of *E. talpinus*. The soil determines the spatial frames of the ecological option of the species in different areas of the range based on the soil substrate and the development of vegetation (food base) on these substrates. Therefore, soil characteristics are an important diagnostic parameter. This character determines the ecomorphology of the species: the type of fur colouration and the main morphometric parameters of individuals [Artemieva 2022c].



Fig. 10. Melanistic *E. talpinus* from the colonies in the Middle Volga region: *a*—partial melanist on loamy light calcareous soils (02.06.2020), photo by state inspectors of the Sengileevskiye Gory National Park; *b*—complete melanist on carbonate chernozems (summer 2021), photo by state inspectors of the Sengileevskiye Gory National Park (<https://ulpressa.ru>; <https://ulpressa.ru/tag/>).

Рис. 10. Меланісти *E. talpinus* із колоній Середнього Поволжя: *a* — неповний меланіст на суглинних легких карбонатних ґрунтах (2.06.2020), фото держінспекторів нацпарку «Сенгілеївські гори»; *b* — повний меланіст на карбонатних чорноземах (літо 2021 р.), фото держінспекторів Національного парку «Сенгілеївські гори» (<https://ulpressa.ru>; <https://ulpressa.ru/tag/>).

The species *E. talpinus* prefers for its colonies soils with neutral pH, with a moderate content of P_2O_5 and Ca, high content of Cu and Mn, moderate content of Zn, uncontaminated by heavy metals and rather loose (from loose sand and sandy loam to light and medium loam), which is easily taken out when digging a burrow, extracting rhizomes, tubers, and bulbs of fodder plants. In the Middle Volga region, colonies of *E. talpinus* are associated with steppe and steppe landscapes, forb-feather grass-fescue steppes on parent sandy, sandstone, and chalk rocks. It chooses burrowing sites with steppe vegetation of various variants, preferring calciphilic and psammophilic associations. Colonies of *E. talpinus* mark psammophilous communities of psammophyton refugia on ancient deposits of parent sandy rocks, calciphilic complex of vegetation on ancient cretaceous rocks too.

Thus, the mole vole marks two types of steppe communities:

- 1) Sand steppes (arenas). In fescue steppes, the phytocoenosis includes dominant species of the psammophilic complex. The species is also capable of inhabiting secondary steppes and up-land meadows.
- 2) Stony chalk steppes. In petrophytic steppes, the phytocoenosis includes dominant species of the calciphilous complex (Fig. 11).



Fig. 11. *Ellobius talpinus* habitat: stony chalk steppe (Middle Volga region), 20.05.2018. Photo by the author.

Рис. 11. Біотоп *Ellobius talpinus*: кам'янистий крейдяний степ (Середнє Поволжя), 20.05.2018. Фото автора.

Conclusions

As a result of studying the ecology of *E. talpinus* in the central area of its range, the following has been revealed.

1. The species *E. talpinus* plays an important environmental role, supporting the very existence of the steppes. Eurasian steppes (including anthropogenically transformed ones) can be considered typical habitats not only of the mole vole, but also of animals of other groups living next to it.
2. Soil type, its main characteristics as an edaphic factor, vegetation and landscape characteristics of the habitat are important regional diagnostic parameters of *E. talpinus* populations.
3. The mole vole is a key species of modern sandy and petrophytic (stony chalk) steppes preserved in its range. The mole vole is an index species of psammophilous and calciphilous communities. At present, many steppe burrowers are in a depressed state or have already disappeared on the remaining fragments of sandy and stony steppes, or they prefer other types of soils. This species is an indicator of the state and preservation of steppes and agricultural lands within Northern Eurasia.

Acknowledgments

The author expresses her gratitude to Lyudmila Maslennikova and Andrey Maslennikov for identifying steppe flora plants, to Daria Fomina and Dmitry Denisov for developing the biotope map, and to the employee team of the Testing Laboratory 'Ulyanovsk SAS' for analysing the soil samples.

The author expresses special gratitude to the leading researcher of the National Museum of Natural History of the National Academy of Sciences of Ukraine Igor Zagorodniuk for important consultations.

References

- Abrakhina, I. B., V. B. Osipova, G. N. Tsarev. 1993. *Vertebrates of the Ulyanovsk Region*. Ed. by D. I. Bibikov. Simbirskaya kniga, Ulyanovsk, 1–246. [In Russian]
- Artemieva, E. A., A. V. Maslennikov, L. A. Maslennikova, M. V. Korepov, D. A. Korepova, [et al.]. 2017. *New and promising Protected Areas in the Ulyanovsk Region*. Ed. E. A. Artemieva; Ulyanovsk State Pedagogical University, Promotion Technologies Corporation, Ulyanovsk, 1–268. [In Russian]
- Artemieva, E. A., D. A. Kalinina. 2018. On geochemistry of nesting habitats of 'yellow' wagtails (Passeriformes, Motacillidae) in the Ulyanovsk region (Middle Volga region). *Ecology of Urbanized Territories*, 1: 24–29. [In Russian]
- Artemieva, E. A., D. A. Korepova, M. A. Korolkov. 2018. *Ecological and Geographical Atlas of the Ulyanovsk region*. Ed. by E. A. Artemieva; Ulyanovsk State Pedagogical University, Promotion Technology Corporation, Ulyanovsk, 1–92. [In Russian]
- Artemieva, E. A., D. A. Kalinina. 2019. On geochemistry of nesting habitats of ground-nesting passerine birds (Aves, Passeriformes) in the Ulyanovsk region (Middle Volga region). *Ecology of Urbanized Territories*, 1: 93–98. [In Russian] [CrossRef](#)
- Artemieva, E. A. 2022a. Colonies of the mole vole *Ellobius talpinus* (Pallas, 1770) in the steppe landscapes of the Ulyanovsk region. *Ecology of Urbanized Territories*, 1: 37–46. [In Russian] [CrossRef](#)
- Artemieva, E. A., M. S. Zhdanova, L. V. Malovichko. 2020. On geochemistry of nesting habitats and bioecology of european bee-eater and yellow wagtail in the Ulyanovsk region (Middle Volga region). *Problems of Regional Ecology*, 1: 13–21. [In Russian] [CrossRef](#)
- Artemieva, E. 2021. Urban mammal fauna under conditions of a large city (on the example of Ulyanovsk, Middle Volga Region). *Theriologia Ukrainica*, 21: 3–23. [CrossRef](#)
- Artemieva, E. A., D. A. Grudinin. 2021. To the study of the nesting cycle of yellow wagtail within the Steppe Research Station «Orenburg Tarpania». *Steppes of Northern Eurasia, 9 International Symposium. IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science*, 817: 012005. [CrossRef](#)
- Artemieva, E. A. 2022b. The mole vole *Ellobius talpinus* (Pallas, 1770) as an indicator of the conservation of landscapes and soils in the steppe regions of the Southern Urals. *Problems of Regional Ecology*, 1: 48–55. [In Russian] [CrossRef](#)
- Artemieva, E. A. 2022c. The edaphic factor as a condition for the adaptation of populations of the mole vole *Ellobius talpinus* (Pallas, 1770) to living in steppe landscapes. *Treshnikov Readings 2022*. Ulyanovsk Pedagogical University, Ulyanovsk, 10–13. [In Russian] [CrossRef](#)
- Bazhanov, V. S. 1930. From works on the study of mammals in the southeast of the steppes of the former Samara province. *Middle Volga Regional Plant Protection Station: Bulletin for 1926–1928*. Middle Volga regional publishing house, Samara, 71–86. [In Russian]
- Beliakov, B. F. 1976. Animal world of the Kuibyshev forests. *Forestry of the Kuibyshev Region*. Kuibyshev book publishing house, Kuibyshev, 172–181. [In Russian]
- Blagoveshchensky, V. V. 1986. Akulovska steppe. *Valuable Botanical Objects of the Ulyanovsk Region*. Ulyanovsk, 55–61. [In Russian]
- Blagoveshchensky, V. V. (ed.). 1997. *Special Protected Natural Territories of the Ulyanovsk Region*. Dom Pechati, Ulyanovsk, 1–184. [In Russian]
- Blagoveshchensky, V. V. 1984. *Key to Plants of the Middle Volga Region*. Nauka, Leningrad, 1–392. [In Russian]
- Bogdanov, M. N. 1871. *Birds and Animals of the Chernozem Band of the Volga Region and the Middle and Southern Volga*. Kazan, 1–226. [In Russian]
- Bulakhov, V. L., O. E. Pakhomov. 2006. *Biological Diversity of Ukraine. Dnipropetrovsk Region. Mammals*. Publishing house of the Dnipropetrovsk University, Dnipropetrovsk, 1–356. [In Russian] [CrossRef](#)
- Charlemagne, M. 1920. *Mammals of Ukraine. Short Guide to the Determination, Collection and Observation of Mammals of Ukraine*. Vukoopspilka, Kyiv, 1–83. [In Ukrainian]

- Cheprakov, M. I., N. G. Evdokimov, N. V. Glotov. 2005. Inheritance of coat color in the mole vole (*Ellobius talpinus* Pallas). *Russian Journal of Genetics*, **41** (11): 1281–1286. [CrossRef](#)
- Chibilev, A. A. 2014. *Nature Reserve Orenburgsky: History of Creation and Natural Diversity*. LLC 'UIPTs', Yekaterinburg, 1–140. [In Russian]
- Chibilev, A. A. 2017. *Steppe Eurasia: A Regional Survey of Natural Diversity*. Institute of the Steppe RAS, Russian Geographical Society, Moscow, Orenburg, 1–324. [In Russian]
- Davidovich, V. F. 1964. Mammal fauna and population dynamics of some rodents in the Saratov region. *Zoologicheskii Zhurnal*, **43** (9): 115–126. [In Russian]
- Dedkov, A. P. (ed.). 1978. *Natural Conditions of the Ulyanovsk Region*. Kazan University, Kazan, 1–328. [In Russian]
- Evdokimov, N. G. 1997. Population structure dynamics of the mole vole, *Ellobius talpinus* (Pall.). *Ecologia*, **2**: 108–114. [In Russian]
- Evdokimov, N. G. 2001. *Population Ecology of the Mole Voles*. Ed. K. I. Berdyugin. Institute of Ecology of Plants and Animals, Ural Branch, RAS, Yekaterinburg, 1–144. [In Russian]
- Evdokimov, N. G., V. P. Pomozeva. 1998. Methods of family trapping and accounting of the abundance of the mole vole *Ellobius talpinus*. *Ecologia*, **5**: 396–399. [In Russian]
- Evdokimov, N. G., N. V. Sineva. 2016. Geographic distribution of colour morphs of the mole vole in the Southern Urals and Trans-Urals. *Fauna of the Urals and Siberia*, **1**: 156–163. [In Russian]
- Elina, E. E., E. A. Leneva, O. V. Soroka. 2016. *Mammals of the State Nature Reserve 'Orenburgsky': Reference guide*. IPK Gazpress, Orenburg, 1–208. [In Russian]
- Elina, E. E. 2013. Features of the morphological and physiological parameters of the mole voles *Ellobius talpinus* in the steppe biocenoses of the Southern Urals. *Vestnik of the Orenburg State Pedagogical University*, **2** (6): 9–13. [In Russian]
- Erofeev, P. V. 1930. Materials on rodents of the Trans-Volga region (on research in 1926 and 1927). *Bulletin of the Middle Volga Regional Plant Protection Station... 1926–1928*. Middle Volga Reg. Publ. House, Samara, 72–78. [In Russian]
- Formozov, A. N. 2006. *Pathfinder's Companion. 7th Edition*. KomKniga Publishing House, Moscow, 1–368. [In Russian]
- Glazovskaya, M. A. 2002. *Geochemical Foundations of Typology and Methodology for Studying Natural Landscapes*. Oikumena, Smolensk, 1–288. [In Russian]
- Gromov, V. S. 2008. *Spatial and Ethological Structure of Rodent Populations*. KMK, Moscow, 1–581. [In Russian]
- Gromov, I. M., M. A. Yerbaeva. 1995. *Mammals of the Fauna of Russia and Adjacent Areas. Lagomorphs and Rodents*. Zool. Inst., RAS, St. Petersburg, 1–522. [In Russian]
- Isachenko, A. G. 1991. *Landscape Science and Physical-Geographical Zoning*. Vysshaya Shkola, Moscow, 1–366. [In Russian]
- Kondratenko, O., I. Zagorodniuk. 2006. Zonal faunal communities of small mammals in the eastern Ukraine and their historical changes. *Proceedings of the Theriological School*, **7**: 167–173. [In Ukrainian]
- Korobchenko, M. A., I. V. Zagorodniuk. 2007. Distribution of rare species of steppe mammals on the East of Ukraine based on results of investigation of zoological collections. *Reserved steppes of Ukraine. State and Perspectives of Their Protection*. Askania-Nova, 63–65. [In Ukrainian]
- Korobchenko, M. 2008. Northern mole-vole (*Ellobius talpinus*) on the sand areas of the Derkul river valley. *Proceedings of the Theriological School*, **9**: 228–231. [In Ukrainian]
- Korobchenko, M. A., I. V. Zagorodniuk. 2008. Land grazing of the mole vole (*Ellobius talpinus*) and characteristic of its soil emissions. *Visnyk of Luhansk University, Biological Sciences*, **14** (153): 56–62. [In Ukrainian]
- 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. [In Ukrainian]
- Korobchenko, M., E. Chebotok, I. Polishchuk. 2010. A past and present distribution of *Ellobius talpinus* (Rodentia, Mammalia) in the Lower Dnipro Region. *Vestnik zoologii*, **44** (4): 368. [In Ukrainian]
- Kryzhov, P. A. 1936. Geographical expansion of harmful rodents of the Ukrainian SSR. *Collection of Works of the Zoological Museum Ukr. AN*, **16** (1935): 33–91. [In Ukrainian]
- Lopatin, I. K., Zh. E. Meleshko. 2016. *Zoogeography: Study Guide*. BGU, Minsk, 1–187. [In Russian]
- Mayevsky, P. F. 2006. *Flora of the Middle Zone of the European Part of Russia*. KMK, Moscow, 1–600. [In Russian]
- Milkov, F. N. 1986. *Physical Geography: the Study of Landscape and Geographic Zoning*. Publishing house of VGU, Voronezh, 1–328. [In Russian]
- Mironov, A. D. 2017. Spatial organization of yellow ground squirrel settlements *Spermophilus fulvus* Licht. *Functional Morphology, Ecology and Life Cycles of Animals (Sankt-Petersburg)*, **17** (1): 26–50. [In Russian]
- Mordkovich, V. G. 1982. *Steppe Ecosystems*. Nauka, Novosibirsk, 1–206. [In Russian]
- Ognev, S. I. 1916. Mammals of the Tauride province, mainly the Crimean peninsula. Part I. Rodents. *Notes of the Crimean Society of Naturalists*, **5** (1915): 51–111. [In Russian]
- Ognev, S. I. 1950. *Rodents (Mammals of the USSR and Adjacent Countries); Volume 7*. Academy of Sciences of the USSR, Moscow, Leningrad, 1–706. [In Russian]
- Oparin, M. L., O. S. Oparina, A. N. Matrosov, A. A. Kuznetsov. 2010. Dynamics of the fauna of mammals in the steppes of the Volga-Ural interfluvium over the last century. *Volga Ecological Journal*, **1**: 71–85. [In Russian]
- Pavlinov I. Ya., O. L. Rossolimo. 1987. *Systematics of mammals of the USSR*. Publishing House of Moscow State University, Moscow, 1–285. [In Russian]
- Pavlinov, I. Ya., S. V. Krusko, A. A. Varshavsky, A. V. Borisenko. 2002. *Terrestrial Mammals of Russia. Reference guide*. KMK, Moskva, 1–298. [In Russian]
- Pavlinov, I. Ya., A. A. Lisovsky (ed.). 2012. *Mammals of Russia: a Systematic-Geographical Reference Book*. KMK, Moskva, 1–604. [In Russian]
- Pakhomov, A. Ye. 1998. *Biogeocenotic Role of Mammals in Soil Forming Processes in Steppe Forest of Ukraine. Mechanical Way of Impact. Volume 1*. Dnipropetrovsk University Press, Dnipropetrovsk, 1–232. [In Russian]
- Pakhomov, O. E., O. V. Mikhnev. 2007. Aspects of the homeostatic role of creatures in ecosystems. *Scientific Visnyk of Uzhhorod Univ., Biol. Series*, **21**: 165–171. [In Ukrainian]
- Pidoplichka, I. G. 1930. *Harmful Rodents of Right-Bank Forest-Steppe and Meaning Some Groups in Agriculture*. Kyiv Agricultural Station, Kyiv, **63**: 1–81. [In Ukrainian]
- Popov, B. M. 1939. On the question of the geographical distribution of some mammals in the Ukrainian SSR. *Zoologicheskii zhurnal*, **18** (2): 331–335. [In Russian]
- Red Data Book of the Ulyanovsk Region*. 2015. Ed. by E. A. Artemyeva, A. V. Maslennikov, M. V. Korepov; Buki Vedi, Moscow, 1–550. [In Russian]
- Shevliuk, N. N., E. E. Elina. 2008. *Reproductive Biology of the Mole Vole Ellobius talpinus*. Orenburg Pedagogical University, Orenburg, 1–128. [In Russian]
- Sakhno, I. I. 1971. Mole vole (*Ellobius talpinus* Pall.) in the Voroshilovgrad region. *Vestnik zoologii*, No. 5: 65–69. [In Russian]
- Sakhno, I. I. 1978. Materials for the ecology of the mole vole in the Voroshilovgrad region. *Vestnik zoologii*, No. 1: 74–76. [In Russian]
- Sochava, V. B. 1978. *Introduction to the study of geosystems*. Nauka, Novosibirsk, 1–317. [In Russian]

- Stroganova, A. S. 1954. Mammals of the steppe and semi-desert Trans-Volga region. *Proceedings of Zoological Institute, Acad. Sci. USSR*, **16**: 30–116. [In Russian]
- Tovpinets, N. N. 1993. Peculiarities of distribution and habitat confinement of the mole vole in the Crimea. *Vestnik zoologii*, **27** (4): 56–58. [In Russian]
- Topachevsky, V. A. 1969. *Mole Rats (Spalacidae)*. Nauka, Leningrad, 1–248. (Series: Fauna of the USSR. Mammals; Vol. 3, issue 3). [In Russian]
- Topachevsky, V. A., Rekovets L. I. 1982. New materials on the systematics and evolution of mole voles of the nominative subgenus *Ellobius* (Rodentia, Cricetidae). *Vestnik zoologii*, No. 5: 47–54. [In Russian]
- Vinogradov, A. V. 1995. Natural collections of the Samara regional museum of P. V. Alabina. *Regional Notes. SamVen*, Samara, **7**: 329–343. [In Russian]
- Vinogradov, B. S., I. M. Gromov. 1952. *Rodents of the Fauna of the USSR*. Academy of Sciences of the USSR, Moscow, Leningrad, 1–297. [In Russian]
- Vorontsov, N. N., L. V. Yakimenko 1984. Morphometric analysis of skull variability in mole voles (*Ellobius*). *Zoologicheskii Zhurnal*, **63** (12): 1865–1877. [In Russian]
- Zagorodniuk, I. V. 1999. Steppe faunal core of Eastern Europe: its structure and conservation prospects. *Reports of the NAS of Ukraine*, **5**: 203–210. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. V., M. A. Korobchenko. 2008a. Mole vole, *Ellobius talpinus* (Pall.), in the Siversky Donets basin. In: Fesenko, H. V. (ed.). *Registrations of Animals under the Red Data Book of Ukraine*. Institute of zoology of NAS of Ukraine, Kyiv, 407–410. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I., M. Korobchenko. 2008b. Rare mammal fauna of the east of Ukraine: composition and distribution of rare species. In: Zagorodniuk, I. (ed.). *Rarity Mammal Fauna and Its Protection*. Luhansk, 107–156. (Series: Proceedings of the Theriological School; Vol. 9). [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I., M. Korobchenko. 2014. *Rare Fauna of Luhansk Region: Vertebrates of Priority Attention*. SHYKO Press, Luhansk, 1–220. [In Ukrainian]
- Zaletaev, V. S. 1976. *Life in the Desert (Geographical-Biogeocoenotic and Ecological Problems)*. MYSL, Moscow, 1–271. [In Russian]
- Zubko, Ya. P. 1940. To studying about the subspecies composition of mole voles (*Ellobius talpinus* Pall.) in the European part of the USSR. *Scientific Notes of the Kharkiv Pedagogical Institute*, **4**: 191–194. [In Ukrainian]
- Zubko, Ya. P., S. I. Ostriakov. 1961. Reproduction of the mole voles (*Ellobius talpinus* Pallas) in the south of Ukraine. *Zoologicheskii Zhurnal*, **40** (10): 1577–1579. [In Russian]



DYNAMICS OF SPATIAL DISTRIBUTION, BURROWING ACTIVITY, AND FORAGING OF THE GREATER BLIND MOLE RAT (*SPALAX MICROPHTHALMUS*)

Marina Korobchenko 

Key words

mole rat, spatial distribution,
foraging behaviour, food storage,
Ukraine

doi

<http://doi.org/10.15407/TU2311>

Article info

submitted 30.07.2021
revised 21.02.2022
accepted 30.06.2022

Language

Ukrainian, English summary

Affiliations

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

Correspondence

Marina Korobchenko; National
Museum of Natural History, NAS
of Ukraine, 15 Bohdan Khmelnytsky
Street, Kyiv, 01601 Ukraine;
e-mail: aquamarine@ukr.net;
orcid: 0000-0002-1063-482X

Abstract

Original data on the burrowing and foraging activities of the greater blind mole rat (*Spalax microphthalmus*), which is distributed in the east of Ukraine, are generalised. The population density of this species depends directly on the amount of available food resources at respective sites. The strategy of food storage forms according to the amount and type of available plant resources and depending on the preservation of natural habitat of mole rats. Their appearance in gardens and homesteads is related to anthropogenic changes of the environment at the dwelling sites of mole rats. The seasonal dynamics of their burrowing activity is well pronounced and includes the creation of a branching system of tunnels in the period of active vegetation of plants as well as the relocation or resettlement of animals in various habitats during the year, their lifetime, and population cycle. The length of tunnels, structure of burrows, and the structure of branched underground galleries are regulated by the density and spatial distribution of food resources. Based on the results of our study, specific features of the activity of the greater blind mole rat during various seasons of the year are described, including their active relocation both underground and on the surface, their burrowing at different horizons, the use of a great variety of food and the volumes of their storage for periods when the vegetation of plants ceases. Features of biotopic distribution and food storage of the greater blind mole rat are described in general and in relation to the species' dispersal into anthropogenically transformed parts of its range, including areas nearby to human settlements. The distribution of food storage chambers is analysed, of both temporal chambers near the surface and deep-lying chambers, the ratio of which is about 3:1. The food storage chambers often contain garden vegetables, although it is related not only to the preferences of mole rats, which are obvious too, but also to the fact that information about the storage chambers (especially deep-lying ones) is usually reported by people combating the mole rats for the stolen harvest. The average volume of low-lying chambers is 5–10 kg (1.0–1.5 buckets), whereas the average volume of deep-lying chambers is 20–30 kg. Data on the content of food storage chambers revealed both in homesteads and natural or nearly natural sites are generalised.

Cite as

Korobchenko, M. 2022. Dynamics of spatial distribution, burrowing activity, and foraging of the greater blind mole rat (*Spalax microphthalmus*). *Theriologia Ukrainica*, **23**: 110–129. [In Ukrainian, with English summary]

Динаміка просторового розподілу, рийна діяльність та кормозапасання у сліпака східного (*Spalax microphthalmus*)

Марина Коробченко

Резюме. Узагальнено оригінальні дані про рийну та кормодобувну діяльність сліпака східного, *Spalax microphthalmus* поширеного на сході України. Щільність популяції у місцеперебуванні сліпаків прямо залежить від обсягу кормових ресурсів. Стратегія кормозапасання формується відповідно до розміру та виду наявних рослинних ресурсів та в залежності від збереженості природних біотопів сліпаків. Проникнення на присадібні ділянки залежить від антропогенних змін природного середовища у місцепоселеннях сліпаків. Сезонна динаміка рийної діяльності є виразною та полягає у формуванні розгалуженої системи ходів в період активної рослинної вегетації, у переміщеннях або у перебуваннях тварин у різних біотопах протягом року, протягом життя та популяційного циклу. Довжина ходів, будова нір, структура розгалуження підземних галерей регулюється відповідно до щільності та просторового розподілу кормових ресурсів. За результатами наших досліджень описано комплекс особливостей активності сліпаків протягом сезонів року, в т. ч. активні пересування як під землею, так і по поверхні, риття на різних горизонтах, використання дуже різних типів кормів та обсяги їх запасання на періоди, коли вегетація припиняється. Описано особливості біотопного розподілу та кормозапасання сліпака східного *Spalax microphthalmus* загалом та у зв'язку з освоєнням сліпаками антропогенно трансформованих територій свого ареалу, зокрема приселищних ділянок. Проаналізовано розподіл комор з запасами їжі: як тимчасових неглибоких комор, так і комор глибокого залягання, загалом це співвідношення становить близько 3:1. В коморах найчастіше виявляють городину, проте це пов'язано не тільки з преференціями сліпаків, хоча такі й проявляються явно, але й з тим, що відомості про комори (надто про комори глибинні) найчастіше надходять від резидентів, які боролися за врятування вкраденого сліпаками врожаю. Середній обсяг неглибоких комор — 5–10 кг (1–1,5 відри), середній обсяг глибинних комор — 20–30 кг. Узагальнено склад комор як на присадібних ділянках так і в природних або наближених до природного стану ділянках (або ділянках садіб без посадок городини).

Ключові слова: сліпак, просторовий розподіл, кормова поведінка, запасання їжі, Україна.

Вступ

Сліпаки є підземними тваринами і значна частина підземної активності сліпаків — рийна діяльність пов'язана насамперед з пошуком та запасанням їжі. Розвиток спроможності до інтенсивної рийної діяльності з прокладанням довгих підземних галерей та значним обсягом викидання ґрунту на поверхню зумовлено тим, що підземні екотопи характеризуються вкрай низькою продуктивністю та харчовими уподобаннями сліпаків, які харчуються переважно підземними частинами рослин: коренеплодами, кореневищами, бульбами. Власне ці частини рослин і є кормовим ресурсом, на пошук якого сліпаки витрачають основну частину своєї активності [Korobchenko *et al.* 2010]. Як відомо, для сліпаків характерна активна рийна діяльність, солітарний спосіб життя, низька природна щільність популяції, фрагментарні поселення [Puzachenko 1993, 1996; Pakhomov 1998]. Окрім того, для сліпаків характерна складна комбінація просторової і часової динаміки популяцій та окремих поселень, що цілком визначається обсягами доступних кормових ресурсів та можливостями тварин до переміщень та орієнтації у просторі, зокрема стосовно пошуку корму. Понад те, всі ці особливості мають виразну часову динаміку, зокрема динаміку за сезонами року [Korobchenko 2012].

Сліпак як високоспеціалізована до підземного екотопу тварина [Korobchenko *et al.* 2010] на перший погляд сприймається як дуже обмежена життєва форма у своєму переміщенні у просторі. Майже весь життєвий цикл тварин відбувається у підземному середовищі. Це зумовлено високоспеціалізованими пристосуваннями: як морфологічними, так і фізіологічними, які менш помітні за фізіологічні, але становлять головну передумову підземного існування сліпаків. Припускається, що фізіологія сліпаків конвергентно еволюціонувала в тій же мірі, що і морфологія і має відмінності від наземних тварин у теплообміні, кровообігу, процесах

дихання, швидкості метаболізму, сенсорній та ендокринній системі, водному балансі та багато іншому [Begall *et al.* 2007]. Сліпаки здатні до високих енергетичних витрат в процесі кормодобування, це може бути забезпечено пристосуваннями, які покращують їх «здібності» до пошуку корму та/або зниження ризику голодування [Lövy *et al.* 2015].

У переважній більшості загально біологічних оглядів сліпаків представлено як суворо обмежених одним підземним оселищем, надзвичайно консервативних, непластичних у виборі біотопів, що живляться дуже обмеженим набором частин рослин. За нашими численними та довготривалими спостереженнями, сліпаки надзвичайно пристосовані до широкого використання простору, як підземним шляхом, так і наземним. Наша задача — за результатами наших досліджень послідовно розглянути весь комплекс їх особливостей, в тому числі активні пересування як під землею, так і по поверхні, риття на різних горизонтах, значну динаміку у переміщеннях або у перебуваннях тварин у різних біотопах протягом року, протягом життя та популяційного циклу, використання дуже різних типів кормів та обсяги їх запасання на періоди, коли вегетація припиняється. Дослідити і описати особливості біотопного розподілу та кормозапасання сліпака східного *Spalax microphthalmus* загалом та у зв'язку з освоєнням сліпаками антропогенно трансформованих, зокрема приселищних ділянок.

Окремі попередні результати цього дослідження стосовно рийної діяльності сліпаків було представлено на конференціях «Zoocenosis 2011» [Korobchenko 2011] та «Динаміка біорізноманіття 2012» [Korobchenko 2012].

Мета роботи — опис і аналіз просторової та сезонної динаміки поселень сліпаків *Spalax microphthalmus* на території сходу України та особливостей їхнього кормозапасання з особливою увагою до знахідок комор та кормових запасів.

Методичні зауваження

Дані збирали під час численних виїздів та експедицій протягом 2008–2014 років по території Луганщини та Донецчини протягом весняного, літнього та осіннього періоду, під час яких спостерігали та реєстрували поселення сліпаків зі слідами рийної діяльності — кормові ходи з викидами по їх ходу, об'ємні викиди над гніздовими камерами, порії з невеликими викидами від розселення молоді, лінійні викиди від весняних розселень на інші території, явища наземної активності сліпаків. Проводили картування поселень сліпака, вимірювання об'єму викидів та довжини ходів, оцінювали екологічні умови поселень, такі як наявність кормових ресурсів (цибулинних та злакових рослин), щільність та якість ґрунтів, наявність цільних степових ділянок, ступень антропогенних змін ландшафту. Реєстрували знахідки сліпаків як в природних екотопах так і в антропогенно зміненому середовищі, на сільськогосподарських угіддях, парках, в межах населених пунктів.

Кормозапасання проаналізовано на підставі численних респондентів по всій Україні, проте найбільше відомостей отримано зі Сходу України. Переважно дані стосуються сліпака східного, проте авторський досвід і окремі розрізнені факти свідчать, що ці особливості характерні для всіх видів, представлених у фауні України. Нами протягом цього часу проведено чисельні опитування колег, співробітників заповідників, викладачів університетів, студентів, користувачів земельних ділянок та ін. Загалом проведено понад 150 опитувань, результативні повідомлення узагальнено у таблицях. Під час опитування збирали дані щодо наявності поселень сліпаків у регіоні, спостережень їх наземної активності, наявності на сільськогосподарських та присадибних ділянках, явища міграції сліпаків до населених пунктів на присадибні ділянки. Також отримано дані щодо розкопки кормових ходів та комор, щодо їх будови, глибини залягання, об'єми кормозапасання та вміст комор. Найбільше повідомлень стосується агроценозів, зокрема присадибних ділянок, тому спектр кормових запасів відображає переважно живлення та кормозапасання виду у антропогенному ландшафті.

Отримано досвід нетривалого утримання сліпаків у неволі зі спостереженнями за станом, поведінкою, харчовим уподобаннями. На жаль, довготривале утримання невадє через неможливість створення умов підземного екотопу сліпака та швидкий перегрів тварин.

1. Використання простору, рийна діяльність та вплив сезонів

1.1. Просторова ніша сліпаків

Як відомо, для всіх видів сліпаків характерна сувор алопатрія і у кожній місцевості присутній лише один вид *Spalax*, насамперед через вузькість їхньої просторової ніші (горизонт ґрунту 0,5–1,0 м) та односпрямовані адаптації до риття. Всі види сліпаків (і загалом гризунів землеріїв) є подібними за екоморфологічними ознаками. У сліпаків міжвидові відмінності проявляються лише у «тонких» деталях краніальної морфології, і фактично всі суміжні пари видів не долають мінімально допустимий для симпатрії рівень подібності. Фактично це свідчить про збіг широти родової (як життєвої форми) і видової ніш.

Власне, завдяки цьому в кожному конкретному місцезнаходженні мешкає лише один вид Spalacidae [Korobchenko & Zagorodniuk 2009]. Як відомо, та за нашими численними спостереженнями, сліпак *Spalax microphthalmus* чітко розмежовує межі поширення з іншим підземним гризуном, поширеним на території сходу України, сліпачком *Ellobius talpinus*. За всі роки досліджень нами жодного разу не було зареєстровано сумісне існування цих двох підземних гризунів у межах їх ареалів на території Сходу України, у придатних для них обох біотопах. Решетник [Reshetnyk 1941] наводить єдиний приклад знахідки на одній ділянці крота та *Spalax zemni* — в окол. с. Бельведер Кіровоградської обл. Протягом наших досліджень, нами жодного разу не зареєстровано спільне місцезнаходження крота та сліпака у місцях ареалу поширення *Talpa europaea* на території сходу України [Korobchenko 2009].

Головними факторами існування сліпаків, як типових землеріїв, є клімат, едафічні умови, наявність кормових ресурсів. Рийна діяльність, яка становить значну частину активності сліпака, та її інтенсивність знаходяться у прямій залежності від якісних характеристик ґрунту, сезонності та наявності кормового ресурсу у достатній кількості (відповідної рослинності).

Ми багаторазово відмічали, що поширеність та щільність місцепоселень сліпаків висока переважно у місцях, де ґрунт м'якіший, але не сипкий, перевага також надається ділянкам, багатим рослинністю з соковитим корінням. У м'якому (але не сипкому) ґрунті сліпакам легше створювати підземні галереї, прокладати кормові ходи, те само неодноразово відмічено в літературі [Reshetnyk 1941]. Але щільність популяції сліпаків прямо залежить від обсягу кормових ресурсів. Навіть за умов твердого ґрунту, особливо у літній бездощовий період, чисельність сліпаків вища на ділянках з багатшим рослинним кормовим ресурсом. На ділянках, щільно вкритими чагарниками, ми не реєстрували місцезнаходжень сліпаків, окрім одиничних заходів, що пояснюється збідненням рослинності на таких ділянках, що описується і іншими дослідниками [Lövy et al. 2015].

На важких глинистих ґрунтах, так само і на сипких піщаних, нами не було відмічено місця поселення сліпаків, крім одиничних пориїв, що означає, що сліпаки намагаються поширитись на ділянки з глинистими або піщаними сипкими ґрунтами у процесі кормодобування або пошуку нових територій, але енерговитратність на прокладання підземних ходів значно вища на таких ґрунтах. І на цих ділянках і склад рослинності значно бідніший, що унеможливорює достатнє кормодобування, для відшкодування підвищених енерговитрат на риття. Відмічали лінійні викиди сліпаків на кам'янистих крейдяних схилах, на ріллі у ранньовесняний період, коли сліпаки переміщуються на значні відстані у пошуку придатних для кормодобування та місць оселення ділянок. На солонцюватих ґрунтах теж немає поселень сліпаків. Глинисті та солонцюваті ґрунти мають високу щільність і високу вологонепроникність, що робить їх несприятливими для сліпаків, на цих ґрунтах не відмічено поселень сліпаків. На залежність вентильційних якостей підземних галерей від фізичних якостей ґрунту вказано у роботах дослідників мікроклімату підземного середовища [Burda et al. 2007].

1.2. Системи підземних ходів сліпаків

Майже цілком підземне існування сліпаків забезпечується розвитком різних адаптацій які покращують їх здатності до успішного добування їжі або значно зниження ризику голодування. Деякі адаптації можуть проявлятися формуванням певних стратегій кормодобування та

кормозапасання, які пристосовані до певних місцевих екологічних умов. Так, стратегія кормозапасання формується відповідно до розміру та виду наявних кормових ресурсів у певній місцевості, а довжина ходів, будова нір, структура розгалуження підземних галерей регулюється відповідно до щільності та просторового розподілу цих ресурсів.

У місцях поселення з достатнім кормовим ресурсом та кращими едафічними умовами у сліпаків архітектура нір має коротшу довжину кормових ходів, але складнішу будову. А в залежності від виду кормових ресурсів — корінців саджанців дерев, цибулини рослин тощо — залежать і вибір пори року для кормозапасання, і будова комор. Горизонтальні підземні ходи для пошуку їжі залягають зазвичай не глибше 0,5 м, вони розташовані по прямій лінії, а далі повертають у бік знаходження кормового об'єкту. За нашими спостереженнями іноді прямий хід (серія пориїв) простягався на значну відстань, що означає, що він не пов'язаний із пошуком корму, а прокладався з метою пошуку нової ділянки, пари для розмноження або що. Відомо, що підземні гризуни, завдяки постійному формуванню пристосувань та стратегій, можуть використовувати для життя території, бідні на кормові ресурси [Lövy *et al.* 2015].

Щільні поселення з високою рийною активністю відмічено нами на чорноземних та несіпких піщаних ділянках з багатою та різноманітною рослинністю, на цілих степових ділянках, на ділянках з багаторічними кормовими травами, сінокосах, випасах, перелогах тощо (рис. 1). На цих ділянках ґрунти сприятливі для рийної діяльності, для цих ґрунтів характерна значно більша дренажна властивість та повітропроникність, ніж у глинистих ґрунтах. Також автором відмінено, що особливо великими є викиди (і щільність поселень) сліпаків на ділянках (і в районах) з крейдою, зокрема на всьому північному сході Луганщини.



Рис. 1. Місця оселення і викиди сліпаків: *a* — заселена сліпаками ділянка біля ст. Гончарівка, Луганська обл. (2008, фото С. Заїки); *b* — пориї в окол. с. Першозванівка (2009); *c* — поселення на пожарищі на Дніпропетровщині (фото В. Манюка, 2017); *d* — пориї на асфальтованій ділянці, станція Пристінок (2009).

Fig. 1. Places of settlement and molehills of mole rats: *a*—a site inhabited by mole rats near Honcharivka station, Luhansk Oblast (2008, photo by S. Zaika); *b*—molehills near the village of Pershoshvanivka (2009); *c*—settlement in a charred habitat in Dnipropetrovsk Oblast (photo by V. Maniuk, 2017); *d*—a molehill in an asphalted area, Prystynok station, Luhansk Oblast (2009).

На просторове розміщення впливає сезонність, літом, коли висока температура повітря та низька кількість опадів, сліпаків ми спостерігали у низині балок, де зазвичай порії не зустрічаються. Це вказує на те, що сліпакам необхідна певна вологість ґрунту, як для риття, так і для існування кормових об'єктів. Сліпаки не є стенотопними степовими видами: за нашими спостереженнями та літературними даними їх місця поселення реєстрували на узліссях, галявинах, і в їхніх коморах знаходили навіть корінці сосни, дубу, акації, шовковиці. Ми неодноразово спостерігали присутність сліпаків у штучних соснових насадженнях, на крейдяних схилах, в ярах. Понад те, сліпаки демонструють здатність до синантропії, поселяючись навіть безпосередньо біля людських садиб і в паркових зонах. При цьому найважливішим фактором присутності цього виду є наявність та збереженість корінних біотопів — цілинних ділянок з різноманітним багаторічними травами, у т.ч. з помірним випасом або сінокосами.

1.3. Динаміка поселень та наземна активність

Сліпаки вирізняються динамічністю популяцій, їх переміщення на нові території пов'язані з розселенням молоді, пошуком корму, пошуком придатних ділянок для поселення з гніздовими камерами, кормозапасанням на зимовий період та влаштуванням комор (табл. 1). На просторову активність сліпаків значно впливають антропогенні зміни середовища, через які сліпаки можуть стикатися з ділянками з несприятливими едафічними умовами. Нами зареєстровано рйину діяльність сліпака навіть на ділянках, вкритих асфальтом і щебнем (рис. 1d). Часто біотопи з поселеннями сліпаків знаходяться поряд з антропогенно зміненими ландшафтами, поряд з дорогами, містами та селищами, підприємствами, сільськогосподарськими підприємствами. І через це сліпаки можуть поширюватися в окультурені середовища. Це можуть бути сільгоспугіддя, присадибні ділянки та городи на межі населених пунктів, парки та навіть клумби. Фактично може відбуватися суттєва синантропізація популяції сліпаків.

Як правило, сліпаків ми реєструємо за поріями; такі порії можна реєструвати повсюдно у місцях, заселених сліпаками. Як правило порії розташовані хаотично, якщо це місця постійного перебування. Приклади таких місцезнаходжень показано на рис. 1 a–d. У місцях, малопридатних для кормодобування та поселення, сліпаки перебувають тимчасово. При цьому такі місця часто добре помітні завдяки довгим рядам однакових викидів, розташованих у одну лінію з приблизно 15–30 викидів, однакової величини, з дистанцією 1–3 м. Таке спостерігається в місцях транзиту, найчастіше ранньою весною, як правило, на полях, перелогах, вздовж автодоріг.

Третім варіантом, який може поєднувати у собі як першу, так і другу задачу, є серії невеликих порійів, розташованих хаотично у кількості 10, 20, 30 з розривами між ними 20–100 м. Таке спостерігається у місцях, недостатньо забезпечених рослинними кормовими ресурсами, що спонукає сліпаків до пошуку нової ділянки. Такі переходи сліпаки часто здійснюють по поверхні, що дозволяє їм швидше і на більшу відстань переміщуватись на нові ділянки.

Таблиця 1. Форми наземної і підземної активності сліпаків, пов'язані з риттям та кормозапасанням

Table 1. Forms of aboveground and underground activity of mole rats related to burrowing and foraging

Наземна активність	Підземна активність
1) розселення молоді: виселення за межі материнських ділянок часто йде по поверхні, і серед активних на поверхні особин частка прибулих завжди велика	1) кормодобування: кормодобувна діяльність йде в норах — як при пошуку цибулин, кореневих чи коренеплодів, так і затяганні рослин з поверхні
2) розселення дорослих за межі непридатних ділянок: така активність особливо добре помітна на ділянках з невисоким травостоєм або на полях, де групи викидів розділені значними (понад 20–50 м) проміжками	2) кормозапасання: звичайно відбувається восени, в «очікуванні» зимового дефіциту, із формуванням невеликих комор біля верхніх (до 0,5 м) ходів та глибинних комор зі значними запасами
3) скорочення витрат часу на переміщення: чим користуються всі сліпаки, що можна віднести до розряду набутих адаптацій: переселення по поверхні завжди більш ефективні за часом й енергетичними затратами	3) гніздові камери, розмноження: вся життєдіяльність сліпаків йде під землею, включно з формуванням гніздових камер, місць розплоду й виховування малечі (фактичних даних мало)

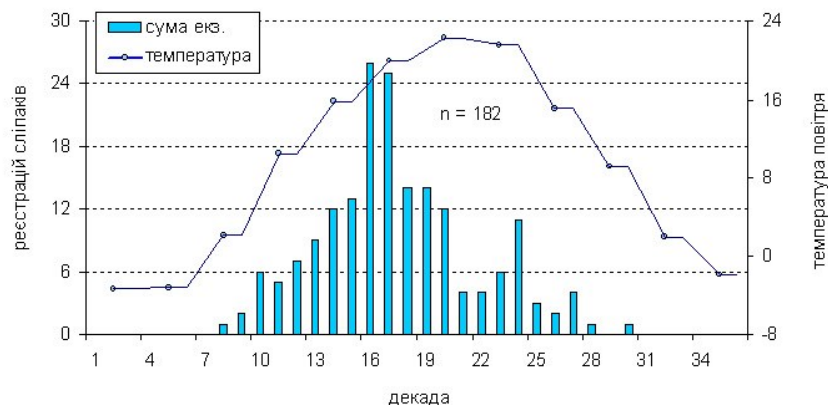


Рис. 2. Динаміка числа зустрічей *Spalax microphthalmus* в стані наземної (поверхневої) активності на підставі оригінальних даних, зібраних протягом 2007–2014 рр. шляхом опитування колег та природокористувачів. Дані наведено за декадами (1–10, 11–20, 21–30(31) числа кожного місяця). Лінія — середньомісячні температури.

Fig. 2. Dynamics of the number of records of *Spalax microphthalmus* during aboveground activity based on original data collected in 2007–2014 by interviewing colleagues and nature users. Data are given by decades (1–10, 11–20, 21–30(31) days of each month). The line is the average monthly temperatures.

Наземна активність. Сліпаки є видами, що весь свій життєвий цикл пов'язують із підземним екоотопом. Але сліпаки здатні і до наземної активності, що з'ясовано і описано нами докладніше раніше [Korobchenko 2009; Zagorodniuk *et al.* 2018]. Така активність спрямована на швидкі зміни ділянок перебування (кормодобування або й розмноження), і вона проявляється найчастіше в першу половину літа (травень–липень) з виразним піком у II та III декадах червня. Завдяки таким переміщенням формуються виразні розриви між ділянками риття, і розміри таких розривів звичайно сягають кількох десятків метрів, проте напевно можуть бути значно більшими — сотні метрів.

Наземна активність характерна не тільки для весняного розселення дорослих, але і для молоді, яка вимушена розселятися за межі материнських ділянок. Особливості наземної активності описано авторами раніше [Korobchenko 2009]. На рис. 2 показано розподіл знахідок сліпаків за декадами року (36 декад) при їх реєстрації на поверхні. Як видно, наземна активність сліпаків дуже змінюється протягом року, з ростом з березня та максимальним піком у червні та низькими показниками у пізньо-осінній період.

У розрізі доби ця активність є найбільшою у полудневі години, у період 12–15 год., що показано і для інших регіонів [Andreichev 2019]. Пояснити це можна адаптацією до переміщень у години найбільших рухів нагрітого повітря, коли пернаті хижаки відпочивають.

1.4. Активність у різні пори року (загальна картина)

Розглянемо особливості рийної активності і просторових переміщень сліпаків за сезонами, на підставі багаторічних спостережень в умовах Луганщини.

Перший період (рання весна — розмноження, кінець лютого) — під початок вегетації. Як відомо з літературних джерел [Reshetnyk 1941; Puzachenko 1998] сліпаки спарюються в підземному середовищі. Деякі дослідники вважали [напр.: Kostiuchenko 1931], що спарюються сліпаки у травні, першій половині червня, спираючись на зустрічі сліпаків обох статей на поверхні у цей період. Скоріш за все спостереження стосуються періоду розселення молоді. Сліпаків вважають солітарними видами, пари яких утворюються тільки у період розмноження та на період народження та вигодовування. Солітарність сліпаків не триває постійно, за даними А. Пузаченка [Puzachenko 1996], сліпаки можуть довгий період жити сім'ями. Як тільки молодь стає здатна до самостійного кормодобування, починається її розселення.

Другий період (березень — початок квітня). Зростає інтенсивність рийної діяльності. Поряд з великими викидами дорослих особин з'являються маленькі дрібні викиди молодняку. Фіксується і поверхнева наземна активність молодих особин під час їх активного розселення на нові ділянки. Розселення і на нові ділянки пов'язано із кормодобуванням, що співпадає із початком вегетації. Особливо помітна рийна діяльність сліпаків на посівах ярих культур.

Третій період (квітень–травень). У травні кінцевий перехід молоді до самостійного життя та розселення по території місцеперебування. Різко зростає і стає більш помітною підземна рийна активність сліпаків. У цей період зростає і кількість випадків наземної активності, що збільшує ризик загибелі від хижаків та від людей.

4-й період (червень до середини липня). Сліпаки займають нові ділянки під кормодобування та місця поселення. Йде облаштування гніздових камер за великими обсягами викидів, що розташовані один на одному. Поселення сліпаків стають агреговані. Рийна діяльність стає більш дисперсною, починається кормозапасання. Починається міграція до агроценозів.

5-й період (кінець липня до середини серпня). Різкий спад рийної діяльності, меншає кількість свіжих викидів. Зростає кількість підповерхневих ходів. Інтенсивне кормозапасання, влаштування тимчасових комор та розбудова нових глибоких ходів, глибоких комор.

1.5. Сезонні міграції з природних місцезнаходжень в агроценози

Антропогенна зміна степових ділянок призвела до поширення такого сезонного явища, як проникнення сліпака на приселищні території і самі селища. Відомо явище циклічних сезонних міграцій сліпаків з природних у синантропні місцезнаходження, зокрема на присадибні ділянки. Зокрема, узбіччя доріг і полезахисні лісосмуги використовуються сліпаками як коридори розселення, звідки гризуни проникають на приселищні території: кладовища, садиби, городи, овочеві поля. Проникнення сліпаків на присадибні ділянки носить виразний сезонний характер і відбувається у літньо-осінній період, коли збігається кілька важливих сезонних подій: загальна чисельність сліпаків зросла, відбувається розселення молоді, настав час дозрівання городини і підійшов час створення зимових кормових запасів.

Проникненню сліпаків на присадибні території та городні ділянки сприяє наявність значних кормових ресурсів, відсутність хижаків та легкі ґрунти для прокладання кормових галерей. Як відомо, смуга виявлення корму сліпаком має ширину близько 1 м, і посаджені в один ряд овочеві культури є легкою здобиччю для сліпака, значно економною на енергетичні витрати кормодобування у природних умовах.

Поряд з цим, відомі факти перебування сліпаків за межами села, з «не заходом» на городи. Так, в с. Півнівка, Міловського району Луганської обл. наявні порії за межами села, сліпаків зустрічали і на поверхні, але на городи вони не заходять. Що місцеві пов'язують з сирим ґрунтом городів (особ. повід. Я. Сіренко, 05.06.2014).

На даний час *S. microphthalmus* поширений по ареалу дуже нерівномірно, що повною мірою стосується і різних ділянок сходу України, докладно досліджених автором. Найбільша риюча діяльність відмічена автором на збережених плакорних степових ділянках, на степових ділянках схилів балок з елементами різнотрав'я, на степових ділянках крейдяних відслонень, на сінокісних степових ділянках з високою концентрацією бобових і кореневищного різнотрав'я, по схилах ярів і балок, перелогах, узбіччях залізниць і автошляхів. На таких ділянках риюча діяльність відмічається протягом всього року, за виключенням лише зимового періоду.

На посівах зернових культур активна риюча діяльність відмічена переважно весною, з березня до початку травня. Характерні для таких ділянок прямі лінії викидів вказують на використання ріллі лише для розселення на сприятливіші території з осередків основної концентрації і зимового перебування, якими є перелоги, узлісся полезахисних смуг, схили балок, цілинні ділянки узбіч залізничних та автошляхів. Для таких природних і близьких до природного стану ділянок у зимовий період характерні більша кількість снігу та менша глибина промерзання ґрунту, сліпаки використовують їх для влаштування гніздових камер і комор (дані автора; також див.: [Puzachenko 1993 та ін.]).

На пасовиськах з високим пасовищним навантаженням чисельність сліпаків низька (часто < 1–2 екз./га), що може бути пояснено низькими кормовими ресурсами таких угідь. На ділянках з інтенсивним випасом активна рийна діяльність сліпаків спостерігалася лише у весняний період, і викиди були малого розмірного класу, що дозволяє припустити використання цих територій тільки молодими сліпаками, які розселяються з материнських поселень.

Низька кількість кормових ресурсів не сприяє утворенню стійких поселень на ділянках з інтенсивним випасом худоби, і в літньо-осінній період тут майже відсутня рийна активність сліпаків. Низька чисельність сліпака спостерігається також на некосимих ділянках, зокрема на абсолютно заповідних ділянках, які характеризуються низькими кормовими ресурсами. У межах лісових насаджень, де ліс є вторинним утворенням, сліпак зустрічається на галявинах та узліссях, зокрема й на піщаних ґрунтах (зокрема на лівобережжі Дінця).

2. Кормові об'єкти та кормозаготівля

2.1. *Форми активності*

Значна частина рийної активності сліпаків пов'язана з пошуком корму, кормодобуванням та кормозапасанням. Підвищення інтенсивності рийної діяльності є сезонним та пов'язано з перебігом вегетації. За нашими спостереженнями та за літературними даними, можна визначити такі дві основні форми кормової активності сліпаків: 1) поїдання виритих при прокладанні тунелів цибулин та кореневищ та затягання цілих рослин за кореневища у хід і поїдання їх там; 2) кормозапасання, створення тимчасових комор та транспортування коренеплодів та кореневищ у глибоко розташовані зимові комори.

Затягання надземних частин рослин у нори. Сліпаки, попри свою «підземність», використовують у їжу не лише підземні кормові об'єкти, але і наземні — наземні частини рослин, протягом весіннього-літнього сезону, коли підземні частини ще часто не розвинені та не мають достатньої поживної цінності, та під час перебування на ділянках, збіднених на кормовий ресурс. У таблиці 2 узагальнено доступні автору данні про кормодобувну активність сліпака, зокрема всі випадки, коли була відмічена активність, що пов'язана з кормозапасанням, проте не були виявлені самі постійні комори.

До такої групи фактів ми відносимо підгризання рослин, витягування врожаю з садіб, виявлення тимчасових комор у вигляді корінців або інших фрагментів рослин у підповерхневих ходах тощо. Таких випадків в нашій базі даних є 5. Зокрема, зібрано дані про під'їдання степових рослин на заповідній ділянці Стрільцівського степу, вилучення сліпаками городини на присадибних ділянках та цибулин тюльпанів на квітниках, виявлення тимчасових комор із невеличкими «партіями» городини уздовж основних кормових ходів.

Загальні особливості кормозапасання. Особливістю всіх спостережень з кормозапасанням сліпаків є приуроченість таких випадків до пізньо-літнього або осіннього часу та прояви такої активності в межах садіб, які стають привабливими для сліпаків у період дозрівання городніх культур. У переважній частині випадків респондентами і авторами відмічено наступні особливості поведінки сліпака:

- 1) при появі на садібах, як правило не відмічаються сліпаковини і будь які прояви риючої діяльності. Ймовірно, це пов'язано, що ґрунти в таких місцях є пухкими і сліпакові достатньо розсувати землю з ходів убік, ущільнюючі ґрунт навколо кормових ходів;
- 2) кормові ходи, що йдуть від місць заготівлі корму, є довгими, інколи тягнуться на десятки метрів, проте і при таких дистанціях ці ходи не мають місць екскавації ґрунту назовні, що відмічено в усіх проаналізованих випадках;
- 3) про швидкість і масштаб вилучення. При знаходженні сліпаками щільних посадок культурних рослин (морква, картопля, буряк, тюльпани, часник), сліпак дуже швидко проводить їх вилучення і за добу може зібрати врожай з 1–2 соток, а інколи і більше. Звичайно господарі тільки на другий день звертають увагу на зів'яле бадилля і виявляють факт вилучення тваринами підземних частин рослин. Звичайно це відбувається з одного краю городу і сліпак вибирає урожай з цілої ділянки, а не фрагментарно;
- 4) про тимчасові комори і рослини в ходах зібрано дані в табл. 2. У кількох випадках уздовж кормових ходів виявлено тимчасові комори у формі кишеньок, розташовані з обох боків кормового ходу, в них до 10 коренеплодів (морквин, картоплин); відносно великі тимчасові комори виявляли на пожежозахисних смугах в «Кам'яних Могилах»;

5) кормові ходи розташовані по різному, що показали розкопування, але звичайно вони одразу йдуть углиб (напр. в уроч. «Лутрі» в окол. Луганська) або такий хід іде під кутом вниз (дані автора по уроч. «Лутрі», повідомлення колег — Є. Боровик щодо Стрільцівського степу, А. Пузаченко щодо Курщини, Л. Морозова щодо Старобільщини); типова глибина розташування глибинних віднірків із запасами — 70–100 см¹.

Таблиця 2. Дані про кормодобувну активність сліпака без виявлення запасів корму²

Table 2. Data on foraging activity of mole rats without detection of food reserves

Місце спостереження	Місце і деталі розташування комори	Час виявлення	Характеристика та обсяг запасів
LUO, Краснодонський р-н та Слов'янськський р-н; leg. Л. Олійник	Присадибні городні ділянки	червень 2010; травень 2011	Двічі виявлено невеликі запаси зеленої цибулі
LUO, Краснодонський р-н; leg. В. Кузнецов	Висаджені грядки	липень, 2010	Затягування в ходи рослин молочаю
LUO, Марківський р-н; leg. А. Воїнська	сільська приватна садиба	2010–2012	Затягування в нори кульбаби, молочаю, зеленої цибулі
LUO, рекреаційний центр ЛНУ «Іванівка», Антрацитівський р-н; leg. співроб. центру	Садиба центру, клумби серед рекреаційного центру	бл. 2010–2012 (регулярно)	Затягування цибулин тюльпанів
LUO, ПЗ Стрільцівський степ: у степу; leg. Л. Боровик	Спостереження на заповідній ділянці, кормові ходи, багато під'їдених рослин	2010–2014	Під'їдання рослин, затягування їх в нори: залізняк бульбистий (клубні), катран
LUO, с. Жовте, біля Дінця; leg. О. Ткаченко	Садиба, уздовж основних кормових ходів сліпака	2008–2010	тимчасові комори з невеличкими запасами городини
LUO, с. Красна Талівка; leg. Т. Підгорна	Присадибна ділянка	кінець серпня 2009	підривав картоплю (3 рядки), але камер не знайшли
LUO, с. Колесниківка; leg. А. Шведчикова	Город, поверхневі ходи та наземна активність	липень 2006	Пошкодження висаджених на квітниках рослин і городини
LUO, окол. Луганська; leg. О. Кривохижина	Дачні ділянки	Липень, 1996	Свіжі ходи сліпака на городі, бачили його на поверхні
LUO, Луганськ, окол.; leg. І. Яценко	Дачі, поверхневі ходи на глибині 0,5 м	Кінець липня 2009	Бігав по городу на поверхні дорослий, комор не знайшли
LUO, Луганськ, окол.; leg. І. Яценко	Дачі, поверхневі ходи на глибині 0,5 м	початок серпня 2009	Активність на городі, вбили дорослого, комор не знайшли
LUO, с. Вишневе, Старобільський р-н; leg. Євген М.	Город	22.07.2010	Тягав городину, здобутий з нори на городі
LUO, Чернухино, приватний сектор, садиба; leg. М. Зема	У посадках часнику — нора, намагалися розкопати, але нора йшла вглиб	2017	Тягав в нору коренеплоди та часник (комору не виявлено)
LUO, Лутугинський р-н, с. Оріхівка; leg. М. Перегрим	Щороку осіннє нашествя сліпаків у городи	2000–2014	Тягав картоплю та ін. городину (комору не виявлено)
LUO, Антрацитівський р-н, с. Казаківка в окол. Хрустального; leg. В. Кубишковський	Город, посадки картоплі та іншої городини (майже цілком спустошено)	2008	Забрав часник, картоплю; 10–15 відер виніс з городу, запаси шукали, не знайшли
КНО, с. Нова Мерефа; leg. О. Безроднова	Сліпаки заходять на городи	2015–2017	Забирає картоплю та цибулини квітів кожного літа
ДОО, м. Авдіївка, приватний сектор; leg. Є. Боровик	Дачна ділянка з городиною	до 2000	Тягав моркву (картоплю не саджав), вибирав всі овочі
<i>Spalax arenarius</i>			
Херсонська обл., с. Кринки, leg. дачники з числа колег	Дачні ділянки з колекціями сортів тюльпанів	2017–2018	Сліпаки постійно вилучають тюльпани, йде боротьба

¹ Барабаш-Нікіфоров [1928] подає типову глибину кормових «однірків» як «1 аршин» (= 28 дюймів = 71 см).² У таблицях використано скорочення назв Луганської, Донецької і Харківської областей: LUO, ДОО, КНО.

2.2. Загальний огляд кормових об'єктів сліпаків

Аналіз кормових рослин, які становлять кормову цінність для сліпаків, які слідують із прямих спостережень поїдання або знахідок запасів їжі у ходах та коморах, проведено на основі аналізу літератури, опитувань респондентів, оригінальних досліджень, зокрема й утримання сліпаків в неволі та згодовування їм різних типів кормів.

Описи знахідок кормових запасів сліпаків містяться у багатьох працях [Vysotskii 1901, 1921; Barabash-Nikiforov 1928; Reshetnyk 1941; Yangolenko 1965; Puzachenko 1993b]. Так, Г. Висоцький (1901) наводить дані про кормові запаси сліпака, серед яких як сільгоспкультури (179 шт. картоплин вагою 3,56 кг), так і «дикі» культури (4911 шматочків кореня дубу вагою 8,11 кг; 280 шт. жолудів вагою 6,9 кг; 51 бульб мишачого горошку, вагою 0,5 кг. Барабаш-Нікіфоров [Barabash-Nikiforov 1928: 120–121], описуючи виявлені ним зимові запаси сліпаків³, вказує серед запасів корінці таких рослин, як Безсмертки однорічні (*Xeranthemum annuum*), Зміячка пряма (*Scorzonera stricta*) та Кульбаба лікарська (*Taraxacum officinale*).

У працях Є. Решетник вказано на широкий спектр кормових об'єктів сліпаків від багаторічних трав (як підземних так і наземних частин), корінців дерев, жолудів, цибулин квітів до городини. Дослідниця буковинських сліпаків К. Янголенко зазначає, що в їхньому раціоні переважають коренеплоди та кореневища дикорослих рослин, переважно бобових, злаків, складноцвітих, зонтичних, губоцвітих, розоцвітих, загалом 56 видів. За повідомленням респондентів (напр. А. Воїнська), для *S. microphthalmus* відмічено затягування у ходи надземних частин кульбаби, молочаю, зеленої цибулі. На подібне вказують і давні літературні джерела, за якими шлунки здобутих у квітні й травні сліпаків вміщали зелені частини диких рослин [Reshetnyk 1941; Yangolenko 1965].

При утриманні в неволі сліпакам згодовували різні типи типів кормів. Так *Spalax microphthalmus* (кінець травня, 2009) віддавав перевагу листям петрушки та інших соковитих рослин (дані автора та відеоматеріали, представлені Д. Зенцевим). Те саме стосується й інших видів сліпаків, яких утримував автор: при утриманні в неволі *S. zemni* (червень, 2008) та *N. leucodon* (червень 2009) тварини віддавали перевагу кореням і листю люцерни, надземним частинам цикорію, молочаю, і тільки потім — коренеплодам (морква і картопля). Загалом автор та його найближчі колеги утримували сліпаків 5 разів, і щоразу основним раціоном були морква та картопля; також є досвід годування сліпака петрушкою, цибулею (включно з зеленими частинами) і різнотрав'ям (без уточнень видів трав).

Дослідження живлення сліпаків *Nannospalax ehrenbergi* показали що їхні смакові уподобання впливають на харчову поведінку та вибірковість кормозапасання, а окрім того на пошук корму впливає здатність сліпаків відчувати запахи [Heth et al. 2000]. Для цього у лабораторних умовах, наближених до природних (у 6-тунельному радіальному рукавному лабіринті довжиною 20 м) проводили тести з цибулинами нарцисів *Narcissus tazetta* та *Urginea maritima* (*Drimia maritima*). У «вольєрних» умовах, коли були доступні цибулини цих обох видів рослин, сліпаки надавали харчову перевагу і довше нюхали цибулини нарцисів, ніж цибулини *Urginea*. Проте на відстані 20 м присутність бажаних та небажаних запахів цибулин не впливала на рух сліпаків тунелями [Heth et al. 2000].

Ці результати свідчать, що сліпаки ідентифікують кормові рослини за їхнім запахом і, таким чином, можуть розрізняти їстівні (наприклад, нарцис) і отруйні (наприклад, *Urginea*) цибулини без необхідності їх кусати. Але на велику відстань у герметичних підземних тунелях, де рух повітря обмежений, запахи рослин не відчуються сліпаками і не полегшують кормопошук сліпаків під землею. При цьому сліпаки можуть розрізняти харчові запахи, щоб вибрати їстівні продукти для збору та сортувати продукти у своїх гніздах. Нам відомо декілька фактів надання сліпаками харчової переваги цибулинам тюльпанів (табл. 2, 4), зокрема на присадибних ділянках і на селекційних ділянках тюльпанів у Донецькому ботанічному саду у період 2008–2011 років (Г. Попов, особ. повід.) (рис. 3).

³ Також Барабаш відмічає «По ходах зінського щеняти мені не раз траплялося зустрічати хітинові частини жуків (переважно *Aphodius*)...», проте це напевно робили *Crocidura*, яких ми виявляли у ходах сліпаків.

Явну приуроченість до ділянок з цибулинними рослинами сліпаки демонструють повсюдно, де це можливо. Наприклад, в районі Молочного лиману, що є південно-західним сегментом видового ареалу, сліпаки приурочені переважно до правого берега лиману: ця ділянка, судячи з даних, наведених у Червоній книзі Мелітопольщини), є зоною переважного поширення тюльпанів. За даними з цього регіону, люб'язно представленими нам Н. Сурядною, сліпаки особливо активні на ділянках, де зосереджені місця зростання трьох різних груп рослин — тюльпанів, ірисів та гіацинтів (рис. 4).



Рис. 3. Сліпак з Донецького ботанічного саду та його схрон, сформований з цибулин сортових тюльпанів. Фото Г. Попова, люб'язно передані в користування автору; дати зйомок: 12.04.2007 та 10.07.2007.

Fig. 3. Mole rat from the Donetsk Botanical Garden and its stocks consisting of bulbs of varietal tulips. Photo courtesy of H. Popov; photos taken on 12.04.2007 and 10.07.2007.



Рис. 4. Поселення сліпака східного (*Spalax microphthalmus*) на південно-східному куті ареалу, в окол. с. Тимофіївка, Якимівський район Запорізької обл.; особливість місцезнаходження — пересічена місцевість з рясними локальними популяціями ірисів, гіацинтів та тюльпанів. Фото Nataliia Suriadna, 31.03.2020.

Fig. 4. Settlements of the greater blind mole rat (*Spalax microphthalmus*) at the south-eastern edge of its range, in the vicinity of Timofiivka, Yakymivskiy Raion, Zaporizhzhia Oblast; the specific feature of this location is its rugged terrain with abundant local populations of irises, hyacinths, and tulips. Photo by Nataliia Suriadna, 31.03.2020.

Таблиця 3. Дикорослі рослини, найбільш поширені у раціоні сліпаків (за: [Reshetnyk 1941], з доповненнями
Table 3. Wild plants most common in the diet of mole rats (according to: [Reshetnyk 1941], with additions)

Найменування	Характеристика	Коренева система
Гадючник звичайний (<i>Filipendula hexapetala</i>)	Багаторічна трав'яниста рослина з родини Rosaceae	тонке кореневище, з веретеноподібними або майже кулястими бульбами, які містять багато крохмалю, глікозиту, дубильні речовини, невелику кількість аскорбінової кислоти
Залізняк бульбистий (<i>Phlomis tuberosa</i>)	Багаторічна трав'яниста рослина з родини Lamiaceae	Кореневище масивне, здерев'яніле, від нього відходять додаткові шнуроподібні корені, які на глибині 5–20 см мають потовщення — округлі дрібні бульби. У корених бульбах є крохмаль (найбільша кількість восени і ранньою весною)
Шавлія кільчаста (<i>Salvia verticillata</i>)	Багаторічна рослина з родини Lamiaceae	Корінь шавлії дерев'янистий, потужний. Коренева система не проникає глибоко в землю, зазвичай коріння сягає глибини в ½ метра, кореневища ж зосереджені в поверхневих шарах ґрунту, частіше навіть в орному горизонті. Коріння рослини досягають іноді значної товщини — близько 3½ см в діаметрі
Цикорій дикий (<i>Cichorium intybus</i>)	Багаторічна трав'яниста рослина з родини Asteraceae	коренева система стрижнева, вертикально-потовщена, глибиною до 150 см. У корені цикорію є велика кількість вуглеводів, основний з яких — інулін
Кульбаба звичайна (<i>Taraxacum vulgare</i>)	Багаторічна трав'яниста рослина з родини Asteraceae	Рослина заввишки 10–40 см з довгим стрижневим, вертикальним, гіллястим коренем. містить інулін до 24 % (восени вміст інуліну наближається до 40 %, холін, цукор, вітаміни, білки (5 %) і олію, яка містить гліцериди олеанової, пальмітинової, лінолевої, мелісової і церотинової кислот
Чина бульбиста (<i>Lathyrus tuberosus</i>)	Багаторічна рослина з родини Fabaceae	Коріння сягає глибини 2 м, коренева система розгалужена. Кореневище розгалужене, тонке, з бульбоподібним потовщенням або майже кулястим корінням; в бульбових потовщеннях — 18 % протеїну, 50 % крохмалю, 17,7 % цукрів
Вика мишачий горошок (<i>Vicia cracca</i>)	Багаторічна рослина з родини Fabaceae	Має довге розгалужене кореневище, з бульбоподібними потовщеннями, розташоване у верхніх шарах ґрунту; містить 20 % протеїну, каротин, аскорбінову кислоту, до 3% жиру
Волошка скабіозовидна (<i>Centaurea scabiosa</i>)	Трав'яниста рослина з родини Asteraceae	Стержневе коріння товщиною 5–6,5 см, що проникає на глибину понад 2,5 м
Люцерна посівна (<i>Medicago saliva</i>)	Кущова багаторічна рослина з родини Fabaceae	Стержневе коріння, з розвиненими бічними коренями на глибині від 0,5 до 2–3 м може сягати до 10 м; містить 20–20,3 % протеїну, до 3% жиру
Тюльпани дикорослі різні (<i>Tulipa schrenki</i> etc.)	Багаторічна трав'яниста рослина з родини (Liliales)	Геофіт, ефемероїд, цибулини завширшки 2,5-3 см, яйцеподібні, на глибині від 5–10 до 50–60 см, залежно від віку рослини; глибина поширення кореневої системи — 65–70 см.

2.3. Аналіз сліпаківих комор

Як відомо, *Spalax microphthalmus* будує складну систему ходів у постійних місцезнаходженнях, для створення зимових запасів створює поблизу гніздової камери на глибині 1,5–3,5 м (іноді до 4 м) декілька комор (нерідко 8–20) [Reshetnyk 1941; Yangolenko 1965; Korobchenko 2011]. Зимові запаси сліпака мають значні обсяги, часом до 30 кг.

Для вивчення раціону живлення сліпаків використано три типи даних, які важливі для аналізу раціону прижиттєвими методами: 1) характеристика типових біотопів, яка дозволяє оцінити раціон живлення за переважними типами рослинності; 2) пошук і аналіз запасів корму сліпаків, які виявляються при розкопуванні нір та виявленні сліпаківих комор; 3) залучення розрізаних даних з літератури. Через підземний спосіб життя сліпаків знаходження сліпаківих комор є не частим, проте вкрай важливим, тому тут значну увагу приділено виявленню й опису фактів таких розкопок, отриманих при опитуванні респондентів. Оцінювалися обсяг комор, склад запасів в них, місце розташування і сезон виявлення.

Такі дані узагальнено в таблиці 4–6: у перших двох узагальнено відомості про переважно тимчасові комори, розташовані на глибині 0,2–0,5 м, рідко більше, окремо для північної

(табл. 4) та південної груп місцезнаходжень (табл. 5). Відомості про глибоко розташовані комори (1–2 м) узагальнено в таблиці 6. Останніх виявлено значно менше, тому їх наведено без поділу за регіонами. Дані щодо кормозапасання є важливими для розуміння екології сліпаків, зокрема для розуміння життєдіяльності сліпаків протягом різних сезонів року.

Загалом за весь час досліджень автором зібрано відомості про 10 неглибоких комор в місцезнаходженнях північної групи та 10 комор в місцезнаходженнях південної групи; додатково є записи про дві комори *Nannospalax leucodon*. Записи про глибоко розміщені комори стосуються переважно північної групи місцезнаходжень (15 з 16 записів).

Таблиця 4. Дані про комори та кормові запаси сліпака на невеликій глибині (північна група знахідок)

Table 4. Data on food storage chambers and food stocks of mole rats at small depth (northern group of localities)

Місце спостереження	Місце і деталі розташування комори	Час виявлення	Характеристика та обсяг запасів
ЛУО, Троїцький р-н, сел. Привілля; leg. В. Форощук	Ділянка за селом, на межі городу; тимчасова комора, глибина 0,5 м	бл. 1998	У коморі до 10 відер картоплі
КНО, Зміївський р-н, с. Глибока Долина; leg. Ю. Ільяхін	На городі, комора глибиною до 0,5–0,7 м	кінець липня, 2000	У коморі декілька (3–4?) відер картоплі
ЛУО, Старобільський р-н, с. Кабичівка; leg. С. Коржев	Присадибна ділянка, хід до 50 м за межі ділянки, камери на глибині 0,5–0,7 м	серпень, бл. 2002	У коморі 1,5 відра картоплі та 0,5 відра моркви
ЛУО, Міловський р-н, с. Червона Зоря; leg. Є. Боровик	Присадибна ділянка біля ярка, підземна комора сліпака, на глибині 30 см	кінець липня, бл. 2004	У коморі 2 відра картоплі та близько 1 кг моркви
ЛУО, Міловський р-н, с. Червона Зоря; leg. Є. Боровик	Копали картоплю рано недозрілою з-за сліпаків	25 липня, 2010	4 коморки на глибині 1,5 м; близько 5 відер картоплі
ЛУО, Ст-Луганський р-н, окол. ст. Ільєнко; leg. роб. біостанції	Комори сліпака на городі на глибині до 0,5 м	серпень, 2008	У коморі — 3 відра картоплі
ЛУО, окол. м. Лисичанськ, дачна ділянка; leg. С. Хижка	Зловлено сліпака на городі та знахідка комори з картоплею на глибині 20 см	кінець липня, 2008	У коморі — 1 відро картоплі
ЛУО, с. Криничне, Міловський р-н, город; leg. Л. Боровик	Тимчасова комора на глибині 50 см		За добу забирає 2–3 відра картоплі і всі ін. овочі (цибуля, морква, буряк, часник)
ЛУО, Біловодський район, смт Городище; leg. С. Філіпенко	Город на приватній садибі, комора на городі	початок серпня, бл. 2009	У коморі — картопля, понад 20 кг
КНО, Зміївський район, с. Глибока Долина; leg. О. Зоря	Город на садибі, комора на городі, на глиб. 0,5–0,7 м	серпень, бл. 2009	У коморі — декілька (3–4?) відер картоплі

Таблиця 5. Дані з опитування про комори та кормові запаси сліпака, виявлені на невеликій глибині (південна група місцезнаходжень, включно з *Nannospalax leucodon* з Одещини)

Table 5. Data from the survey of food storage chambers and food stocks of mole rats found at small depth (southern group of localities, including *Nannospalax leucodon* from Odessa Oblast)

Місце спостереження	Місце і деталі розташування комори	Час виявлення	Характеристика та обсяг запасів
ЛУО, м. Молодогвардійськ, Краснодонський р-н; leg. Л. Олійник	Дачі за городом, 5 комірок на глибині 0,3–0,5 м	Кінець червня 2009 р.	У коморі — 5 відер картоплі, 1 відро моркви
ЛУО, окол. с. Вахрушеве, присадибні ділянки; leg. співроб. ЛНУ	Біля городів значно зростає рийна активність протягом кінця липня-серпня	Серпень 2007–2008	Комори з коренеплодами культурних рослин: картопля та морква, близько 2 кг
ЛУО, с. Новотошківське, Попаснянський р-н; leg. М. Сич	На городі 3 комірки на глибині 50 см	Кінець липня 2009	У коморі — 2 відра картоплі

Місце спостереження	Місце і деталі розташування комори	Час виявлення	Характеристика та обсяг запасів
LUO, с. Жовте, Приватна садиба; leg. О. Ткаченко	На городі викидів не було; на глибині у штик лопати кормовий хід з бічними коморками 15–20 x 20–30 см	бл. 2008–2012	Сліпак щороку забирає картоплю; у бічних коморках — по 5–10 картоплин, разом не менше 20–30 кг
LUO, окол. м. Луганська, близько с. Розкішне, заплава р. Вільхова, лука біля вдсх. нижче греблі; leg. І. Кононов	На городі сліпаки тягали картоплю та іншу городину, намагався розкопати, хід пішов в глибину	серпень, бл. 2008–2010	Багато підритих кущів картоплі, цибулі і забрано городину, бадилля лишалося. До комори не докопали
LUO, сел. Алмазна, Кіровський р-н; leg. Л. Бондаренко	Город, в ходах 3 комірки на глибині 0,2 м; викопали молодих сліпаків	28–29.07.2009	У коморі — картопля, морква, близько 1 відра
DOO, окол. с. Назарівка, біля ПЗ Кам'яні Могили, посадки картоплі на радгоспних полях; leg. В. Сіренко	Була велика щільність нір на глибині плуга (30–50 см), одна нора йшла углиб	кінець вересня 1980 р.	У коморі — приблизно мішок картоплі
DOO, Донецький ботсад; leg. Г. Попов	Селекційні ділянки тюльпанів (фото на рис. 3)	2008–2011	У коморі — жолуді, цибулини тюльпанів, до 0,5 відра
DOO, Новоазовськ, окол.; leg. О. Бронсков	Декілька повідомлень сусідів про знахідки на городах		Підрито кущі картоплі, цибулі і забрано городину
Запорізька обл., с. Чернігівка; садиба на пісках; leg. С.Харчук	посадки топінамбуру, ходи ведуть на сусідні городи		Забирає топінамбур, минулі роки тягав моркву (до 5 кг)
<i>Nannospalax leucodon</i>			
ODO, с. Пшонянове, Одеський р-н; на ділянці 20 соток; leg. А. Луцюк	комора № 1: на глибині 0,5 м, □ 1 м, кругла зверху, пласка на дні; ходів не було	рання весна після 2014 р.	3,5 відра топінамбура
там само; leg. А. Луцюк	комора № 2: на глибині 0,5 м; посадка городини та квітники	рання весна бл. 2015–2016	Підривав часник, збирав цибулини тюльпанів; в коморі 2/3 відра цибулин тюльпана

Таблиця 6. Глибокі комори сліпаків (підземні сховища на глибині понад 1 метр)

Table 6. Deep-lying food storage chambers of mole rats (chambers at a depth of over 1 metre)

Місце спостереження	Місце і деталі розташування комори	Час виявлення	Характеристика та обсяг запасів
LUO, окол. м. Хрустальний (до 2016 як Красний Луч); leg. О. Дякова	На глибині більше 1 м викопали комору — город на схилі балки на чорноземі	1980-ті рр., осінь	У коморі — більше 1 відра відбірної картоплі
LUO, окол. Луганська, р-н Лутугине, дача скраю садового тов-ва; leg. О. Коротун	сліпаків хід під рядки картоплі, камера на глибині 1,4 м	серпень 2009	У коморі — 30 кг відбірної картоплі
LUO, окол. Луганська, «Вільховські дачі»; leg. В. Сулим	дачні ділянки, комори на глибині до 1,5–2,5 м	серпень 2009	7 коморок, у кожної висота до 25 см, довжина бл. 30 см, разом 3–5 відер
LUO, окол. Луганська, р-н фабрики «Лутрі», городні ділянки, повід. господаря ділянки; leg. місцеві дачники	комори сліпака на глибині на узбіччі ґрунтової дороги глибиною 3 м, на відстані від городів ≈ 60 м	кінець серпня 2009	У коморі — 10 кг картоплі
LUO, окол. Луганська, дачне селище біля фабрики «Лутрі», дачна ділянка; leg. ловець сліпаків	камера за межами садиби, до неї хід на глибині 50 см, потім 1 м вертикал. шурф і далі на глибині 1,5 м	серпень, 2010	У коморі — 3 відра картоплі (самі кущі картоплі виглядали непошкодженими)
LUO, Луганськ, пд-сх окол., дачне село; leg. співроб. ЛНУ	дачна ділянка, ходи під городом, камера на глиб. 1 м	серпень, бл. 2005	У коморі — 3 відра картоплі
LUO, Біловодський р-н, с. Гармашівка; leg. О. Мележик	1) комора на глиб. до 1 м; 2) під полом хати багато ходів і схованка з корінням	пізня осінь 2000	1) 3–5 мішків відбірної картопля; 2) корінці у палець товщиною + небагато картоплі

Місце спостереження	Місце і деталі розташування комори	Час виявлення	Характеристика та обсяг запасів
LUO, окол. м. Луганська, без деталей; leg. І. Кононов	розкопали комору на краю городу, на глибині 1,7 м	1970-ті., осінь	У коморі — майже мішок картоплі
LUO, сел. Чапліївка, Троїцький р-н; leg. В. Форощук	город, виявлено дві комори на глибині 2 м	кінець квітня, 1989	Дві комори з тогорічної картоплею, не менше 1 відра
LUO, Лутугинський р-н, с. Тельмана; leg. І. Яценко	Город, комори за межею посадки	серпень 2006 (?)	8 коморок з овочами, окремо морква, картопля, цибуля; комірки 20–30 см у висоту
LUO, Міловський р-н, приватний сектор в окол. смт Мілове; leg. С. Кононенко	город з різними культурами, комора на глибині 1,2 м	поч. вересня 2009	Комора з картоплею, близько 10 кг
LUO, окол. Луганська, на городах з посадками картоплі; leg. І. Лазарев	На городі в пошуках зниклої частини врожаю розкопано комору на глибині 2 м		У коморі — відбірна картопля, більше мішка
LUO, с. Верхня Покровка, Старобільський р-н, 500 м від найближчих поселень; leg. Л. Морозова	розрив розсади помідорів, сусіди розкопали велику яму (в зріст людини) і знайшли комору з овочами	весна 2000	Комора з різними овочами, не менше 2–3 відер
LUO, с. Жовте, приватна садиба; leg. О. Ткаченко	Кротовин на городі не було, проте на віддалі 60 м на глиб. 2 м (копали вигрібну яму) багато старих ходів	бл. 2008–2012	Сліпак щороку забирає картоплю, кормові ходи на глибині 2 м (напевно там була й комора, не виявлена)
Харківська обл. сел. Замулівка; leg. О. Зоря	На межі городу, на глибині 1,5 м, 3 куполоподібні камери	середина серпня 2010	У коморі — близько 5 відер картоплі, викладена рівними шарами
DOO, «Хомутовка», заповідник Хомутовський степ, Донецька обл.; leg. В. Мартинов	10–15 м від городу на глибині 1,5 м, 30 см висотою, 60 см овал	серпень 1991–1992	У коморі — 1,5 відра картоплі, 1 відро (конус) моркви, 10 часничин

Як видно з табличних даних, у коморах переважають культурні рослини, у т.ч. й чужорідні, не відомі в природі для цих гризунів. Певною мірою це можна пояснити тим, що розкопи комор були тільки в межах садиб або нив, де господарники виявляли пропаду частини врожаю. На таких ділянках завжди є й дикорослі рослини, проте сліпаки надавали перевагу культурним. Можна припустити, що увагу привертали не стільки смакові якості чи запахи рослин, як обсяги здобичі: один куш картоплі вирішує проблему кормозапасання у рази швидше, ніж щільні зарослі кореневищних злаків чи цибулинних рослин.

2.4. Обсяг запасів

Доступні дані дозволяють говорити про можливість тварин робити досить великі запаси. Найбільш представленим є клас даних з обсягом запасів від 5 до 10 кг, а максимальна вага харчових запасів була 30 кг коренеплодів (рис. 5). При вселенні сліпаків на присадибні ділянки тварини надають перевагу окремим культурам. Найбільша кількість виявлених запасів складалася з бульб картоплі, моркви, часнику, цибулі, цибулини квітів. Рідше виявлялися інші варіанти: зелена цибуля, кріп, петрушка, рослини молочаю та кульбаби тощо.

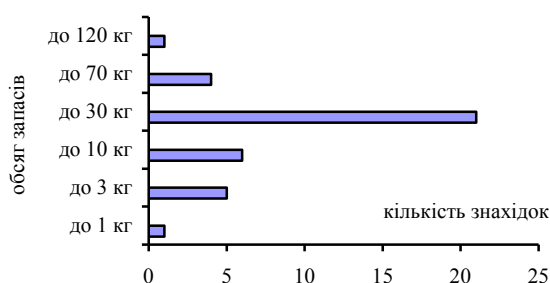


Рис. 5. Обсяг кормових запасів сліпака в коморах (при перерахунках табличних даних автор виходив з того, що 1 відро картоплі або іншої городни важить бл. 7 кг, а один мішок — 30 кг).

Fig. 5. The volume of food stocks of mole rats in the storage chambers.

У весняний період (квітень та травень) відмічено споживання сліпаками надземних органів рослин (листя і стебла). З середини літа в живленні починають переважати підземні частини рослин (кореневища, бульби). Особливо яскраво це спостерігається в липні та на початку серпня, коли сліпаки заселяють присадибні ділянки. Явище міграції сліпаків у агроценози збігається з періодом дозрівання городини: саме тоді відмічають їх появу на городах.

Навесні сліпаки перебувають у природних біотопах і живляться там дикими рослинами, що добре видно з розподілу тварин, оціненого за слідами їхньої рийної діяльності. При можливості робити запаси їжі в агроценозах ці тварини легко переходять з живлення типовими дикорослими рослинами на доступні городні культури, при цьому нерідко на ті, які не мають аналогів у природних біотопах. Насамперед, це стосується запасання сліпаками бульб картоплі у тих місцевостях, де присутні великі площі під вирощування цієї городини.

Нами відмічено особливості харчової поведінки сліпаків *S. microphthalmus* як у природних екотопах так і у антропогенно змінених біотопах, при міграції у агроценози. Проаналізувавши дані щодо вмісту комор, обсягу та наявності харчових об'єктів, частоту потрапляння цих об'єктів до комор, нами з'ясовано, що сліпаки виду *S. microphthalmus* добувають та запасують різноманітну їжу, є «універсалами», які збирають та накопичують кормові об'єкти які знаходяться на території місця їх поселення.

Можна сказати, що сліпаки випадково відбирають харчові запаси зі своєї території без особливої переваги чи спрямованого пошуку певного виду і частота потрапляння рослин до сліпакових комор співпадає з частотою наявності цього виду рослин на території місцеперебування. Така «універсальність» зумовлена обмеженістю підземної ніші та необхідністю накопичувати якомога більше їжі протягом обмеженого періоду часу та ціною великих витрат енергії на риття тунелів для пошуків кормових ресурсів і притаманна всім видам сліпаків, зокрема описано для *Spalax ehrenbergi* [Heth et al. 1989].

2.5. Час і місця закладки комор

Важливо підкреслити, що більшість розкопів комор мали приблизно одну дату — середина або кінець серпня. Аналіз табличних даних (див. вище) за часом вселення сліпаків на садові ділянки та складом кормових запасів дозволяє говорити про те, що це явище пов'язано з часом дозрівання городини. Понад те, можна припустити, що сліпаки це відчують, і саме в цей час відбувається їхня міграція в агроценози.

В окремих районах (напр. в с. Червона Зоря Міловського р-ну) місцеве населення прибирає городину до її повного визрівання через постійні (щорічні) великі ризики втрат врожаю у зв'язку з діяльністю сліпаків (Л. Олійник, особ. повід.). Все це засвідчує не тільки наявність пристосувань сліпаків до господарської діяльності людей, але й необхідність адаптації господарської діяльності до життєдіяльності і популяційної діяльності гризунів. Понад те, така ситуація стає фактором вироблення стійкого стереотипу виду-шкідника у стосунку до сліпака.

Рацион сліпаків включає тільки підземні частини рослин — коренеплоди і кореневища. Зелені надземні частини рослин відсутні у раціоні. Формування сліпаками запасів рослин відмічено тільки у пізньо-літній періоді, тобто у час, коли рослини формують свої підземні органи (кореневища, коренеплоди тощо) як запаси на новий сезон. За даними з різних джерел відомо, що дорослі сліпаки починають заготовлять їжу у другій половині серпня, а молоді — від початку липня і продовжують до жовтня або листопада. За даними автора, сліпаки часто заготовляють їжі у обсязі, що більший за необхідний їм, про що свідчать знахідки комор із тогорічними запасами. Очевидно, тут спрацьовує рефлекс запасання доступного: у природі такої продуктивності, яку дають культурні рослини, не буває.

Нами також відмічено, що сліпаки часто влаштовують тимчасові комори на глибині 10–30 см прямо на городі, а вже звідти переносять харч до постійних комор. Постійні сховища були влаштовані на глибині 0,5–3 м, нерідко на віддалі 3–8 м (макс. 70 м) від городньої ділянки, але відмічено й випадки облаштування постійних комор прямо на городах.

Чим глибше розташовані комори, тим вона більша і містить більші обсяги запасів. Більш складні норові системи та глибоко влаштовані комірочки належать дорослим тваринам, простіші системи, з меншими розмірами та меншою кількістю комірок належать молодим сліпакам. Третина комор (13 із 39) були створені сліпаками на глибині 1,3–3 м, і в них виявлено в середньому від 10 до 30 кг кормових запасів. Понад те, всі такі комори були більш акуратно збудованими, часто куполоподібними, з акуратно розкладеними коренеплодами, що певною мірою відрізняло їх від приповерхневих тимчасових комор.

3. Обговорення

Проведене дослідження показує, що сліпак активно використовує антропогенно змінене середовище завдяки новим адаптаціям до кормодобування на присадибних ділянках і сезонному перебуванню в таких екотопах, а також запасанню на зиму культурних рослин. Фактично можна говорити про формування особливої сезонної динаміки з циклічними вселеннями на сільськогосподарські угіддя та в пагоценози. Попри це, такі зміни у сезонній динаміці просторової структури популяції часто виявляються згубними для сліпаків, оскільки такі їхні зимові сховища часто розкопують і руйнують люди, а самих тварин тут винищують. Загалом поселення на присадибних ділянках можуть класифікуватися як антропогенна пастка.

Попри це, описані зміни місць перебування тварин цілком відповідають загальним уявленням про розподіл тварин у градієнті доступних ресурсів [Kucheraviy 2001] і цілком пояснює особливості просторово-часової динаміки сліпаків як у природному, так і антропогенно трансформованому середовищі. Сліпаки демонструють виразну сезонність в усіх проявах своєї популяційної динаміки, що впливає на такі аспекти, як:

- 1) просторовий розподіл по території регіону;
- 2) розподіл постійних та сезонно-привабливих (присадибних) кормових ділянок,
- 3) наземна активність, яка виразна переважно у період розселення молоді,
- 4) глибина залягання ходів і час формування комор, що явно нарастають до осені.

Така пульсуюча просторова структура стала характерною для багатьох локальних поселень сліпаків, коли сліпаки мешкають недалеко від присадибних городів. Понад те, ця загалом архаїчна і високоспеціалізована група, яка мала би демонструвати значну консервативність у своїх харчових преференціях, показала яскраву зміну цих преференцій на користь багатьох нових для себе харчових об'єктів, нерідко й чужорідних рослин.

Сховища сліпаків, виявлені під час розкопування їх нір у більшості проаналізованих випадків містили кормові запаси, які вилучалися сліпаками з присадибних ділянок і у більшості випадків включали культивовані людиною продовольчі та кормові культури. При цьому наші дані щодо кормових запасів стосуються саме розкопаних сховищ у антропогенному середовищі (городини, присадибні ділянки, сільгоспугіддя, ботанічний сад тощо), адже практичний інтерес у респондентів стосувався саме цих комор. Чимало відомостей про комори, наповнені кормовими «дикими» рослинами у природному середовищі, наводяться у чисельних наукових літературних джерелах як минулих так і сучасних. З чого слідує, що за умов збереження степових та лісостепових природних ділянок, популяції сліпаків будуть забезпечені кормовими дикорослими ресурсами без потреб в сільськогосподарських культурах.

З початку XX ст. значно прискорився розвиток сільськогосподарської та агролісомеліораційної діяльності. Це спричинило масштабні зміни у степових і лісостепових ценозах, спровокувало формування нових біоценозів і зміни у екології та просторовому розподілі степових тварин. Скоротилося поширення багатьох видів, зокрема й *Spalax microphthalmus*, типовим місцезнаходженням якого є ділянки цілинного степу з елементами різнотрав'я, також незалиснені схили балок і ярів та сінокоси. До того ж розпочалося і масове винищення сліпаків як шкідників сільського господарства [Reshetnyk 1941], яке відбувається і в теперішній час.

На сьогодні в Україні частка розораних земель, за даними Продовольчої і сільськогосподарської організації FAO, становить 53,9 %. За даними Інституту охорони ґрунтів України, у структурі сільгоспугідь найбільший відсоток (78 %) знаходиться під ріллею, 13 % — під па-

совищами, а під сіножатами, багаторічними насадженнями і перелогами — лише 0,6, 0,2 та 0,1 %. У розрізі кліматичних зон найбільший ступінь розораності (81,2 %) має степова зона. Розораність лісостепової зони становить 80,8 %, поліської — 65,7 %. Антропогенний вплив (окрім розорювання) у формі надмірного випасу, випалювання, кар'єрних розробок, будівництва, спричиняє трансформацію та синантропізацію природних екосистем, адвентизацію флори і фауни [Burda, 1991; Protopopova *et al.* 2002; Zagorodniuk 2006]. На деградованих природних степових комплексах поселяються адвентивні рослини та бур'яни, що змінює видовий склад фітоценозів і зменшує кормові ресурси для сліпаків.

До 2014 року, за даними Департаменту екології та природних ресурсів Луганської області, площа розораних земель у Луганській області складала 50,9 %, у тому числі на півночі — до 67,8 %, на півдні — 37,8 %. При сільськогосподарському освоєнні регіону розорювали в першу чергу рівнинні цілинні ділянки. Великі площі цілинних ділянок, що зберігалися як землі конезаводів, були перетворені на суцільні посіви багаторічних трав. Такі ділянки були найбільш привабливими для сліпака, чисельність якого тут сягала 10–20 екз./га [Reshetnyk 1941; Obratsov 1956].

Оскільки значна частина земель на сході України характеризується розвинутою яружно-балковою мережею, тут зберігалися значні площі степових ділянок, переважно на схилах. У зв'язку зі значним зниженням пасовищного навантаження на них останніми десятиліттями, такі залишки степових екосистем знаходяться на різних стадіях деградії. До 2014 року тривало освоєння цілинних ділянок під рілля або посадки сосни, що збільшувало фрагментованість та негативний вплив на поширення степових тварин, зокрема й сліпаків.

Після початку нового етапу війни РФ проти України (24.02.2022) негативний вплив воєнних дій на ґрунти та на степові екосистеми зріс у рази, включно з руйнівними діями вибухів та хімічного забруднення на степові екосистеми і їх індикаторні види, зокрема на підземних гризунів, насамперед сліпаків.

Подяки

Автор дякує колегам за повідомлення важливих відомостей про рийну активність і кормові запаси сліпаків, насамперед Л. Боровик, Є. Боровику, В. Мартинову, М. Перегриму, Г. Попову, А. Пузаченку, В. Сіренку. Моя подяка численним респондентам за повідомлення окремих фактів — О. Безродновій, Л. Бондаренко, О. Бронскову, А. Воїнській, О. Дяковій, М. Земі, Д. Зенцеву, О. Зорі, С. Кононенку, І. Кононову, О. Коротуну, О. Кривохижиній, В. Кузнецову, В. Кубишковському, І. Лазареву, А. Луцюку, В. Мартинову, О. Мележику, Л. Морозовій, Л. Олійник, Т. Підгорній, О. Ткаченко, Я. Сіренко, М. Сичу, В. Сулим, С. Філіпенку, В. Форощуку, С. Харчуку, С. Хижці, А. Шведчиковій, І. Яценко. Дякую І. Загороднюку за допомогу в організації збору первинних даних та редагування рукопису та З. Баркасі за редагування англійських частин рукопису.

References

- Andreichev, A. V. 2019. Feeding daily and seasonal activity of the common mole rat (*Spalax microphthalmus*, Rodentia, Spalacidae). *Zoologicheskii zhurnal*, **98** (4): 467–476. [In Russian] [CrossRef](#)
- Barabash-Nikiforov, I. I. 1928. *Essays on the fauna of the steppe Dnipro region*. State Publishing House of Ukraine, Dnipropetrovsk, 1–137. [In Ukrainian]
- Begall, S., H. Burda, C. E. Schleich (eds). 2007. *Subterranean rodents: news from underground*. Springer-Verlag, Berlin; Heidelberg, 1–398. [CrossRef](#)
- Burda, R. I. 1991. *Anthropogenic Transformation of Flora*. Naukova Dumka, Kyiv, 1–168. [In Ukrainian]
- Burda, H., R. Šumbera, S. Begall. 2007. Microclimate in burrows of subterranean rodents — revisited. In: Begall, S., H. Burda, C. E. Schleich (eds). *Subterranean Rodents: News from Underground*. Springer-Verlag, Berlin; Heidelberg, 21–31. [CrossRef](#)
- Heth, G., E. M. Golenberg, E. Nevo. 1989. Foraging strategy in a subterranean rodent, *Spalax ehrenbergi*: a test case for optimal foraging theory. *Oecologia*, **79**: 496–505. [CrossRef](#)
- Heth, G., J. Todrank, E. Nevo. 2000. Do *Spalax ehrenbergi* blind mole rats use food odours in searching for and selecting food? *Ethology Ecology & Evolution*, **12** (1): 75–82. [CrossRef](#)
- Korobchenko, M. 2009. Over-ground activity of underground rodent *Spalax microphthalmus*. *Biodiversity and Role of Animals in Ecosystems: Proceedings of the V International Conference 'Zoocenosis-2009'*. Lira Press, Dnipropetrovsk, 329–331. [In 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. [In Ukrainian]
- Korobchenko, M. A., I. V. Zagorodniuk, I. G. Emelianov. 2010. Underground rodents as life type of mammals. *Proceedings of the National Museum of Natural History*, **8**: 5–32. [In Ukrainian]
- Korobchenko, M. 2011. Peculiarities of modern distribution and food storing in *Spalax microphthalmus* (Mammalia) in

- the East of Ukraine. *Zoocenosis 2011: Biodiversity and Role of Animals in Ecosystems*: Abstracts of the VI International Conference. Dnipropetrovsk University, Dnipropetrovsk, 267–270. [In Ukrainian]
- Korobchenko, M. 2012. Model of spatial dynamics of mole-rat populations during year. In: Zagorodniuk I. (ed.). *Dynamics of Biodiversity 2012*. Taras Shevchenko Luhansk Natl. Univ. Press, Luhansk, 48–51. [In Ukrainian]
- Korobchenko, M., I. Zagorodniuk, Yu. Illiukhin. 2018. Distribution of the greater mole rat (*Spalax microphthalmus*) in Ukraine based on materials of zoological collections. *Geo&Bio*, **16**: 63–75. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Kostiuchenko, A. S. 1931. From the biology of the mole rat. *Ukrainian Hunter and Fisherman*, No. 5–6: 9–10. [In Ukrainian]
- Kucheriavy, V. P. 2001. Section 3.5.5.6. Changing the environment and storing food. Migrations and periods of rest. In: Kucheriavy, V. P. *Ecology. Textbook*. Svit, Lviv, 1–500. [In Ukrainian]
- Lövy, M., J. Šklíba, E. Hrouzková, V. Dvořáková, E. Nevo, R. Šumbera. 2015. Habitat and burrow system characteristics of the blind mole rat *Spalax galili* in an area of supposed sympatric speciation. *PLoS ONE*, **10** (7): e0133157. [CrossRef](#)
- Obratsov, B. V. 1956. Zoecological sketch of the region of Derkul station on field protection afforestation. In: *Protective forest plantations on the chernozems of Derkul and Veliko-Anadol*. Publishing house of the Academy of Sciences of the USSR, Moscow, 412–428. (Series: Proceedings of the Forest Institute; Vol. 30). [In Russian]
- Pakhomov, A. E. 1998. *Biogeocenotic Role of Mammals in Soil-Forming Processes of Steppe Forests of Ukraine. Book I*. DSU, Dnipropetrovsk, 1–232. [In Russian]
- Protopopova, V. V., S. L. Mosyakin, M. V. Shevera. 2002. *Phytointvasions in Ukraine as a threat to biodiversity: current state and challenges for the future*. Institute of Botany of the NAS of Ukraine, Kyiv, 1–32. [In Ukrainian]
- Puzachenko, A. Yu. 1993. Spatial structure of groups of the common mole rat *Spalax microphthalmus* (Rodentia, Spalacidae). *Zoologicheskii zhurnal*, **72** (5): 123–131. [In Russian]
- Puzachenko, A. Yu. 1993. Digging activity of the common mole rat *Spalax microphthalmus* (Rodentia, Spalacidae). *Zoologicheskii zhurnal*, **72** (11): 91–102. [In Russian]
- Puzachenko, A. Yu. 1996. Demographic structure and reproduction in the population of the common mole rat *Spalax microphthalmus* (Rodentia, Spalacidae). *Zoologicheskii zhurnal*, **75** (2): 271–279. [In Russian]
- Puzachenko, A. Yu. 1998. Demography of the distribution of the common mole rat *Spalax microphthalmus* (Rodentia, Spalacidae). *Zoologicheskii zhurnal*, **77** (3): 364–368. [In Russian]
- Reshetnyk, E. G. 1941. Materials for the study of taxonomy, geographical distribution and ecology of the mole rats (Spalacinae) of the USSR. *Proceedings of the Zoological Museum*, **24**: 23–95. [In Ukrainian]
- Yangolenko, E. I. 1965. *Ecology of mole rats of the genus Spalax and Their Economic Importance in Bukovina*: Abstract of Thesis. Lviv, 1–20. [In Russian]
- Volchanetsky, I. B., S. I. Medvedev. 1950. On the question of the formation of the fauna of field protection belts. *Proceedings of the Research Institute of Biology, Kharkiv University*, No. 14–15: 7–28. [In Russian]
- Zagorodniuk, I. 2006. Adventive mammal fauna of Ukraine and a significance of invasions in historical changes of fauna and communities. *Proceedings of the Theriological School*, **8**: 18–47. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I., M. Korobchenko, V. Parkhomenko, Z. Bar-kaszi. 2018. Steppe rodents at the edge of their range: a case study on *Spalax microphthalmus* in the north of Ukraine. *Biosystems Diversity*, **26** (3): 188–200. [CrossRef](#)



THE INFLUENCE OF THE PINE MARTEN (*MARTES MARTES*) ON THE NESTING OF BIRDS IN ARTIFICIAL NESTS IN NORTH-EASTERN UKRAINE

Olena Yarys 

Key words

pine marten, hollow-nesting birds, nest box, predation, north-eastern Ukraine

doi

<http://doi.org/10.15407/TU2312>

Article info

submitted 03.02.2022
revised 25.06.2022
accepted 30.06.2022

Language

Ukrainian, English summary

Abstract

Passerines are the most threatened by predators during the nesting period. According to the results of visual observations conducted during 2019–2021 in forests of north-eastern Ukraine, a high proportion of bird nests destroyed by the pine marten (*Martes martes*) in artificial nest boxes was revealed. The impact of the predator was assessed according to the following signs: the front wall of the nest box fell off, the bird's nest was destroyed and torn, traces of claws on the front wall of the nest box, fragments of feathers and bones of the bird found nearby. In the pine forest of the Hetmanskyy National Nature Park near Kamenka village, the share of destroyed by the pine marten nests increased during 2019–2021 from 15.6% to 36.0% and 45.2%, respectively. In a forest of the Homilshansky Lisy National Nature Park near Zdonetske village, the largest share of nests ruined by the forest marten was 51.1% in 2020 and 33.3% in 2021. Cases of predation predominated in nest boxes with nests of *Parus major* in the third decade of May (21.05–31.05)—15.9% (n = 47) in the Homilshansky Lisy National Nature Park; *F. albicollis* in the first decade of June (01.06–10.06)—19.1% (n = 43) in the Hetmanskyy National Nature Park near Kamenka village. In general, the results indicate an increase in the destruction of nests in nest boxes by the pine marten in the first decade of June (01.06–10.06) and in the first or second decade of July (01.07–20.07) for most bird species, including *Parus major*, *Ficedula albicollis*, *Phoenicurus phoenicurus*, *Ficedula hypoleuca*, and *Erithacus rubecula*. At the end of the third decade of February and during March, an inspection of nest boxes showed that a large number of adults of *Parus major* spend the night in the nest boxes. At the same time, in 2021, their share was 15% (n = 100), of which 10% became victims to the forest marten in the Homilshansky Lisy National Nature Park near Zdonetske village. In the territory of Hetmanskyy National Nature Park near Kamenka village, in 2020, *Parus major* was also the main victim of the pine marten, with a share of 5.0% (n = 120). Among the adult birds in the nest boxes that did not form breeding pairs or of which, eventually, the male or female died, the inspection of nest boxes also revealed cases of predation by the pine marten.

Affiliations

H. S. Skovoroda Kharkiv National Pedagogical University (Kharkiv, Ukraine)

Correspondence

Olena Yarys; H. S. Skovoroda Kharkiv National Pedagogical University; 29 Alchevsky Street, Kharkiv, Ukraine, 61002; e-mail: lena.chebitko.95@ukr.net; orcid: 0000-0002-5489-3292

Cite as

Yarys, O. 2022. The influence of the pine marten (*Martes martes*) on the nesting of birds in artificial nests in north-eastern Ukraine. *Theriologia Ukrainica*, **22**: 130–135. [In Ukrainian, with English summary]

Вплив куниці лісової (*Martes martes*) на гніздування птахів у штучних гніздівлях північного сходу України

Олена Ярис

Резюме. За результатами візуальних спостережень, проведених протягом 2019–2021 рр. на території північного сходу України, було виявлено високу частку зруйнованих гнізд птахів у штучних гніздівлях — куницею лісовою (*Martes martes*). Вплив хижака оцінювали за такими ознаками: виломана передня стінка штучної гніздівлі, зруйноване гніздо птаха у штучній гніздівлі, сліди кігтів на передній стінці штучної гніздівлі, фрагменти пір'я та кістки птаха. У сосновому лісі Гетьманського НПП поблизу с. Кам'янка, частка зруйнованих гнізд куницею лісовою впродовж 2019–2021 рр. зростала: від 15,6 до 36,0 та 45,2 % відповідно. В борі НПП «Гомільшанські ліси» поблизу с. Задонецьке, найбільша частка зруйнованих гнізд куницею лісовою, припадала на 2020 рік — 51,1 %, менша у 2021 р. — 33,3 %. Випадки хижацтва зареєстровано у ШГ з гніздами таких видів птахів: *P. major* в третій декаді травня (21.05–31.05) — 15,9 % ($n = 47$) у НПП «Гомільшанські ліси» поблизу с. Задонецьке; *F. albicollis* в першій декаді червня (01.06–10.06) 19,1 % ($n = 43$) у Гетьманському НПП поблизу с. Кам'янка. Загалом, отримані результати, вказують на збільшення випадків зруйнованих гнізд куницею лісовою у штучних гніздівлях в першу декаду червня (01.06–10.06) та першу-другу декади липня (01.07–20.07) для більшості видів птахів: *Parus major*, *Ficedula albicollis*, *Phoenicurus phoenicurus*, *Ficedula hypoleuca*, *Erithacus rubecula*. Наприкінці третьої декади лютого та протягом березня місяця, перевірка штучних гніздівлях показала, що велика кількість дорослих особин *Parus major*, ночують у штучних гніздівлях. При цьому у 2021 р. їхня частка становила 15 % ($n = 100$), з них 10 % стали жертвами куниці лісової, у НПП «Гомільшанські ліси» поблизу с. Задонецьке. Зменшення частки зруйнованих гнізд у 2021 р., може бути пов'язане із заходами по зниженню випадків хижацтва куницею лісовою — використанням керосину. На території Гетьманського НПП поблизу с. Кам'янка у 2020, *Parus major* теж є основною жертвою куниці лісової, проте, її частка становила 5,0 % ($n = 120$). Серед дорослих особин птахів у штучних гніздівлях, які не утворили пару, чи як наслідок, загинув самець або самка, при перевірці штучних гніздівель виявлено також випадки хижацтва куницею лісовою.

Ключові слова: куниця лісова, дуплогніздові птахи, штучні гніздівлі, хижацтво, північний схід України.

Вступ

Птахи ряду Passeriformes, найбільше схильні до ризику з боку хижаків у гніздовий період [Pöysä *et al.* 2001]. Менше страждають від хижаків птахи, які гніздяться в штучних гніздівлях (далі ШГ), завдяки обмеженому доступу, у порівнянні з гніздами відкритого типу [Lima 2009; Yoon *et al.* 2016]. В останні роки, у різних частинах світу є повідомлення про пристосувальний характер хижаків до різного типу штучних гніздівель [Yoon *et al.* 2016].

Куниця лісова — *Martes martes* (Linnaeus, 1758) — поширена майже по всій Європі, а також у північній і центральній Азії, від північної Португалії до Західного Сибіру, населяє найрізноманітніші ландшафти [Balestrieri *et al.* 2010]. В Італії цей вид присутній фрагментарно, у лісовому районі півострова [Bartolommei *et al.* 2016], до недавнього часу був виявлений навіть в сільськогосподарських угіддях [O'Mahony 2014]. Острівні популяції також трапляються на Сардинії, Сицилії та Ельбі [Genovesi & De Marinis 2003], Ірані, Фінляндії [Proulx *et al.* 2004]. У Болгарії куниця лісова є малочисельним видом, що трапляється у хвойних та букових лісах на горі Люлін, на висоті 1200 м над рівнем моря [Popova *et al.* 2021].

Етологічні особливості виду досліджено у бореальних та змішаних лісах північної Європи [O'Mahony 2014; Bartolommei *et al.* 2016]. Питання загальної екології куниці лісової вивчено в Польщі, Іспанії, Великобританії, Угорщині; реінтродукції в Ірландії та розселення в Франції і, Нідерландах [Proulx *et al.* 2004]. На території України куниця лісова мешкає в стиглих і перестійних хвойних, мішаних та листяних лісах з великою кількістю дуплистих дерев і бурелому. Куниця лісова поширена у борах Полісся і Лісостепу, в острівних, байрачних і

заплавних лісах Лісостепу; інколи цей вид трапляється у степовій зоні України [Volokh 2016]. У районах Карпат, вид поширений у букових, ялинових і буково-ялинових пралісах. На Волині — постійно перебуває в борах-чорничниках, мішаних лісах, де переважають дуб, сосна, осика і береза [Abelentsev 1968]. На півночі Київської, Чернігівської, Сумської областей цей вид мешкає в соснових лісах з домішкою дубу звичайного; у Харківській області, де проводила дослідження автор, вид трапляється у заплавних лісах по Сіверському Дінцю [Yatsiuk & Leshchenko 2021]. Протягом останнього десятиріччя чисельність куниці лісової в Україні суттєво зросла, розширився ареал виду в південному напрямку [Stelmakh 2013].

Метою роботи було дослідити вплив куниці лісової на гніздування птахів у штучних гніздівлях на території північного сходу України.

Матеріали та методи

Протягом 2004–2021 рр. з третьої декади березня по другу декаду липня на території північного сходу України (Харківська і Сумська обл.) тривають моніторингові дослідження заселеності та екології гніздування птахів у ШГ [Yarys & Chaplygina 2021].

У даній роботі зосереджено увагу на ділянках соснових лісів НПП «Гомільшанські ліси» поблизу с. Задонецьке (Харківська обл.) (49°38'38" N 36°21'32" E) та Гетьманського НПП поблизу с. Кам'янка (Сумська обл.) (50°24'55" N 35°04'16" E). На території НПП «Гомільшанські ліси» розвішано 100 ШГ на висоті 1,5 м від землі і на відстані 5–50 м одна від одної. В Гетьманському НПП розвішано 120 ШГ на такій самій висоті й такими ж інтервалами.

Штучні гніздівлі для досліджень було виготовлено з дощатого матеріалу, з передньою стінкою, яка знімається. Льоток робили діаметром 3,5–4,0 см.

Гніздівлю вважали заселеною, якщо в ній знаходили сформоване гніздо.

Зруйнованим вважали гніздо у ШГ, якщо воно мало певні ознаки (рис. 1): сліди кігтів на передній стінці ШГ, плями крові на стінках ШГ, розірвані частини гнізда, зруйноване гніздо з виломаною передньою стінкою, розбиті яйця птахів, фрагменти пір'я та кістки птаха.

Результати та їх обговорення

За результатами візуальних спостережень, проведених протягом 2019–2021 рр. на території північного сходу України, було виявлено високу частку зруйнованих гнізд птахів у ШГ [Yarys & Chaplygina 2021]. Відмічено, що куниця лісова охоче перейняла принцип наслідування при нашій перевірці ШГ. Спочатку, вона залазить по стовбуру *Pinus sylvestris* L., щоб добратися до верхньої прямої кришки ШГ, яка слугує опорою. Зафіксувавши положення тіла, протягує лапу у льоток передньої стінки ШГ, робить кілька безладних спроб проникнути у ШГ. Через те, що у ШГ, виставлених у Гетьманському НПП поблизу с. Кам'янка не всі льотки були однакового розміру, куниця лісова може зруйнувати повністю гніздо з птахом, лише дістаючи лапою, а у НПП «Гомільшанські ліси» поблизу с. Задонецьке, спроможна вигризати отвір навколо льотка такого розміру, щоб легко пролазила її голова.

Прояв такої поведінки куниці пов'язаний з особливостями її морфології. Зокрема, серед цих особливостей — ціпкі кігті, довгий (19–24 см) пухнастий хвіст, який виконує функції керма при довгому повітряному стрибку, а також адаптовані до стрибків м'язи кінцівок та спини [Sidorovich 1995]. Хоча вид має виразну здатність до лазіння по деревах, найчастіше її активність проявляється на рівні підліску, на висотах від поверхні землі до рівня повалених дерев. У цього хижака, як відомо, добре розвинуті органи чуття — зір, слух та нюх.

У сосновому лісі Гетьманського НПП частка зруйнованих гнізд куницею ліською впродовж 2019–2021 рр. зростала: від 15,6 до 36,0 та 45,2 % відповідно (рис. 2). В бору НПП «Гомільшанські ліси» поблизу с. Задонецьке, найбільша частка зруйнованих гнізд куницею ліською, припадала на 2020 рік — 51,1 %, менша у 2021 р. — 33,3 %. Зменшення частки зруйнованих гнізд у 2021 році, може бути пов'язане із заходами по зниженню випадків хижацтва куницею ліською — використанням керосину. У 2019 р. частка зруйнованих гнізд була меншою, завдяки недавньому розміщенню ШГ на цій території.



Рис. 1. Наслідки хижацтва *Martes martes*: *a* — загальний вигляд ШГ, у якій зруйноване гніздо *Parus major*, *b* — сліди кігтів на передній стінці ШГ, *c* — розірвані частини гнізда у ШГ, *d* — зруйноване гніздо з виломаною передньою стінкою ШГ, *e* — розбиті яйця птахів, *f* — фрагменти пір'я та кістки птаха.

Fig. 1. Consequences of predation of *Martes martes*: *a*—general view of a nest box in which the nest of *Parus major* is ruined; *b*—traces of claws on the front wall of the nest box; *c*—torn parts of the nest in the nest box; *d*—ruined nest with a fallen front wall of the nest box; *e*—broken eggs; *f*—fragments of bird feathers and bones.

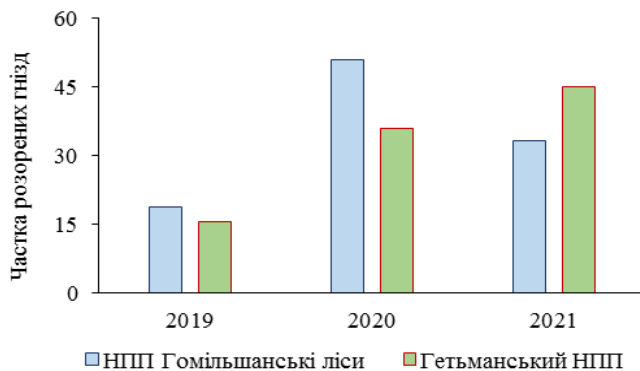


Рис. 2. Зруйновані гнізда птахів у штучних гніздівлях протягом 2019–2021 рр. на території північного сходу України.

Fig. 2. Destroyed bird nests in nest boxes during 2019–2021 in the north-east of Ukraine.

Протягом усіх років дослідження в Гетьманському НПП домінуючим видом у ШГ є мушкетер білоший (*Ficedula albicollis* (Temminck, 1815)) 25,5 % ($n = 120$ ШГ), субдомінант — синиця велика (*Parus major* (Linnaeus, 1758)) 10,2 % ($n = 120$). У сосновому лісі НПП «Гомільшанські ліси» доміномом була *P. major* 18,6 % ($n = 100$).

Таблиця 1. Частка зруйнованих гнізд птахів куницею лісовою в борах північного сходу України
Table 1. The share of bird nests ruined by *Martes martes* in forests of north-eastern Ukraine

Територія досліджень	Вид	Період обстеження							
		01.05–10.05	11.05–20.05	21.05–31.05	01.06–10.06	11.06–20.06	21.06–30.06	01.07–10.07	11.07–20.07
НПП «Гомільшанські ліси» поблизу с. Задонецьке	<i>Parus major</i>	14,0	9,3	6,8	15,9	–	2,3	–	13,6
	<i>Ficedula albicollis</i>	–	–	2,2	6,8	4,5	–	2,2	9,0
	<i>Poecile palustris</i>	–	2,2	–	–	–	–	–	–
	<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	–	–	–	2,2	–	–	–	4,5
	<i>Ficedula hypoleuca</i>	–	–	–	2,2	–	–	–	2,2
Гетьманський НПП поблизу с. Кам'янка	<i>Parus major</i>	–	–	8,5	4,2	–	–	6,3	–
	<i>Ficedula albicollis</i>	–	2,1	12,7	19,1	4,2	2,1	14,8	–
	<i>Poecile palustris</i>	–	–	–	–	–	2,1	2,1	–
	<i>Erithacus rubecula</i>	–	–	–	12,7	–	2,1	6,3	–

Частота руйнування куницею пташиних гнізд у ШГ в обох НПП була найбільшою в першій декаді червня, зокрема у НПП «Гомільшанські ліси» стосовно гнізд *P. major* (15,9 %, $n = 47$), а в Гетьманському НПП — стосовно гнізд *F. albicollis* (19,1 %, $n = 43$) (табл. 1).

У період I декади червня та I–II декад липня, як свідчать отримані результати, частка зруйнованих куницею лісовою гнізд є високою для більшості видів птахів, зокрема для вже згаданих *P. major* та *F. albicollis*, а також *Ph. phoenicurus*, *F. hypoleuca*, *E. rubecula*.

Перевірка ШГ наприкінці третьої декади лютого та протягом березня показала, що велика кількість дорослих особин *P. major* ночують у ШГ. При цьому у 2021 р. їх частка становила 15 % ($n = 100$), з них 10 % стали жертвами куниці лісової, у НПП «Гомільшанські ліси» поблизу с. Задонецьке. На території Гетьманського НПП поблизу с. Кам'янка у 2020, *P. major* теж є основною жертвою куниці лісової, про те, її частка становила 5,0 % ($n = 120$). Серед дорослих особин птахів у ШГ, які не утворили пару, чи як наслідок, загинув самець або самка, при перевірці ШГ виявлено також випадки хижацтва куницею лісовою.

Дослідженнями, проведеними у східній природній зоні (Усманському бору Воронезької області), доведено, що птахи великого значення у раціоні куниці лісової не мають: залишки синиці великої були відзначені 14 разів (5,9 % в екскрементах та 2,7 % у шлунках), повзика звичайного (*Sitta europaea* (Linnaeus, 1758)) — 2 рази (0,8 % в екскрементах та 1,4 % у шлунках), яйця птахів (1,3 % в екскрементах та 0,7 % у шлунках) [Prostakov & Komarova 2009].

В Шотландії і Північній Ірландії, у лігвищах, які були виготовлені для куниці лісової, знайдено велику кількість екскрементів та частинки скелетів, пір'я птахів ($n = 53$) різних систематичних груп, переважно, були знайдені дрібні птахи ряду Passeriformes. Зокрема, знайдено види — *E. rubecula*, зяблика *Fringilla coelebs*, євразійського кропивника (*Troglodytes troglodytes*), різних синиць (Paridae sp.).

У Біловезькому НПП, майже 40 % біомаси, споживаної куницями у червні, становили птахи. Так, частка дрозда співочого (*Turdus philomelos* (Brehm, 1831)) становила в середньому 7,4 %, *F. albicollis*, *F. hypoleuca* та мухоловка мала (*Ficedula parva* (Pallas, 1764)) — 7,4 %, *S. europaea* — 1,7 %, сойка звичайна (*Garrulus glandarius* (Linnaeus, 1758)) становила 0,6 %, волове очко (*Troglodytes troglodytes* (Linnaeus, 1758)) — 2,7 %. В 1988–1999 рр. проведені дослідження на цій же території Парку, показали, що частка зруйнованих гнізд *F. hypoleuca* становила 91 % (82–100 %, $n = 240$ гнізд) [Walankiewicz 2002].

Висновки

Дослідження свідчать, що чисельність дуплогніздових птахів, які обирають для гніздування штучні гніздівлі, зменшується у зв'язку з хижацтвом *Martes martes*. В середньому за один облік це становить 2–16 % зруйнованих гнізд від усіх облікованих.

Виявлено відмінності у рівні шкодочинності куниці стосовно дуплогніздових птахів за роками. У сосновому лісі Гетьманського НПП частка зруйнованих гнізд куницею лісовою впродовж трьох років спостережень (2019–2021 рр.) закономірно зростала — від 15,6 до 36,0 та 45,2 %. У НПП «Гомільшанські ліси» найбільша частка зруйнованих куницею гнізд припала на 2020 р. — 51,1 %, меншою частка руйнувань була у 2021 р. — 33,3 %.

Вважаємо доцільним використовувати різні засоби щодо зменшення впливу куниці лісової на гніздування птахів у штучних гніздівлях.

Подяки

Автор висловлює щирю подяку і глибоку вдячність І. Загороднюку за надання літературних джерел при написанні статті та цінні зауваження при підготовці роботи до публікації.

References

- Abelentsev, V. I. 1968. *Mustelids*. Naukova Dumka, Kyiv, 1–280. (Series: Fauna of Ukraine; Vol. 1, is. 3). [In Ukrainian]
- Balestrieri, A., L. Remonti, A. Ruiz-González, B. Gómez-Moliner, M. Vergara, C. Prigioni. 2010. Range expansion of the pine marten (*Martes martes*) in an agricultural landscape matrix (NW Italy). *Mammalian Biology*, **75**, 5: 412–419. [CrossRef](#)
- Bartolommei, P., E. Manzo, R. Cozzolino. 2016. Seasonal spatial behaviour of pine marten *Martes martes* in a deciduous oak forest of central Italy. *Mammal Research*, **61**: 319–326. [CrossRef](#)
- Genovesi, P., A. M. De Marinis. 2003. *Mustela putorius* (Linnaeus, 1758). In: Boitanim L., S. Lovari, T. A. Vigna (eds), *Fauna d'Italia Volume 38. Mammalia III, Carnivora — Artiodactyla*, 128–132.
- Lima, S. L. 2009. Predators and the breeding bird: behavioral and reproductive flexibility under the risk of predation. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **84** (3): 485–513. [CrossRef](#)
- O'Mahony, D. T. 2014. Socio-spatial ecology of pine marten (*Martes martes*) in conifer forests, Ireland. *Acta Theriologica*, **59**: 251–256. [CrossRef](#)
- Popova, E., S. Popova, P. Petrov, A. Grozdanov, P. Petrov, D. Zlatanova. 2021. First documented record of the endangered pine marten (*Martes martes* L.). *Scientific Conference Climate's Days 2021*. In Lyulin mtn., Bulgaria. [CrossRef](#)
- Pöysä, H., V. Ruusila, M. Milonoff, J. Virtanen. 2001. Ability to assess nest predation risk in secondary hole-nesting birds: an experimental study. *Oecologia*, **126**: 201–207. [CrossRef](#)
- Prostakov, N. I., N. I. Komarova. 2009. Feeding and biotope distribution of the pine marten (*Martes martes* L.) in the Usmansky pine forest and adjacent territories of the Voronezh and Lipetsk regions. *Bulletin of VSU. Series: Chemistry. Biology. Pharmacy*, 116–123. [In Russian]
- Proulx, G., K. Aubry, J. Birks, S. Buskirk, C. Fortin, [et al.]. 2004. World distribution and status of the genus *Martes* in 2000. *Martens and Fishers (Martes) in Human-Altered Environments*, 1–76. [CrossRef](#)
- Sidorovich, V. E. 1995. *Minks, Otters, Weasels and Other Mustelids*. Uradzhai, Minsk, 1–191. [In Belarussian]
- Stelmakh, S. 2013. Biotopes, shelters and died of the forest marten (*Martes martes* L.) on Roztochchia (Lviv region). *Bulletin of Lviv University. Biology Series*, **63**: 35–43. [In Ukrainian]
- Volokh, A. M. 2016. *Mammals Hunted in Steppe Ukraine: Monograph*, Kherson, 1–572.
- Walankiewicz, W. 2002. Nest Predation as a Limiting Factor to the Breeding Population Size of the Collared Flycatcher *Ficedula albicollis* in the Białowieża National Park (NE Poland). *Acta Ornithologica*, **37** (2): 91–106. [CrossRef](#)
- Yarys, O. O., Chaplygina, A. B. 2021. Species diversity of birds inhabiting artificial nesting sites in the north-east of Ukraine. *Russian Journal of Ornithology*, **30** (2037): 832–833. [In Russian]
- Yarys, O., Chaplygina, A., Kratenko, R. 2021. Breeding phenology of Common Redstart (*Phoenicurus phoenicurus*) and its reproduction biology with artificial nests in North-eastern Ukraine. *Ornis Hungarica*, **29** (2): 122–138. [CrossRef](#)
- Yatsiuk, Y., Leshchenko, Y. 2021. Registration mammals using photo traps in the territory of National natural park "Homilsha forests" (Kharkiv region). *Preprint. Researchgate.net*, 1–3. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Yoon, J., B. S. Kim, E. J. Joo, S. R. Park. 2016. Nest predation risk influences a cavity-nesting passerine during the post-hatching care period. *Scientific Reports*, **6**: 1–31989. [CrossRef](#)



FIFTY YEARS OF THE THERIOLOGICAL SOCIETY IN UKRAINE: KEY MILESTONES

Igor Zagorodniuk 

Key words

Ukrainian Theriological Society,
history of science, Theriological
School

doi

<http://doi.org/10.15407/TU2313>

Article info

submitted 16.02.2022
revised 05.06.2022
accepted 30.06.2022

Language

Ukrainian, English summary

Abstract

Information on the formation and development of mammal research in Ukraine in the format of the activity of a scientific society is summarized. The beginning of systematic research was determined by such events as the formation of academic programs and research groups for the study of mammalian fauna (study of fauna composition, distribution, taxonomy, morphology, and population dynamics), the economic importance of mammals (game species, pests, and role in zoonoses), study of the history of fauna and some systematic groups (palaeontology, archaeozoology, and phylogenetics), and analysis of fauna changes (synanthropy, alien species, red book, environmental and climate changes). Such directions were formed in the academy of sciences, universities, nature reserves, anti-plague and sanitary-epidemiological and plant protection stations, especially in 1950–1960, which led to the formation of relevant scientific schools, state programs, specialties, publications, and conference cycles. In June 1972, with the participation of Ukrainian academician I. Pidoplichko, the creation of the All-Union Theriological Society (AUTS) was initiated, and he became its vice-president. Over the next 10 years, theriological research in Ukraine expanded significantly, and in March 1982, the Ukrainian Branch of the AUTS (UB) was created, with 4 sections: paleozoology, morphology, game management, and ecology. In the spring of 1992, the UB was reorganized into the Ukrainian Theriological Society (UTS), and two more its sections were created: medical theriology and the Theriological School. The latter has focused on research carried out in the network of protected areas and biostations and has dealt with the organization of seminars for the exchange of experience and improvement of the qualification of colleagues, and soon it became the main form of activity of the UTS. Within its framework, several new groups were formed (monitoring of bats, large carnivores and small mammals, standardization of scientific terminology and nomenclature). In 1994 to 2022, 26 therioschools and 12 seminars were held, the website *Therioshkola* was created, dozens of issues were published, and the newsletter *Novitates Theriologicae* and the journal *Theriologia Ukrainica* (23 volumes) were established. To the 50th anniversary of the UTS, issues of the bulletin dedicated to the history of theriology have been prepared, which include encyclopaedic information about 183 people and an overview of scientific centres and regional studies.

Affiliations

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

Correspondence

I. Zagorodniuk; National Museum
of Natural History NAS of
Ukraine, 15 Bohdan Khmelnytsky
Street, Kyiv, 01054 Ukraine;
e-mail: zoozag@ukr.net
orcid: 0000-0002-0490-8134

Cite as

Zagorodniuk, I. 2022. Fifty years of the Theriological Society in Ukraine: key milestones. *Theriologia Ukrainica*, **23**: 136–156. [In Ukrainian, with English summary]

50 років Теріологічного товариства в Україні: ключові віхи

Ігор Загороднюк

Резюме. Узагальнено відомості про формування й розвиток в Україні досліджень ссавців у форматі діяльності наукового товариства. Початок системних досліджень визначався такими подіями, як формуванням академічних програм та дослідницьких груп з вивчення теріофауни (дослідження складу фауни, поширення, систематики, морфології, динаміки популяцій), господарського значення ссавців (мисливська фауна, шкочочинні види, роль у зоонозах), вивчення історії фауни і окремих систематичних груп (палеонтологія, археозоологія, філогенетика), аналіз змін фауни (синантропія, чужорідні види, червона книга, зміни середовища та клімату). Такі напрямки формувалися в Академії наук, університетах, заповідниках, протичумних і санепідемстанціях, станціях захисту рослин, надто у 1950–1960 рр., що призвело до формування відповідних наукових шкіл, державних програм, спеціальностей, видань і циклів конференцій. У червні 1972 р. за участі академіка АН УРСР І. Підоплічка ініційовано створення Всесоюзного теріологічного товариства (ВТТ), і він став його віце-президентом. За наступні 10 років теріологічні дослідження в Україні суттєво розширилися, і в березні 1982 р. було створено Українське відділення ВТТ, з 4 секціями: палеозоології, морфології, мисливствознавства, екології. Навесні 1992 р. відділення реорганізовано в Українське теріологічне товариство (УТТ), в якому створено ще дві секції — медичної теріології та Теріологічну школу. Остання стосувалася досліджень у мережі заповідних територій та біостанцій та проведення семінарів з обміну досвідом та підвищення кваліфікації колег і скоро стала основною формою діяльності УТТ. В її рамках сформувалися декілька нових груп (моніторинг кажанів, великих хижих, дрібних ссавців, впорядкування наукової термінології й номенклатури). За 1994–2022 рр. проведено 26 теріошкіл і 12 семінарів, створено вебсайт «Теріошкола», видано десятки видань, налагоджено випуск бюлетеню *Novitates Theriologicae* та журналу *Theriologia Ukrainica* (23 томи). До 50-річчя УТТ підготовлено випуски бюлетеню з історії теріології, які включають енциклопедичні довідки про 183 персони та огляд наукових центрів та регіональних досліджень.

Ключові слова: Українське теріологічне товариство, історія науки, Теріологічна школа.

Вступ

Теріологія — найдавніша система знань, яка сформувалася в розвитку мисливських практик, тваринництва та пізнання людиною самої себе — представника ряду приматів з класу ссавців. Проте, власне наукові старті почалися лише з формування наукової літератури, лекцій, дисциплін кафедр та товариств, що відбувалося тільки в останні 150–170 років. В Україні старті можна рахувати з появи перших кафедр і перших оглядів, що сталося майже одночасно в низці регіональних центрів, якими є Харків, Київ, Одеса, Львів та інші, тобто з близько 1830–1860 років завдяки таким світочам зоологічної думки, як Паульсон, Кесслер, Завадський, Петруський, Новицький, Бельке та ін., а з урахуванням доробків попередників, які були мандрівниками з наукових центрів з-поза меж України (Нордман, Гюльденштедт, Еркслебен, Паллас, Брандт та ін.) — ще на 100 років раніше, з середини 18 ст.

Проте, формування наукових шкіл і розвиток детальних досліджень фауни, екології, морфології, палеонтології тощо почалися лише у першій третині 20 ст., з формуванням Академії наук, академічних зоологічних музеїв, випускаючих зоологічних кафедр, науководослідних інститутів та біостанцій, що стали ключовими осередками розвитку науки і формування наукових шкіл в галузі зоології, зокрема й теріології. «Пікові» ініціативи сформувалися на межі 1960-х та 1970-х років і продовжилися надалі.

Відповідно, 2022 рік в історії Українського теріологічного товариства є визначним: маємо одразу кілька ювілеїв — 20, 30, 40, 50 років від ключових подій в історії Української теріології. Серед них — заснування теріологічного руху як окремого напрямку наукових досліджень в Академії наук (1972), оформлення діяльності товариства як наукової організації (1982), оформлення самоврядного товариства поза радянськими структурами (1992), формування інтернет-мережі товариства з розсилкою інформаційних повідомлень (2002).

Отже, у поточному 2022 році маємо одразу декілька ювілеїв Українського теріологічного товариства, яким і присвячено цей стислий огляд.

Повосінні передвісники подій 1972 року

Історія наукових досліджень в Україні зазнавала неодноразових провалів і переписувань, починаючи з історії УНТ, яку усіляко поглинала ВУАН [Onoprienko & Shcherban 2008] і закінчуючи історіями окремих установ та долями окремих науковців та напрямків, в яких вони працювали [напр.: Zagorodniuk 2015b]. Інколи корекції історії трапляються свідомо, задля політичної доцільності [Markevych & Pidoplichko 1956], проте нерідко й несвідомо, через незнання такої історії, як от в нещодавньому огляді з історії європейської теріології [Hutterer & Kryštufek 2020]. Окремі віхи розвитку теріологічних досліджень відображено в низці статей автора, зокрема стосовно наукових видань, включно з монографіями, матеріалами конференцій, збірників праць Українського теріологічного товариства [Zagorodniuk 2015a].

Початок системних досліджень ссавців в Україні визначається кількома напрямками — формуванням академічних програм та дослідницьких груп з вивчення ссавців (дослідження складу фауни, поширення, систематики, морфології, анатомії, генетики, динаміки популяцій), вивчення господарського значення ссавців (мисливська фауна, шкодочинні види, роль у зоонозах, розведення, domestикація), вивчення історії фауни і окремих систематичних груп (палеонтологія, археозоологія, філогенетика), аналіз змін фауни (синантропія, червона книга, чужорідні види, впливи змін середовища та клімату). Такі напрямки формувалися в Академії наук і галузевих академіях, в університетах і заповідних установах, системі протичумних і санепідемстанцій, станцій захисту рослин. Ці процеси набули значного розвитку у 1950–1960-х рр. і ознаменувалися розвитком відповідних інституцій та наукових шкіл, формуванням державних програм, навчальних спеціальностей, стандартів та державної статистичної звітності (категорії раритетності, трофейні стандарти, форма 2тп-мисливство), серій наукових видань і конференцій.

В ті роки вийшла серія зведень, які надовго стали точкою відліку у вивченні фауни України в цілому та її окремих регіонів, у т.ч. два видання «Визначника ссавців УРСР» [Korneev, 1952, 1965], зведення щодо ссавців Карпат [Sokur 1952] та західних областей України [Tatarynov 1956], «Звірі Криму» (рос.) [Vshyvkov 1964], два теріологічні випуски в серії «Фауна України», включно з описами комахоїдних, кажанів і хижих родини мустелових [Abelentsev et al. 1956; Abelentsev 1968]. Важливими стали й огляди, видані І. Сокуром, — «Ссавці фауни України та їх господарське значення» [Sokur 1960], «Історичні зміни та використання фауни ссавців України» [Sokur 1961], «Шкідливі гризуни і боротьба з ними» [Sokur 1963] та ін.

В цей період вийшли й різноманітні програмні й підсумкові статті, серед яких, наприклад, — «Результати вивчення теріофауни західних областей України вітчизняними зоологами» [Tatarynov 1959] та «Чергові завдання у вивченні екології ссавців України» (рос.) [Sokur 1967], «Підсумки кільцювання кажанів в Україні за 1939–1967 рр.» [Abelentsev et al. 1968 та ін.] тощо. Відбулися і тематичні конференції, серед яких і «Перша наукова конференція з розвитку мисливського господарства УРСР» (Київ, 1968; наступна відбулася у 1973 р.); обидві зі збірниками наукових праць.

З активу цього часу важливо відмітити таких теріологів, як (за абеткою): В. Абеленцев, І. Барабаш, Д. Берестенников, В. Бібікова, О. Гізенко, Л. Гіренко, Я. Зубко, В. Іздебський, М. Калабухов, І. Колюшев, О. Корнєєв, Є. Крайнев, О. Мигулін, М. Милютін, О. Лисецький, І. Підоплічко, Є. Решетник, Л. Самарський, І. Сахно, П. Свириденко, І. Сокур, К. Татаринів, К. Філонов, І. Шнаревич, К. Янголенко та ін., і вся ця плеяда продовжила свою працю і в наступний період (1972–1982). Про більшість з таких світочів української теріології підготовлено статті з аналізом їхнього внеску в науку, у т.ч. й найпотужніших теріологів цього періоду — Івана Підоплічка [Krakhmalna & Mikhalevych 2005], Івана Сокура [Emelyanov & Zagorodniuk 2008] та Василя Абеленцева [Zagorodniuk 2017].

Цей період розвитку досліджень закономірно підійшов до ініціативи проведення в СРСР міжнародного теріологічного конгресу, у зв'язку з цим (хоча це лише гіпотеза автора) і було висловлено ідею створення Теріологічного товариства. Врешті, у червні 1972 р. цей процес стартував, і одним з його ініціаторів став І. Підоплічка, найвідоміший український зоолог, енциклопедист та археолог, на той час директор Інституту зоології АН УРСР та Центрального науково-природничого музею АН УРСР, академік-секретар відділення загальної біології в Президії АН УРСР, головний редактор серії видань, включно зі збірником «Природна обстановка і фауни минулого» (1963–1975) та журналом «Вісник зоології» (1967–1975).

1972–1981 (діяльність у рамках ВТТ)

Історію про події 1972 року автор дізнався від Н. Філіпчук та І. Рогатко, які були в Раді Українського відділення ВТТ у 1982–1991 рр. Розуміючи, що формально точкою відліку є березень 1982 р., коли відбулися установчі збори УВ ВТТ [Rogatko 1982] (далі про це докладніше), я дізнався від шановних колег про те, що товариство існувало з початку 1970-х років, а 1982 року було оформлено окремі органи управління ним в суто українському сегменті. Інса Рогатко повідала, що товариство діяло всі ті роки, вже після її навчання в аспірантурі (захист 1968 р.), і вона дуже добре пам'ятає, зокрема, як вона, як теріолог, за дорученням керівника відділу М. Воїнственського (відділ фауни і систематики хребетних ІЗАН) брала участь у підготовці матеріалів для І. Підоплічка, який планував виступ на теріологічному товаристві. Рік тепер не відомий, проте, очевидно, це було близько 1972 року.

І такі документи збереглися. По-перше, нам відомо, що одним з ініціаторів і віце-президентом Всесоюзного тоді теріологічного товариства став академік АН УРСР І. Підоплічка (1905–1975) [Krakhmalna & Mikhalevych 2005]. Про роль Підоплічка у розвитку теріологічних досліджень і його статус віце-президента ВТТ відмічено у всіх джерелах з його бібліографії і наукового спадку¹. Його ентузіазм в розвитку теріології та археології, але й загалом зоології, відомий всім. Той факт, що він був від початку створення ВТТ його віце-президентом, наштовхнув на пошуки в сучасних архівах РАН та архіві ВТТ².



Рис. 1. Команда теріологів-екологів, що представляла відділ екології ІЗАН та в подальшому ядро секції екології УТТ та делегатів від України на Першому Міжнародному теріологічному конгресі (1974), на експериментальній базі «Теремки» близько 1974 р.: О. Корчинський (аспірант), В. Межжерін, І. Смелянов (в подальшому керівник секції екології УТТ), І. Сокур (керівник відділу екології), С. Золотухіна (в подальшому секретар секції екології УТТ), А. Іщенко, С. Молостов (преparator і таксидерміст відділу) (з фотоальбому С. Золотухіної, архів ННПМ).

Fig. 1. The team of theriologists-ecologists that represented the Department of Ecology of IZAN and later the core of the Section of Ecology of the UTS and delegates from Ukraine at the first International Theriological Congress (1974), at the experimental base 'Teremki' (ca. 1974): O. Korchynsky (graduate student), V. Mezherin, I. Emelyanov (later the head of the ecology section of UTS), I. Sokur (head of the department), S. Zolotukhina (later the secretary of the ecology section of UTS), A. Ishchenko, S. Molostov (preparator and taxidermist of the department) (from photo album of S. Zolotukhina, archive of NMNH of Ukraine).

¹ В архіві І. Г. Підоплічка в Інституті архівознавства НБУВ НАН України (фонд 139, опис 3) в переліку рукописів і документів є «Протоколи засідання мамологічної секції ентомологічного відділу Київської сільськогосподарської дослідної станції. Рукопис. 2 док. 5 липня — 6 серпня 1930», що свідчить про те, що дослідник брав участь в організації теріологічних структур від початків своєї професійної (наукової) діяльності.

² Зокрема, в електронній версії архіву <https://therio.ru/community/history/>

В історичній довідці про «Теріологическое общество при РАН» вказано, що його (звісно, не «ТО при РАН», а ВТТ) створено у січні 1973 р. на установчому з'їзді, що проходив на біологічному факультеті МДУ в Москві, де головою обрали акад. В. Соколова. Очевидно, що підготовка йшла до січня 1973, тобто у 1972 р. І такий документ було виявлено: у червні 1972 р. Іван Підоплічко був серед ініціаторів створення ВТТ на Президії АН СРСР (не РАН), що викладено в архіві РАН (фонд 1961, <https://bit.ly/3PGPmfc>). У довідці вказано: «Всесоюзне теріологічне товариство (ВТТ). 1973–1991 — Всесоюзне теріологічне товариство при Академії наук СРСР. З 1992 — Теріологічне товариство при РАН. Входить до складу Відділення загальної біології з 1973 р.». І далі: «Постанова Президії АН СРСР про організацію Всесоюзного теріологічного товариства (ВТТ) прийнята у червні 1972 р., а в січні 1973 р. в Москві відбувся Установчий з'їзд. Він був підготовлений Оргкомітетом, до якого входили визначні вчені-теріологи: академік С. С. Шварц, академік АН УРСР І. Г. Підоплічко, член-кореспондент АН Казахської РСР О. О. Слудський, ...» [був у переліку і О. Корнєєв].

Далі був Перший теріологічний конгрес [Pidoplichko 1974]. В Інституті Архівознавства НБУВ НАН України є «Фонд № 139 документів ... акад. І. Г. Підоплічка, де Описі № 5 (Фото-документи) за № 73–74 є записи: «73. Підоплічко І. Г. на *Мамологічному симпозиумі у м. Київ*. Фотознімок. ... 12–15 лютого 1973.», «74. Підоплічко І. Г. на I Міжнародному теріологічному конгресі у м. Москва. Фотознімок. ... 1974» (курсив мій; правдоподібно, що це помилка: конгрес відбувся в Москві 6–12 червня 1974 р.). Це підтверджують і державні поштові знаки (марки), випущені з цього приводу 22.05.1974 р. Ініціативу провести конгрес в СРСР проявили американські колеги, зокрема Р. Гоффманн (1929–2010) [Formosov et al. 2011: 1028]³.

У цей період відбулося чимало тематичних конференцій теріологічного спрямування, з активною участю українських теріологів, серед них: Всесоюзний симпозиум щодо систематики та цитогенетики ссавців, організований за участі ВТТ (Москва, 1975) [Gaichenko 1975], Всесоюзна конференція з проблеми «Біологічні засади та досвід прогнозування змін чисельності мисливських тварин» (Кіров, 1975) [Samosh 1976], в Києві у червні 1977 р. проведено Всесоюзний семінар із проблем функціональної морфології [Berezkin 1977], у січні 1978 р. за ініціативою ВТТ та низки академічних установ відбулася Всесоюзна нарада щодо хижих ссавців (Москва, МДУ) [Pylypchuk 1978], а за місяць там само — Другий з'їзд Всесоюзного теріологічного товариства АН СРСР (340 делегатів) [Zolotukhina 1978], у червні 1978 р. у Брно за участі української делегації пройшов II Міжнародний теріологічний конгрес (486 учасників, 9 секцій та 21 спеціальна група) [Rogatko & Korotkevich 1979], у грудні 1980 р. в Саратові за ініціативою ВТТ відбулася вже V Всесоюзна нарада щодо гризунів (140 учасників) [Kotliarov 1981], у червні 1981 р. у Петрозаводську відбулася III Всесоюзна наукова конференція з біології та патології хутрових звірів [Kolesov 1981], того ж 1981 р. у Пловдиві (Болгарія) за участі української делегації відбулася Всесвітня мисливська виставка (60 країн-учасниць) [Shevchenko 1981] та нарада з питань вивчення вовка, що пройшла у Тронхемі, Швеція (Л. Шевченко, особ. повід.).

Суто українських теріологічних конференцій у цей період було мало. Серед них примітним був лише цикл «мисливських» конференцій, і 1973 р. відбулася друга з них, проведена силами УТМР, проте за участі Академії наук та вузів. Одночасно з темою «корисної» фауни набули нового розвитку дослідження за темою «боротьбистики», у т.ч. з розробкою заходів щодо захисту врожаю та моделей динаміки популяцій гризунів [Sokur 1972; Emelyanov et al. 1978]. Тоді ж з'явилася й альтернативна ідея — Червона книга УРСР, перший випуск якої вийшов 1980 року за найактивнішої участі теріологів [Abelentsev et al. 1980]. Теріологи України діяли в рамках ВТТ, попри те, що інші товариства давно набули самостійності, і 1981 р. в

³ Історія ця викладена так: «На початку 1970-х років Роберт Хоффманн стояв біля витоків організації першого Міжнародного теріологічного конгресу (Москва 1974). Він розумів, щоб стати дійсно міжнародним, конгрес повинен обов'язково включати теріологів з СРСР та інших країн східного блоку. Але поки існує “залізна завіса”, участь радянських теріологів можлива лише, якщо конгрес буде проходити з їхнього боку...» [Formosov et al. 2011: 1028]. Коли почалася ця активність Хоффманна, — невідомо; його поїздки і спільні публікації з радянськими зоологами (група М. Воронцова) щодо генетики ссавців стосуються 1972–1984 рр.

Києві відбулися II з'їзд Українського ентомологічного товариства, IX конференція Українського республіканського наукового товариства паразитологів та I з'їзд морфологів України (хроніки в випуску 1 «Вісника зоології» за 1981 р.).

У тому ж 1981 році в Києві на базі відділу палеонтології ННПМ (на той час — відділ палеозоології ІЗАН) та за участі відомого теріолога І. Громова відбулася конференція (воркшоп) мікропалеотеріологів товариства з оглядом палеонтологічних колекцій та дискусією; основним її організатором був В. Топачевський (Л. Рековець, особ. повід.).

1982–1991 (оформлення й діяльність Українського відділення ВТТ)

Протягом 1970-х років теріологічне товариство суттєво розвинуло в Україні свою діяльність і фактично досягло критичної маси за чисельністю і регіональною специфікою у напрямках досліджень, щоби виокремитися з ВТТ, тому таке виокремлення було цілком природним. 1982 рік — рік інституалізації теріологічного товариства в Україні, оскільки після чергового всесоюзного з'їзду ВТТ було вирішено створювати «регіональні відділення», першим з яких стало Українське відділення ВТТ (УВ ВТТ). Його започаткування описано в хронікальній статті І. Рогатко «Про організацію Українського відділення Всесоюзного теріологічного товариства» (рос.) [Rogatko 1982]. Установчі збори пройшли в Академії 2 березня 1982 р., де було прийнято низку організаційних рішень, з імітацією структури й рішень інших значних форумів. У звіті, зокрема, вказано (наведено скорочено):

«З часу утворення Всесоюзного теріологічного товариства [ВТТ] при АН СРСР відбулося три Всесоюзних з'їзди. На I з'їзді були присутні 220 теріологів, на II — 340, на III в поточному році кількість доповідачів перевищила 700. ... В Україні кількість фахівців, в тій чи іншій мірі зайнятих в області теріології, перевищує 200 осіб. З метою подальшого розвитку та підвищення ефективності координації в республіці наукових досліджень в області теріології, активізації видавничої діяльності, популяризації та пропаганди наукових і практичних досягнень у вивченні ссавців, поліпшення охорони і раціонального використання тваринного світу, ..., а також з огляду на рекомендації II з'їзду ВТТ, Президія АН УРСР постановила створити при Відділенні загальної біології АН УРСР Українське відділення ВТТ».

«2 березня 1982 року на базі Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена АН УРСР відбулися установчі збори УВ ВТТ. На них присутні теріологи [...] з Дніпропетровської, Харківської, Запорізької, Львівської, Кримської та інших областей. Делегати обрали Раду відділення та ревізійну комісію. Рада відділення [перегрупувано]: з АН УРСР — Г. Агарков (Київ); В. Гайченко (Київ); І. Ємельянов (Київ); М. Ковтун (Київ); С. Манзій (Київ); І. Рогатко (Київ); І. Сокур (Київ); В. Топачевський (Київ); Мінлігосп — С. Болденков (Київ); МОЗ — А. Брусиловський (Сімферополь); К. Татарinov (Львів); Мінвуз — А. Губкін (Дніпро); І. Гурський (Одеса); О. Корнєєв (Київ); В. Межжерін (Київ); С. Самарський (Черкаси); І. Турянин (Ужгород); Мінсільгосп — О. Салганський (Київ). [...]. Головою Президії Ради відділення обрано В. Топачевського, його заступники — І. Ємельянов та М. Ковтун, члени президії — А. Губкін, В. Межжерін, О. Корнєєв, І. Сокур; вчений секретар — І. Рогатко, скарбник — Н. Філіпчук. Рада відділення затвердила план роботи [...] і такі [три] секції: екології (голова І. Ємельянов); морфології (голова М. Ковтун); палеозоології та систематики (голова В. Топачевський)».

Була розроблена низка атрибутки — печатка, членські внески, плани роботи секцій, ліфлет про УВ ВТТ, планувалися регіональні відділення (черкаське, львівське, дніпропетровське); товариство активно діяло й розвивалося.

Цей період діяльності УТТ виявився одним з найпродуктивніших. Створення УВ ВТТ дозволило сконцентруватися на регіональних задачах і координації робіт в Україні. Розвиток досліджень пішов з переважною увагою до дикої фауни, з формуванням трьох ключових напрямків, кураторами яких були відповідні відділи ІЗАН. Палеотеріологи зосередили свої зусилля переважно на експедиціях і монографіях, морфологи — на деталізації морфологічних досліджень та формуванні школи морфологів, мисливствознавці — на вивченні популяцій мисливських звірів, екологи — вивченні популяцій дрібних ссавців.

Ще одним важливим напрямком, не оформленим як секція, став цикл регіональних досліджень і підготовка відповідних регіональних оглядів фауни та екології окремих груп, що найактивніше проводилося у школах І. Сокура (Київ), С. Самарського (Черкаси), К. Татарінова (Львів) та ін. Сформувалися й доволі автономні центри, по суті школи, серед яких найбільш примітними стали Асканія-Нова, кафедри зоології та зоологічні музеї Київського, Одеського, Львівського, Ужгородського та Дніпропетровського університетів.

Визначною подією, коли на міжнародному рівні українські теріологи представляли власну теріологічну спільноту, став III Міжнародний теріологічний конгрес [Rogatko 1983], який проходив 15–20 серпня 1982 р. в Хельсінкі і зібрав 740 теріологів з 53 країн, зокрема й 46 фахівців з СРСР. В його рамках відбулася низка симпозіумів, серед яких 5 Міжнародний симпозіум щодо вовка, наради («робочі зустрічі») щодо хеморецепції та щодо звукової комунікації ссавців, Перший міжнародний симпозіум щодо комахоїдних ссавців, засідання за темою «Морські ссавці та людина» та багато інших [Rogatko 1983].

У цей період і в Україні відбулася низка знакових конференцій з виданням відповідних збірників наукових праць. З подій можна відзначити засідання Ради відділення 21.12.1983 в ІЗАН. Одним з перших став «розширений пленум Українського відділення ВТТ», що відбувся в Черкасах весною 1984 р. (гостинно приймав усіх С. Самарський) на тему «Вивчення теріофауни республіки, її раціональне використання і охорона». Докладніше про пленум є в огляді М. Гаврилюка з кол. (Gavryliuk *et al.* 2015). За його матеріалами впорядковано збірник наукових праць, виданий у «Науковій думці» 1988 р. під назвою «Изученность териофауны Украины, её рациональное использование и охрана». Загалом у збірнику представлено 18 матеріалів від провідних дослідницьких груп (38 фахівців), переважно у форматі підсумкових статей за окремими напрямками досліджень (докладніше: [Zagorodniuk 2015a]).

Ще однією вагомою справою УВ ВТТ стало проведення в лютому 1985 р. в ІЗАН (Київ) П'ятого Всесоюзного семінару з питань вивчення кажанів. За матеріалами цієї конференції впорядковано збірник праць «Рукокрылы (морфология, экология, ехолокация, паразиты, охрана)», виданий за ред. В. Топачевського та М. Ковтуна у видавництві «Наукова думка» [Bats... 1988]. У цьому виданні вміщено 50 праць провідних хіроптерологів різних країн зі складу тодішнього Радянського Союзу, включаючи й праці українських науковців.

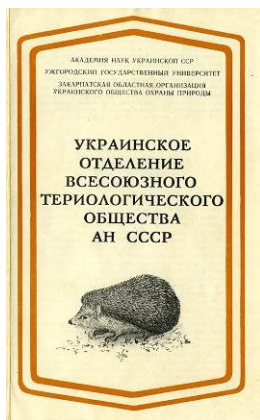


Рис. 2. Перший ліфлет про Українське відділення ВТТ, виданий 1988 р. в Ужгороді (автори: І. Рогатко та А. Гвоздак) [за: Zagorodniuk 2015a]. Праворуч — учасники Пленуму УВ ВТТ 1984 р. у Черкасах: Анатолій Волох, [4 невід.], Михайло Рудишин, Неоніла Філіпчук, Михайло Ковтун, Світлана Золотухіна, Юлій Крочко, Богдан Боднар, Ігор Ємельянов (з фотоальбому С. Золотухіної, архів ННПМ).

Fig. 2. The first flyer of the Ukrainian Branch of the All-Union Theriological Society published in 1988 in Uzhhorod (authored by I. Rogatko and A. Gvozdk) [after: Zagorodniuk 2015a]. Right: participants of the 1984 Plenum of the Theriological Society in Cherkasy: Anatoliy Volokh, [4 non-members], Mykhailo Rudyshyn, Neonila Filipchuk, Mykhailo Kovtun, Svitlana Zolotukhina, Yuliy Krochko, Bohdan Bodnar, Igor Emelyanov (from the photo album of S. Zolotukhina, archive of NMNH of Ukraine).

Як і раніше, українські делегації й делегати брали участь у поточних міжнародних теріологічних конгресах (МТК), що пройшли після III зустрічі 1982 року у Хельсінкі, — IV в Едмонтоні (1985) та V в Римі (1989). Восени 1989 р. (27–30 вересня) в Києві (у одному з санаторіїв у Пущі-Водиці) пройшов Пленум ВТТ з доповідями як господарів, так і гостей.

З'являються в цей період і програмні статті та монографії, як, наприклад, «Аспекти сучасної екології та основні напрямки розвитку екології ссавців в Україні» (рос.) [Mezhzherin *et al.* 1985], «Мікротеріофауна Деснянсько-Подніпровського пізнього палеоліту» (рос.) [Rekovets 1985] та «Рациональне ведення мисливського господарства» [Rudyshyn *et al.* 1987] тощо. Особливу конференційну й організаційну в цілому активність провела секція екології УВ ВТТ (керівник І. Ємельянов, секретар С. Золотухіна), в роботі якої брав активну участь і автор, одним з найпотужніших промоторів виступив О. Михалевич. Силами цієї секції, попри початки економічної скрути в країні, було проведено три наради із залученням багатьох фахівців з різних куточків країни та зарубіжжя: «Хом'якові фауни України» (1987), «Динаміка популяцій ссавців» (1990), «Структурно-функціональне та видове різноманіття ссавців в екосистемах» (4-7.02.1992). Всі вони відбулися в Києві, на базі ІЗАН, проте з роботою окремих сесій в різних інших точках, зокрема в республіканській СЕС і на базі ІЗАН «Теремки».

Всі матеріали цих семінарів були впорядковані як препринти ІЗАН та УВ ВТТ і видані серіями брошур. Матеріали першої зустрічі видано серією з 10 брошур, що включали 27 статей загальним обсягом 176 сторінок. Матеріали 1990 р. мали загальний обсяг серії — 344 сторінки та 31 стаття; матеріали 1992 р. — 6 препринтів загальним обсягом 15 статей та 312 сторінок [Zagorodniuk 2015a]. Загалом протягом 1987–2004 рр. під егідою Українського відділення товариства видано 12 монографій та збірників наукових праць, включно з кількома першими тематичними випусками Праць Теріологічної школи.

Серед монографій цього періоду важливо відмітити книгу В. Межжеріна з його учнями І. Ємельяновим та О. Михалевичем «Комплексні підходи у вивченні популяцій дрібних ссавців» (рос.), видану 1991 р. під ред. акад. В. Большакова та під егідою УВ ВТТ в «Науковій думці» [Mezhzherin *et al.* 1991] та монографію О. Короткевич «Історія формування гіпаріонової фауни Східної Європи» (рос.), видану під ред. В. Топачевського там само трьома роками раніше [Korotkevich 1988]. На початку 1990 р. (26.01.1990). через Президію АН було заявлено про підготовку на 1992 р. збірника наукових праць «Ссавці України (фауна, екологія, морфологія)», упорядник І. Рогатко, ред. В. Топачевський. Збірник готувався довго і вийшов лише 1993 р. [Topachevsky 1993]. У ньому вміщено 17 праць українських науковців. На цей на частково наступний період припадає видання серії монографій В. Топачевського та О. Скорик у видавництві «Наукова думка» про історію та еволюцію дрібних ссавців в пізньому неогені та плейстоцені України [огляд див.: Zagorodniuk 2015a; Rekovets 2022].

Існування УВ ВТТ як складової всесоюзного об'єднання, хоча й по суті формального від початку виокремлення з нього у 1982 р., добігало кінця разом з наближенням незалежності України від радянської імперії та її «демократичного централізму». Разом з оголошенням незалежності України і Академії наук товариство так само набуло самостійності.

1992–2001 (злами на межі тисячоліть)

Популярна тогочасна назва конференцій і видань про [щось] «на зламі тисячоліть» мала реальні підстави засвідчувати зміни. Змін відбувалося дуже багато. По-перше, відкрилися можливості порівнювати власні матеріали з матеріалами з інших країн, до того зовсім недоступними. По-друге, з'явилася електронна пошта і суттєво зросли можливості комунікацій. По-третє, комп'ютеризація забезпечила зберігання і розмноження інформації та її статистичну обробку, значно спростилося редагування текстів і зображень. По-четверте, зникли синдроми «старших братів» і потреби узгоджувати ідеї та ініціативи, що дозволяло вирватися в нові організаційні простори (найбільший з них — система шкіл, відома як система «нетворків та воркшопів», тобто робочих мереж і робочих зустрічей). По-п'яте, з'явилися ідеї *peer review* як в рецензуванні, так і обговореннях результатів, об'єктивізація досліджень (кладистика,

генетика, статистика тощо) спровокувала зникнення статусу авторитетів, якими тепер могли бути не тільки академіки, але й аспіранти. І найголовніше — відкрилися кордони і зникли «головліг'и», наука вийшла у необхідні їй простори і вольності.

Ще за 10 років рішенням засідання Президії й ради УВ ВТТ восени 1991 р. товариство реорганізовано з відділення у самостійне Українське теріологічне товариство (УТТ) і з початку 1992 р. започатковано його роботу в цьому новому статусі. Тоді ж було запропоновано організувати дві нові секції — секцію медичної теріології (*de facto* вона існувала з часу семінару 1990 року) та Теріошколу — напрямом, пов'язаний із дослідженнями в природі (надто в мережі заповідних територій та біостанцій) та обміном досвідом теріологів. Цей новий напрямом, ініційований 1993 р. автором спільно з О. Федорченком та О. Киселюком, отримав потрібну підтримку відповідним спільним листом від УВ ВТТ (В. Топачевський), Комісії НАНУ щодо заповідників (І. Акімов) та Управління заповідної справи Мінприроди України (М. Стеценко). Теріошкола стала основною формою діяльності Теріологічного товариства, в її межах сформувалося декілька нових груп, які скоро вирости в окремі творчі об'єднання і напрямки досліджень — групи з моніторингу кажанів, великих хижих, дрібних ссавців, медичної теріології, впорядкування наукової термінології й номенклатури та ін.

Розвиток і диференціація структури товариства призвели й до подальших відцентрових тенденцій, ініціаторами яких виступили харківські колеги (на чолі з В. Токарського), які близько 1992–1994 р. організували Харківське теріологічне товариство, діяльність якого так і залишилася загадкою. Найімовірніше, ще була неурядова організація для реалізації окремих науково-прикладних проєктів. Загалом же все розвивалося виважено.

Одним з примітних напрямків стала видавнича діяльність з позначенням видань як УВ ВТТ. Значною мірою цьому сприяв і статус голови товариства — В. О. Топачевського (1930–2004), який був і академіком НАНУ, і директором Інституту зоології НАНУ. Серед таких видань — передусім серія монографій з відділу, керованого В. Топачевським, як-от «Дрібні ссавці антропогену півдня Східної Європи» [Rekovets 1994], «Гіпаріонова фауна Давнього Меотиса Північного Причорномор'я» [Krakhmalna 1996] та інші (огляд див.: [Zagorodniuk 2015]). Важливою віхою стала й монографія І. Ємельянова «Різноманіття і його роль у функціональній стійкості та еволюції екосистем» (рос.) [Emelyanov 1999]. Були й великі підсумкові статті, поява яких була визначною подією, як-от «Біозональна мікротеріологічна схема неогену північної частини Східного Паратетису» [Topachevsky et al. 1998], основу якої склали матеріали та дані палеотеріологічного обґрунтування послідовності розвитку фауністичних асоціацій в часі неогену і плейстоцену.

У цей період вийшла низка оглядів фауни, проте без вказівки УТТ в надзаголовку, серед них підручник «Мисливствознавство» [Bondarenko et al. 1993], «Теріофауна Карпатського біосферного заповідника» [Zagorodniuk et al. 1996], «Байбак та інші види роду бабака» [Tokarsky 1997]⁴, методичний посібник «Теріологія» [Zagorodniuk 1998], збірник «Кінь Пржевальського: проблеми збереження та повернення в природу» [Akimov 1999], «Біорізноманіття Криму. Ссавці: історія, стан, охорона, перспективи» [Dulitskiy 2001].

Тоді ж набули розквіту і щорічні теріологічні школи-семінари, з яких школа 2000 року в Луганському природному заповіднику (травень 2000 р.) зібрала понад 100 осіб, а її праці «зайняли» цілий том одного з університетських видань (Вісник Луганського педагогічного університету, вип. 45, 256 с.) зі вступною статтею «Теріологія в Україні 2001», яка фактично була й власною назвою цього випуску Вісника [Zagorodniuk 2002].

Це однією примітною віхою стало видання бюлетеню *Novitates Theriologicae*, започаткованого 2000 року як дайджест теріологічних новин, перше число мало назву «Крок у нове століття». Бюлетень існував у двох версіях: 1) експрес-версія, яка розсилалася як дайджест подій та (або) роздаткові матеріали до відповідної щорічної Теріошколи або іншого семінару (напр. семінар з використання ультразвукових детекторів у вивченні кажанів), 2) розширена версія з вміщенням відповідних статей та підсумкових оглядів. Остання, врешті, в подальшо-

⁴ У виданні позначено «Издательство Харьковского териологического общества».

му і стала основною версією *NT*, і на сьогодні видано вже 14 випусків, у т.ч. у перший рік було започатковано одразу 7 бюлетенів, підготовка фінальних версій яких розтяглася на подальші сім років [Zagorodniuk 2003, 2017].

У цей період розпочато видання серії наукових збірників «Праці Теріологічної школи», які були тематичними і дуже скоро стали основним виданням УТТ. Перший з них вийшов 1998 року і став оглядом поточних здобутків в галузі вивчення кажанів, який було впорядковано з нагоди приєднання України до Угоди до збереження кажанів в Європі (EUROBATs). Це видання було презентоване на 5-й Теріологічній школі на Біостанції Харківського університету «Гайдари». Видання було підготовлено у співпраці з Мінприроди України та Екоцентром «Дельта», його назва — «Європейська ніч кажанів '98 в Україні», в ньому вміщено 26 повідомлень, згрупованих у 6 розділів, серед них — огляд історії дослідження кажанів в Україні [Kovtun & Krochko 1998] та огляд акцій Українського хіроптерологічного центру [Zagorodniuk *et al.* 1998], що є важливим внеском в опис історії теріології в Україні.

Згодом вийшло ще два суто хіроптерологічні випуски Теріологічного бюлетеню — один з матеріалами проведеної нами в Рахові конференції «Кажани Карпатського регіону» (вип. 3), другий — з аналізом міграційного стану кажанів в Україні (вип. 6), в останньому є й огляду історії кільцювання кажанів [Godlevska 2001].

У ці роки, у зв'язку з помітними змінами в таксономії ссавців і впорядкуванні української номенклатури видано декілька визначників, всі під егідою УТТ, зокрема «Польовий визначник кажанів підземних порожнин Східної Європи» [Zagorodniuk *et al.* 1999], «Польовий визначник дрібних ссавців України» [Zagorodniuk 2001], визначник «Кажани Карпат» [Wołoszyn & Bashta 2001]. Важливою подією стало й продовження Праць школи у форматі довідкового зведення «Ссавці України під охороною Бернської конвенції» [Mammals... 1999]. Вийшла з друку монографія «Крапчастий ховрах Північно-Західного Причорномор'я» (рос.) [Lobkov 1999]. За підсумками цього періоду впорядковано «Показчик теріологічної літератури, опублікованої в Україні, Молдові, Придністров'ї у 1991–2001 роках» [Lobkov & Sycheva 2002]⁵.

Основною формою конференційної активності товариства в цей і наступний періоди стали щорічні теріошколи (школи-семінари), що проводилися на базі одного зі заповідників або однієї з біостанцій. Огляд таких подій вміщено у довідці «Теріологічні школи та публікації про них» [Zagorodniuk & Ocheretna 2019]. Загалом до кінця 2001 р. проведено 8 теріологічних шкіл та декілька «міжшкільних» семінарів, включно з семінаром щодо використання ультразвукових детекторів у моніторингу кажанів [Zagorodniuk 2000].

Фінал поточного 10-річчя (1992–2001) і перехід у новий цикл (2002–2011) ознаменувалися примітною акцією УТТ «День теріолога», проведеною нами у квітні 2002 року з нагоди 20-річчя Українського теріологічного товариства. Акція мала три складові — конференційна частина в Інституті зоології НАН України (організатор І. Загороднюк), дискусійний клуб в «юнатці» Київського зоопарку (організатор В. Тищенко), збірник наукових праць (організатор О. Головачов, упорядник і редактор І. Загороднюк). Збірник видано у випуску 38 (2004) «Вісника Львівського національного університету. Серія біологічна», він містить 14 статей теріологічного спрямування (<http://terioshkola.org.ua/ua/library/2004-lviv.htm>).

2002–2011 (розквіт теріошкіл, веб-активність)

Основа віха початку 21 століття — формування інтернет-мережі товариства з розсилкою інформаційних повідомлень. Передісторія почалася близько 1995 р. і включала створення через мережу freenet електронних скринь, через які здійснюватися як розсилка листів, так і контакти з іншими товариствами. Серед цих скринь були й “alpline” (О. Яремко), «mammalia» (О. Дудкін), «salix» (О. Федорченко) та низка інших (Ю. Семенов та ін.). Найдавніша інтернет-новина, що збереглася на сайті «Теріошкола» — «08.08.2002. Наклад нашої нової книги "Міграційний статус кажанів в Україні" (Київ, 2001, 172 с.) надійшов до Центрального осе-

⁵ Не без вад: у цьому Показнику, в доповнення до визнання «Придністров'я», автори переклали всі бібліографічні описи російською мовою, що проти правил оформлення бібліографічних списків.

редку УЦОК (база "Теремки"). Зі змістом видання і його електронною версією можна ознайомитися на сторінці "бібліотека"». Сам вебсайт повноцінно запрацював 25.05.2003 р. (що відмічено на титульній сторінці), його готували О. Годлевська та автор цього огляду; обнови на початках були частими, щотижня, у зв'язку із розвитком структури сайту.

Першу версію сайту було викладено 25.03.2005 на сервісі *narod.ru*, проте після розростання сайту і появи нових можливостей сайт «переїхав» на домен *org.ua*, що сталося за сприяння О. Годлевської, де він знаходиться дотепер. На сьогодні наш вебсайт — це 3686 файлів у 157 папках, у т.ч. 946 htm (тобто окремих інтернет-сторінок) та 1696 pdf. Відвідуваність за геолокатором показана на рис. 3: після останньої обнови лічильника це 132,180 переглядів сторінок з 1.10.2015, тобто порядку 18 тис. переглядів на рік.

Початки діяльності Теріюшколи були пов'язані з демонстраційними обліками, закладками облікових площадок і ліній, маршрутними обліками, питаннями визначення і опрацювання матеріалу, ведення баз даних (частково й літописів) тощо. Це включало чимало й польової роботи, до половини часу роботи школи. Поступово така активність доповнилася засіданнями круглих столів і визначенням узгоджених дій (розробка мінімальних схем обліку, аналіз сов'язних пелеток, ідентифікація відбитків, морфометрія, українські назви ссавців та розробка теріологічного словника, вимоги до польових визначників). З часом посилилася й робота з підсумками досліджень — техніка опрацювання даних, робота з базами даних, підготовка презентацій, техніка фотодокументації, пошук в інтернеті, створення електронних бібліотек.

Завдяки сайту з'явилася постійна інформація про актуальні теми, за якими було створено робочі групи Теріюшколи. За сайтом Теріюшколи, робочі групи і робочі мережі — одна з основних форм діяльності школи. Під час проведення щорічних шкіл-семініварів товариство формувало проблемні ради, що розвивали свою діяльність у двох напрямках: 1) робочі групи, що збираються щороку за відповідним круглим столом; 2) робочі мережі, що формуються під час таких круглих столів і діють у час між школами. Головними робочими групами Школи стали такі п'ять: УЦОК — український центр охорони кажанів, HELP — моніторинг та охорона великих хижих, ABC — уніфікація українських назв ссавців, GLIS — уніфікація методик обліку теріофауни, ЧКУ — ссавці у Червоній книзі України. Відповідно, в рамках щорічних шкіл кожна група проводила відповідні круглі столи або майстер-класи, більшість з яких були традиційними і проходили з року в рік. Прикладами є: • акція «Європейська ніч кажанів в Україні» (від групи УЦОК), • круглий стіл «Охорона та моніторинг великих хижих» (від групи HELP), • круглий стіл «Уніфікація національних назв і термінології» (від групи ABC), • круглий стіл «Уніфікація методів обліку» і демонстраційні обліки (від групи GLIS), • круглий стіл «Ссавці у Червоній книзі та їхні охоронні категорії» (групи ЧКУ).



Рис. 3. Географія відвідувань сайту Українського теріологічного товариства «Теріюшкола» за даними геолічильника сайту (<https://clustrmaps.com/map/Terioshkola.org.ua>).

Fig. 3. Geography of visits to the website of the Ukrainian Theriological Society 'Terioshkola' according to the site geometer data (<https://clustrmaps.com/map/Terioshkola.org.ua>).

Ще однією веб-активністю УТТ став форум Теріошколи, який діє з 1 грудня 2005 р. Цей форум дав потужний сплеск активності, оскільки всі могли долучатися до дистанційного спілкування і формувати дискусійні групи. Форум і тепер є джерелом важливої інформації. Активні теми набирали по 25–30 тис. переглядів. За даними на 21.01.2011, на форумі зареєстровано 90 учасників, які залишили 1223 повідомлення у 242 темах. У число п'яти найактуальніших тем форуму увійшли такі: • чи варто позачергово включати лося до ЧКУ? (48 відповідей), • статус вовка в Україні (37), • ведмідь в Україні: поки не знищили всіх (27), • зубр в Україні: гібридний статус і генетичні дослідження (27), • чупакабра та її дослідники (24). За кількістю відвідувань форуму маємо такий рейтинг п'яти найбільш актуальних тем: • несинантропи у місті (21792 відвідувань), • бомжі як компонент міського ценозу (14308), • раки у живленні видри (12452), • питання до ПСознавців (10121), • сказ яким він є (9433).

Протягом цього 10-річного періоду (2002–2011 рр.) відбулося 10 теріошкіл, починаючи з 9 теріошколи в заповіднику «Розточчя», що мала назву «Методики обліку теріофауни» (7–12 жовтня 2002) і до 18-ї (казантипської) теріошколи «Морфологічна мінливість ссавців і збереження їх різноманіття» (26–30 вересня 2011).

За цей час наше центральне видання «Праці Теріологічної школи» збільшило свій формат до В5 (томи 7–9) та 19х27 см (від тому 10 і дотепер) і стало виходити регулярно — раз на два роки у поточний період (2006, 2008, 2010, 2012 рр.). У всіх томах цього періоду були передмови, які відображають основні тенденції в розвитку УТТ та його дослідницької, конференційної і видавничої активності. Те саме стосується і випусків бюлетеню *Novitates Theriologicae*; всі вони доступні на вебсайті товариства «Теріологічна школа» в розділі бібліотека (<http://terioshkola.org.ua/ua/library.htm>).

З ключових видань цього періоду варто відзначити підручник «Біологія лісових птахів і звірів» [Delegan *et al.* 2005], випуск «Ссавці (Mammalia)» в серії «Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область» [Bulakhov & Pakhomov 2006], монографію «Досвід оцінки населення дрібних ссавців Біосферного заповідника 'Асканія-Нова' пелетковим методом» (рос.) [Polischuk 2009], «Вовк в Поліському природному заповіднику і його околицях: моніторинг, просторова структура, екологія, менеджмент» [Zhyla 2009], монографія «Місцезнаходження дрібних ссавців плейстоцену України та суміжних регіонів» (рос.) [Krokhmal & Rekovets 2010], низку інших видань.

Примітними стали й бібліографічні огляди, зокрема «Рукокрилі (Chiroptera) України: бібліографія (1840–2005)» [Bashka 2006]. Суттєво зросла публікаційна активність теріологів у фахових виданнях. У цей період захищено низку дисертацій теріологічного спрямування, як кандидатських (А. Влащенко, Л. Годлевська, П. Гольдін, М. Гхазалі, І. Дикий, Д. Іванов, О. Кондратенко, С. М'якушко, М. Роженко, В. Тищенко, П. Хоєцький, М. Шквира, ін.), так і докторських (А. Волох, П. Гольдін, І. Дзеверін, В. Домніч, В. Токарський, ін.).

Початок електронної епохи вимагав і змін у роботі товариства. Першим нашим досвідом став випуск CD з матеріалами шкіл, починаючи з луганської 12-ї Теріошколи 2005 р. (презентації і фото попередньої, плани поточної). Така практика тривала принаймні наступні 5 років, до 2010 р. Окрім поточних матеріалів, на кожному такому диску ми вміщували вебсайт товариства (далеко не всі колеги мали доступ до Інтернету), включно з електронною бібліотекою, що вже тоді містила всі видання УТТ останніх 10 років та інші важливі матеріали.

Одним з перших тематичних об'єднань в рамках УТТ (ініціатива групи УЦОК⁶) При Київському зоопарку 1998 р. було створено центр реабілітації кажанів, ініціаторами якого стали В. Тищенко та В. Негода та участі низки інших колег. Центр діє й дотепер, проте його яскравий злет з низкою публічних акцій та спеціальних досліджень відбувся у перші 10 років його існування. Опис форм його діяльності представлено в низці публікацій, зокрема в огляді Г. Голенко, яка докладно вивчала особливості утримання, годування й зимівлі кажанів у штучних умовах [Golenko 2010]. З 2005 р. став діяти сайт УЦОК (<http://kazhan.org.ua/>), промото-

⁶ УЦОК — Український центр охорони кажанів, започаткований 1997 р. як Український хіроптерологічний центр і затверджений як окрема секція УТТ 2001 р. рішенням Ради УТТ (Zagorodniuk 2018).

ром якого стала О. Годлевська, нині експерт від України в EUROBATs. Ще одним із заходів став семінар УЦОК для обласних СЕС за проблемою поширення сказу у кажанів; було видано CD з матеріалами семінару та брошуру «Кажани та сказ» [Godlevska *et al.* 2010].

У цей період було створено низку експертних груп, пов'язаних з вивченням хижих ссавців, у т.ч. групи з питань вивчення і моніторингу кажанів та групи з моніторингу популяцій великих хижих (обидві при Мінприроди України). Увійшли теріологи і до Комісії з питань ведення Червоної книги України, завдяки чому в нове видання ЧКУ (2009) було рекомендовано включити низку видів ссавців, кількість яких збільшилася у понад два рази (включено, зокрема, більшість видів кажанів, хижих та степових видів ссавців) — загалом за роками видання ЧКУ маємо такий ряд: 30 видів у 1980 р., 41 вид у 1994 р., 78 видів у 2009 р.

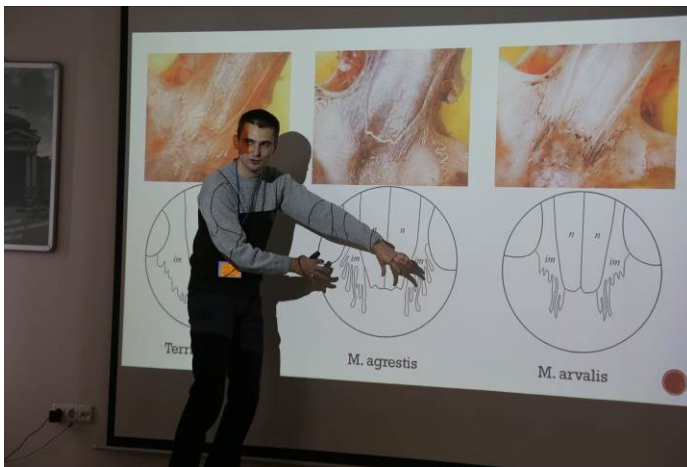


Рис. 4. Круглі столи та майстер-класи на теріюшколах 2010-х років: 1) польовий клас щодо зоонозів, чорноморська теріюшкола 2012 р. (ведуть М. Товпинець та І. Євстаф'єв), фото І. Загороднюка; 2) демонстрація роботи радіоприймача для виявлення звіра з радіонашийником, отроцька теріюшкола 2015 р. (веде І. Загороднюк), фото С. Жили; 3) на майстер-класі з діагностики полівків за остеологічними ознаками, одеська теріюшкола 2017 р. (веде З. Баркасі), фото С. Начвинова; 4) на майстер-класі з прижиттєвого опрацювання кажанів, хортицька теріюшкола 2019 р. (веде Т. Постава), фото І. Загороднюка.

Fig. 4. Round tables and master classes at Terioschools in the 2010s: 1) field class on zoonoses, Black Sea Terioschool, 2012 (by M. Tovpynets and I. Yevstafiev), photo by I. Zagorodniuk; 2) demonstration of the operation of a radio receiver for detecting an animal with a radio collar, Otrokhy Terioschool, 2015 (by I. Zagorodniuk), photo by S. Zhyla; 3) master class on the diagnosis of voles by osteological characters, Odesa Terioschool, 2017 (by Z. Bar-kaszi), photo by S. Nachvynov; 4) master class on non-invasive processing of bats, Khortytisia Terioschool, 2019 (by T. Postava), photo by I. Zagorodniuk.

Останнє позначилося за зміни дослідницьких парадигм — дослідники все більше уваги стали приділяти дистанційним та іншим прижиттєвим методам дослідження й моніторингу. Зокрема, до кінця цього періоду майже повністю зникла практика виставляння пасток для обліку ссавців (мишоловок, капканів тощо). Набули розвитку відлови канавками, сітками, живоловками, обліки з використанням УЗ-детекторів та фотопасток. З'явився перший досвід використання радіоміток, радіонашийників, генетичних маркерів тощо. Загалом це мало позитивний вплив на розвиток досліджень, проте різко впали знання морфології видів, суттєво зменшилися надходження до зоологічних музеїв, виникли численні раніше фактично неможливі проблеми і помилки в ідентифікації матеріалів.

2012–2021 (сучасний період активності)

«Нова ера» у розвитку теріології в Україні протікала в умовах загального спаду дослідницької активності в терені, покладанні дослідників на нові технічні засоби реєстрації видів та фіксації активності тварин. З урахуванням перелічених в кінці попереднього розділу тенденцій сталися фактично грандіозні зміни у практиці теріологічних досліджень. Штангенциркуль, пастка, бінокль, щоденник, фотоапарат, рулетка — все це втратило статус незамінних атрибутів дослідника. Натомість набули розвитку нові підходи, забезпечені розвитком інтернету, програмного забезпечення, статистичного й картографічного аналізу, генетичного маркування тощо. Врешті, для багатьох на зміну штангенциркулю прийшов 3D-сканер, картам — ГІС-пакет, біноклям і фотоапаратам — фотопастки й інші логери, зображення стали цифровими, інформація вноситься і редагується в електронних таблицях й базах даних, що сумісні зі статистичними і картографічними пакетами.... Життя суттєво змінилося.

Теріошколи адаптувалися до таких змін, і з 2012 р. у нашу практику увійшли майстер-класи щодо сучасних підходів до збору й аналізу даних. Звичайними темами круглих столів й майстер-класів стали ведення баз даних, ГІС-технології, ПЛР-аналіз зразків, техніка накопичення й аналізу проб ДНК в дослідженнях популяцій диких тварин, робота з ультразвуковими детекторами, фотопастками та іншими системами автоматичної фіксації об'єктів. Врешті, майстер-класи замінили традиційні тематичні розділи теріошкіл (див. вище). Піком цього стали три останні школи — одеська, слобожанська та хортицька (2017–2019 років). Ці форми роботи описано у відповідних звітах (огляд звітів: [Zagorodniuk & Ocheretna 2019])⁷.

У цей час видано декілька зведень, зокрема огляд таксономії й номенклатури ссавців фауни України, вміщений у виданні базової установи УТТ — «Віснику науково-природничого музею» НАН України [Zagorodniuk & Emelyanov 2012]. Цей список було рекомендовано рішенням Ради Теріологічної школи до використання у публікаціях, у звітах й каталогах фауни. Надалі було опубліковано поправки й зміни цього списку, відповідно до найновіших таксономічних нових на рівні світової фауни [Zagorodniuk & Kharchuk 2020].

Головне видання товариства — «Праці Теріологічної школи» — з 2012 р. (том 11) перейшло з ISBN на ISSN (тобто набуло формату журналу). 2016 р. журнал включено до переліку фахових видань України (Наказ МОН України № 1604 від 22.12.2016) за спеціальністю «біологія». 2018 року журнал перереєстровано в Мініюсті України як *Theriologia Ukrainica*, що вимагало зміни ISSN: друковане 2616-7379, електронне 2617-1120. Із 2020 р. видання пройшло переатестацію в ДАК та отримало категорію «Б» за спеціальностями «біологія» та «екологія» (Додаток 4 до наказу МОН України № 886 від 02.07.2020) та спеціальністю «лісове господарство» (Додаток 5 до наказу МОН України № 1188 від 24.09.2020). 2020 року пройшла реєстрація ISSN для бюлетеню *Novitates Theriologicae*, і обидва видання включено до міжнарод-

⁷ Не обійшлося без сепаратизму. У травні 2014 р. «Харківське теріологічне товариство» провело не узгоджену з УТТ конференцію з провокативною назвою «Млекопитающие Украины и сопредельных стран» [Tokarsky et al. 2014], аналогічною російським конференціям циклу «Млекопитающие России и сопредельных стран», з виразним домінуванням російськомовних праць (27 з 35) і вступною статтею від Російського університету дружби народів. Подібним заходом стала конференція Київського зоопарку 2019 р. з дивною назвою «Національний атлас ссавців України», яка після збору з учасників даних очікувано нічим не завершилася.

ної директорії видань з відкритим доступом — DOAJ, а *Theriologia Ukrainica*, окрім того, до наукометричної бази *Index Copernicus*. Журнал з 2019 р. виходить двічі на рік.

Відбулися зміни і у складі Ради УТТ: за рішенням Вченої ради ННПМ як базової установи УТТ, з 2019 р. Рада Теріошколи прирівнюється до Ради УТТ⁸. Поточний склад Ради УТТ такий: З. Баркасі (ННПМ), Н. Брусенцова (НПП Слобожанський), О. Гайдаш (Український протичумний інститут), М. Дребет (НПП Подільські Товтри), С. Жила (Поліський природний заповідник), І. Загороднюк (ННПМ), З. Селюніна (Чорноморський біосферний заповідник), А. Сагайдак (РЛП Міжрічинський). До Ради УТТ включено чотирьох докторів наук з числа активних учасників теріошкіл (І. Ємельянов, А. Волох, А. Лобков, П. Хоєцький).

Українське теріологічне товариство та обидва його видання (*Theriologia Ukrainica* та *Novitates Theriologicae*) включені до Довідника НАН України, зокрема інформацію поновлено 2018 р. із зазначенням голів, їхніх заступників та секретарів⁹. З 2018 року робота Теріошкіл проходить за узгодженою схемою з Державною екологічною академією післядипломної освіти та управління, з якою УТТ заключило договір «Щодо проведення виїзних курсів підвищення кваліфікації». Учасники теріошкіл (у 2019 р. — тільки з установ ПЗФ та громадських організацій) отримують сертифікати про підвищення кваліфікації.

Ознакою цього періоду (2002–2021) стали зміни галузей докладання зусиль. Посилилася спеціалізація дослідників, яких дедалі менше захоплює аналіз фауни як такої, проте росте інтерес до «нефауністичних» напрямків — морфології, генетики, таксономії, екології, моніторингу, ареалогії тощо. До переліку нових інтересів, перелічених у попередньому розділі, у блоці фауно-еколого-моніторингових досліджень стали домінувати огляди фактів реєстрацій та різноманітні маніпулювання з даними державної мисливської статистики «2тп-мисливство». Це давало відносно надійний матеріал й закономірності, проте не вимагало теренових зусиль. На початку цього періоду (2012–2021) подібні дослідження стали надзвичайно популярними, і прикладів цього чимало (для огляду див.: [Khoyetsky 2017]).

У цей самий період доволі скоро зникли потреби у зведеннях, які швидко старіють, а набули ваги електронні видання, включно з сайтом товариства та Вікіпедією¹⁰. Так само зросла увага до розвитку електронних бібліотек, зокрема й на сайті «Теріошкола». Звичайні паперові першоджерела все більше залишаються поза увагою, все переходить в інтернет. Гаслом стає фраза «якщо людини або джерела немає в інтернеті, то їх не існує». В цей період стрічка новин на вебсайті УТТ (<http://terioshkola.org.ua/ua/news.htm>), яка проіснувала 10 років, власне до 14.01.2012, втратила свою функцію, як і Форум Теріошколи, і їх замінили Теріологічний бюлетень та сторінка «Теріологія» в соцмережі «FaceBook», яку згодом замістила новіша сторінка — «Світ ссавців» (<https://www.facebook.com/groups/1536389949961916>).

Відповідно, 2012 року видання Теріологічного бюлетеню (*Novitates Theriologicae*) було поновлено випуском 8 з матеріалами 19 Теріошколи, що відбулася в Чорноморському заповіднику. Там же вміщено й довідку з історії УТТ — «Українському теріологічному товариству — 30 років»¹¹ [Zagorodniuk & Emelianov 2012]. У зв'язку з поновленням виходу Бюлетеню було доведено «до пуття» (зроблено публікаційні версії) та викладені на сайті попередні його випуски (1–7), а слідом випущено нові його тематичні випуски — випуск 9 за 2015 р., присвячений фауні степу, та випуск 10 за 2017 р. з методиками досліджень. У останньому з них представлено історію видання й плани його продовження [Zagorodniuk 2017], що й мало місце (табл. 1). На сьогодні впорядковано 15 випусків (№ 14 та 15 у друці), готується 16-й.

Примітними стали монографічні узагальнення активу УТТ. Серед них — монографія В. Лобкова «Внутрішньопопуляційне регулювання чисельності ссавців» (рос.) [Lobkov 2015],

⁸ Протокол № 08/19 засідання Вченої ради ННПМ НАН України від 24 грудня 2019 р.

⁹ На с. 262 у томі 2 Довідника за 2018 р. та подання доповнень про видання УТТ від 01.07.2021.

¹⁰ Як приклад, зведення з таксономії й номенклатури ссавців 2012 р. [Zagorodniuk & Emelianov 2012] за 8 років мало 24 поправки [Zagorodniuk & Kharchuk 2020], що засвідчує швидку зміну знань.

¹¹ Тема обрахунку ювілею УТТ суперечлива. У цьому нарисі приймається старт теріологічної діяльності 1972 року, під орудою акад. І. Підоплічки, а 30-річчя у 2012 р. рахувалося від часу створення УВ ВТТ.

двотомна фундаментальна праця А. Волоха «Мисливські звірі степової України» (рос.) [Volkh 2014, 2015], «Визначення віку мисливських звірів» [Volkh 2022] та ін.

Підвищення вимог до наукових публікацій сприяло не тільки наповненню наших видань, але й появі серій публікацій в інших виданнях, як от статті З. Баркасі щодо гризунів Карпат [Barkasi & Zagorodniuk 2016; Barkaszi 2018, 2019 та ін.]. Завдяки появі цього дослідника нам вдалося зрушити у бік відповідності міжнародним стандартам наші видання та інформацію на вебсайті УТТ: тепер всі публікації мають розгорнуті англomовні резюме, англomовні дублі назв таблиць, рисунків і бібліографії, а головне — з'явилися англomовні праці, яких у кожному номері *Theriologia Ukrainica* 6–8. Обсяг цитувань журналу за версією *Google Scholar* у останні 5 років вийшов на рівень 200–250 цитувань на рік (<https://bit.ly/3vMhANK>).

Серед оглядів діяльності товариства останнього часу — вступна стаття у випуску *Theriologia Ukrainica*, присвяченому дослідженням кажанів [Zagorodniuk 2018], а також огляди подій, що отримали назву «Роки звірят», наприклад, «Рік вивірки 2020: огляд теми та подій» [Zizda et al. 2018]. Такі ініціативи отримали розвиток, починаючи з канівської теріошколи 2009 р. і покликані привертати увагу дослідників, мас-медіа і громадськості до проблем дослідження або охорони тих чи інших аборигенних видів. Такими за ініціативою нашого товариства стали: 2009 — Рік Зубра, 2010 — Видри, 2011 — Кажана, 2012 — Кажана (міжнародний), 2013 — Вовчка, 2014 — Борсука, 2015 — Сарни, 2016 — Бобра, 2017 — Їжака, 2018 — Вовка, 2019 — Свині, 2020 — Вивірки, 2021 — Ласки, 2022 — Кота [Zagorodniuk et al. 2020]. Це суттєво урізноманітнює акції товариства, з яких до того була лише «Ніч кажанів».

Попри явне зростання кількості й обсягів видань, кількість учасників щорічних зібрань з роками впала, і на середину 2010-х років становила близько 35–40 осіб. Остання перед великим локдауном Теріошколи (26-та), що пройшла на Хортиці у червні 2019 р., зібрала 36 колег. Локдаун подарував нам практику дистанційних семінарів, проте такі засоби не ефективні для шкіл. На школах важливою умовою є абстрагування від побуту й оточення, що ефективно досягається базуванням у заповідниках чи на біостанціях, де учасники замкнені і спілкуються не тільки аудиторно, але й кулуарно, в режимі 24/7. За цих умов практика очних зібрань все більше віддалялася, і нова хвиля війни Росії проти України її остаточно знищила. За даними на першу половину 2022 року, в Україні активно працювали лише 10–15 % колег з числа регулярних учасників теріошкіл та авторів видань УТТ останніх 10 років.

Таблиця 1. Випуски теріологічного бюлетеню (*Novitates Theriologicae*) після його відновлення у 2012 році

Table 1. Issues of the theriological bulletin (*Novitates Theriologicae*) after its restoration in 2012

Випуск та рік	Назва випуску, його особливості та обсяг
Pars 8 (2012)	«Теріофауна заповідних територій та збереження ссавців» — випуск з матеріалами 19 Теріошколи (Чорноморський біосферний заповідник, вересень 2012). 76 с.
Pars 9 (2015)	«Дослідження ссавців степових регіонів» — випуск з накопиченими в архіві УТТ матеріалами довоєнного часу щодо досліджень у степових регіонах України. 200 с.
Pars 10 (2017)	«Облік ссавців: збір та обробка даних» — збірник статей з методик польових досліджень ссавців, за матеріалами 2–22 теріошкіл. 226 с.
Pars 11 (2020)	«Хорологія ссавців та знахідки рідкісних видів» — випуск 11, присвячений оглядам поширення, ареалам ссавців та знахідкам рідкісних видів. 210 с.
Pars 12 (2021)	«Вид у біології: теорія та практика» — випуск, присвячений міждисциплінарній темі, ініційований УТТ і впорядкований за участі фахівців з різних галузей біології. 396 с.
Pars 13 (2022)	«Дика теріофауна у змінному середовищі» — випуск, присвячений описам дикої фауни та окремих локальних фауністичних комплексів в умовах змін довкілля. 160 с.
Pars 14 (2022)	«Теріологія в Україні. Частина 1: дослідники минулого» — випуск, присвячений 50-річчю Українського теріологічного товариства. 370 с. [у друку]
Pars 15 (2022)	«Теріологія в Україні. Частина 2: дослідники сучасності» — випуск, присвячений 50-річчю Українського теріологічного товариства. 180 с. [у друку]

Втрати ці по суті є незворотними, оскільки нового покоління дослідників немає, останні аспіранти-теріологи 2022 року вже захищаються. Якщо до цього додати кризу у мисливствознавстві, закриття профільних відділів в обласних СЕС і скорочення наукових штатів у заповідниках, припинення роботи кафедр зоології в більшості університетів, то мова має йти не про кризу, а про зникнення і без того малого прошарку фахівців. 100 теріологів, що не так і багато для 25 областей, 282 університетів та 44 млн населення. Це дуже мала плата суспільства за можливість мати експертів щодо природних ресурсів, динаміки популяцій, моніторингу чужорідних видів, контролю зоонозів та синантропів, охорони раритетів.

У поточних умовах неможливості зустрічей і проведення явних акцій основною формою діяльності товариства все більше стає віртуальний соціум, відповідний ідеям «невидимого коледжу»¹² — спілкування у соцмережах та публікація у тематичних збірниках (як-от Теріологічний бюлетень) та представлення більш фундаментальних доробків у випусках журналу *Theriologia Ukrainica*. Все це позначилося на формах активності в товаристві.

Дещо про сутнісне і подальше

Робота в якості «об'єкту аналізу» з О. Соболевою, авторкою унікальних видань з соціології наукових колективів [Soboleva 2017], збагатила автора і багатьох тих, хто брав участь у тих дослідженнях, усвідомленням сакральних сенсів шкіл як особливих соціумів. Нас як науковців багато разів привчали до думки, що школа — це персоналізована спільнота, в якій є лідер, який копає вглиб, і школярі, які копають вишир. Саме так звичайно й розуміють наукові школи у нашому суспільстві. Проте школи, це зовсім інше у філософському, гносеологічному й ментальному розумінні — це по суті обмін думками, рукописами, ідеями, обмін в умовах довіри й очікування поради, дискусії, позитивів розвитку.

Саме так, хоча й стихійно, розвивалося й теріологічне товариство і його сучасна найбільш дієва форма — теріошкола. І такий розвиток сприяв домінуванню довірливої форми в усьому — від підтримки первинних ідей, дискутованих на круглих столах до рецензій на нові готові для публікації доробки. В товаристві росли всі, дехто переріс і вважає себе давно самодостатнім, забувши про свої початки, інші з року в рік їдуть на нові зустрічі і готують нові ініціативи. Неперервним інкубатором залишаються щорічні школи-семінари і видання як збірники праць, в яких кожний автор і редактор неперервно ростуть над собою не менше, ніж в інших «невидимих коледжах» — соціумах, які сприяють росту й розвитку.

Особлива грань стосунків — емоції на кшталт «що мені дало ваше товариство». Такі думки доводилося чути не раз від авторів монографій, які «чомусь забули» вказати товариство у вихідних даних своїх монографій, від недбалих дослідників, які виростили до публікацій у різного роду скопусах і відмовляють молодь від публікацій у наших виданнях, забувши, де їхні перші «опуси» доводили до пуття терпеливі редактори й доброзичливі рецензенти. Як, вирвавшись на міжнародні орбіти воркшопів та нетворків, вважають за ганьбу брати участь в заходах українського масштабу, попри те, що серед регулярних учасників є й поляки, і білоруси, й молдовани, та й даліні колеги час від часу тішать нас своєю участю.

І ще одна грань: інколи говорять «знайдіть мені кошти на дорогу» або «дайте гарантійний лист», забуваючи, що кожне товариство розвивається ініціативами знизу, а не згори, це не бюджетна організація, а клуб, в який учасники віддають частину себе, свого часу, сил, доходів, маючи бажання бачити розквіт саме такої форми діяльності, таких ініціатив, таких форм соціального життя і таких впливів на суспільство. Людина, яка від початку не жертвує, а вимагає, не цінуючи те, що по суті безцінно, — співучасть інших у розвитку тебе, себе, соціуму і сам факт існування таких соціумів, шкіл, спільнот — не може знайти радості спілкування в такому середовищі. І, навпаки, люди, які прагнуть до саморозвитку, які хоч трохи бажають сприяти пасіонарним явищам, підніматися в системі піраміди Маслоу до вищих шаблів, що високих досягнень і самовираження — це основа всіх шкіл і товариств.

¹² «Невидимий коледж — позначення неінституціалізованої групи дослідників, які узгоджено працюють над спільною проблематикою, утворюючи тим комунікаційне об'єднання...» (<https://bit.ly/3byGRnR>).

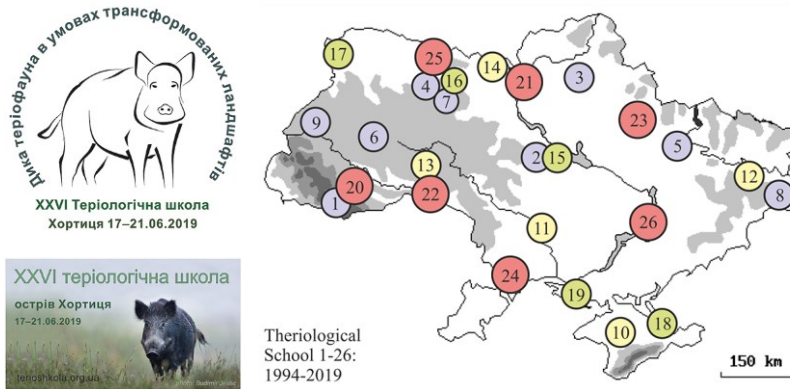


Рис. 5. Графічні атрибути останньої до локдаунів 26 Теріошколи (о. Хортиця 17–21 червня 2019): емблема на наклейці, магніт та карта з позначенням локацій 1–26 теріошкіл.

Fig. 5. Graphic attributes of the 26 Terioschool, the last before the lockdowns (Khortytsia Isl., 17–21 June 2019): sticker with emblem, magnet, and map with the locations of 1–26 Therioschools.

Поточні часи непрості для всіх соціумів. Особливо складні останні три роки, ознаками яких стали ковідний локдаун і спустошлива війна. Вороги намагаються опустити нас до нижчих, первинних потреб, проте щоразу ми проходимо очищення, бажаючи розвиватися й рости над собою, розвивати й той соціум, в якому ми би хотіли існувати і в якому затишно й творчо. А по можливості — сутнісно, актуально й перспективно. Реалії нашого академічного життя, суттєво змінені двома роками ковідного локдауну і війною, призвели до суттєвих змін наукового життя в Україні. Значна частина колег виявилася в окупації, в евакуації, демобілізації, а окремі і в стані глибокої депресії, яка є так само локдауном.

Очевидно, що за цих умов проводити будь-які акції непросто — зникли мотивації, логістичні та економічні можливості для проведення акцій чи шкіл-семінарів, суттєво впала і активність дослідників. Цьому «сприяло» чимало факторів. Серед останніх — закриття по всіх країні кафедр зоології й аспірантур зоологічного спрямування, падіння престижу публікацій українською і тематики, пов'язаної з регіональними фаунами, суттєві обмеження можливостей вивчення фауни традиційними методами, включно з використанням різного роду пасток, по суті заборона вивчати «червонокнижні» види. Остання Теріошкола (рис. 5) збила лише 37 учасників. і перспективи зібрати на будь-яку нову зустріч хоча би 15–20 учасників вже примарні. Проте надія є. І в її основі — зміна форм активності і парадигм. Власне, це було закладено і останніми трьома теріошколами, починаючи з одеської (2017 р.).

На думку автора, ключовими задачами і формами діяльності за сучасних умов (не лише цивілізаційних чи місцевих тихоплинних), але й з огляду на локдауни та війну мають стати:

- 1) поширення практик непрямого дослідження матеріалу, включно з OSINT-аналізом, біогеографічними (ГІС-техніки) задачами та веденням баз даних про реєстрації видів;
- 2) увага до аналізу варіативної складової фауни, надто чужорідних видів і, до певної міри, раритетного ядра, з увагою до аналізу напрямків та темпів фактичних змін фауни;
- 3) зміщення конференційної активності у бік тематичних методичних семінарів та формування аналітичних груп (за зразком вже існуючих робочих груп Теріошколи);
- 4) формування циклів задач, в які можуть бути залучені різні дослідники з обмеженими можливостями до широкої польової роботи, з метою об'єднання дослідницьких зусиль;
- 5) ширше інформування та залучення студентської молоді, студентських гуртків до наукової, конференційної діяльності та акцій УТГ; проведення воркшопів для науковців з установ природно-заповідного фонду та активістів-природоохоронців;
- 6) посилення уваги до вивчення колекцій з використанням нових підходів (генаналіз, 3D-морфологія) і формування нових серій за рахунок збору зразків без цільового лову¹³;
- 7) підготовка колективних оглядів з широким залученням у якості експертів колег за кожним спеціальним напрямком на протигагу практиці широкоформатних монографій.

¹³ Мова, зокрема, про загибель тварин на дорогах, про знахідки решток на поїздах хижих, вилучення зразків з пелеток сов, «відхід» у зоопарках та центрах реабілітації тощо.

Врешті, загальним знаменником цього всього має бути збереження і посилення ролі товариства у веденні об'єднаної роботи та підтримки теріологічних досліджень, зокрема шляхом ведення вебсайту, проведення семінарів, узгодження і впорядкування національної термінології та номенклатури, підготовки фахових видань та тематичних збірників наукових праць, впорядкування довідкових видань, організація різноманітних акцій на кшталт «сsaveць року» чи «ніч кажанів», пропозиції до національних «червоних» списків і списків чужорідних видів, рекомендації до складу експертних груп при міністерствах тощо.

Подяки

Моя подяка всім колегам, які своїми участю і спогадами сприяли відновленню сторінок з історії теріології в Україні, надто І. Ємельянову, Р. Рековцю, І. Рогатко, Н. Філіпчук, а також Т. Крохмальній за збережені і передані у користування архіви товариства. Дякую співробітницям бібліотеки ІЗАН І. Константіновій та Л. Ластівській за сприяння у пошуку давніх джерел. Моя подяка членам ради товариства різного часу і активу щорічних теріологічних шкіл А. Волоху, Л. Годлевській, В. Домашліню, С. Жилі, В. Лобкову, І. Мерзлікіну, З. Селюніній, М. Роженку, В. Тищенко, В. Токарському, П. Хоєцькому, І. Дикому та іншим колегам за важливі уточнення й коментарі щодо окремих періодів розвитку товариства і участь в його діяльності. Моя подяка І. Мерзлікіну, З. Баркасі, В. Тищенко та О. Соболевій за важливі поради щодо покращення рукопису.

References

- Abelentsev, V. I., Pidoplichko, I. G., Popov, B. M. 1956. *General Characteristics of Mammals. Insectivores, Bats*. Acad. Sci. Ukr. RSR, Kyiv, 1–448. (Series: Fauna of Ukraine; Vol. 1: Mammals, Is. 1). [In Ukrainian]
- Abelentsev, V. I. 1968. *The Mustelids*. Naukova Dumka, Kyiv, 1–280. (Series: Fauna of Ukraine; Vol. 1: Mammals, Is. 3). [In Ukrainian] pdf: <https://bit.ly/3BrhoHj>
- Abelentsev, V. I., I. I. Koliushchev, Yu. I. Krochko, K. A. Tatarinov. 1968. Totals of bat ringing in Ukraine in 1939–1967. Part 1. *Vestnik zoologii*, № 6: 59–64. [In Ukrainian] <https://bit.ly/3cMN1AS>
- Abelentsev, V. I., Gaichenko, V. A., Zolotukhina, S. I. et al. 1980. Mammals. In: *Red Data Book of the Ukrainian RSR*. Naukova dumka, Kyiv, 9–67. [In Ukrainian]
- Akimov, I. A. 1999. *Przewalski's Horse (Equus przewalskii Pol., 1881): Problems Preservation and Introducing in Nature* (Proceedings of the VI Intern. sympos.). Institute of Zoology NAS of Ukraine, Kyiv, 1–240. (Series: Vestnik zoologii, Supplements, Issue 11). <https://bit.ly/3K6H12C>
- Barkasi, Z., I. Zagorodniuk. 2016. The taxonomy of rodents of the Eastern Carpathians. *Proceedings of the State Natural History Museum*, 32: 137–154.
- Barkaszi, Z. 2018. Changes in the rodent fauna (Mammalia, Glires) of the region of the Ukrainian Carpathians during the XIX–XXI centuries. *Geo&Bio*, 16: 48–62.
- Barkaszi, Z. 2019. A history of rodent research in the Ukrainian Carpathians. *Scientific Bulletin of Uzhhorod University (Series Biology)*, 46–47: 73–90.
- Bashta, A.-T. 2006. *Bats (Chiroptera) of Ukraine: Bibliography (1840–2005)*. Liga Press, Lviv, 1–78. [In Ukrainian]
- Bats... 1988. *Bats (Morphology, Ecology, Echolocation, Parasites, Protection)*. Ed. by V. A. Topachevsky & M. F. Kovtun. Naukova Dumka, Kyiv, 1–183. [In Russian]
- Berezkin, A. G. 1977. All-Union seminar on problems of functional morphology. *Vestnik zoologii*, No. 5: 93. [In Russian] <https://bit.ly/3St9za5>
- Bondarenko, V. D., I. V. Delehan, K. A. Tatarinov, M. V. [et al.]. 1993. *Hunting Science. Training Manual*. Methodol. Cabinet of Higher Education, Kyiv, 1–197. [In Ukrainian]
- Bulakhov, V. L., O. E. Pakhomov. 2006. *Biological diversity of Ukraine. Dnipropetrovsk region. Mammals (Mammalia)*. Dnipropetrovsk University Publishing House, Dnipropetrovsk, 1–356. [In Ukrainian]
- Delehan, I. V., I. I. Delehan, I. I. Delehan. 2005. *Biology of Forest Birds and Mammals*. Polly, Lviv, 1–600. [In Ukrainian]
- Dulitskiy, A. I. 2001. *Biodiversity of Crimea. Mammals: History, State, Conservation, Prospects*. Sonat, Simferopol, 1–208. [In Russian]
- Emelyanov, I. G., O. A. Mikhalevych, S. I. Zolotukhina. 1978. Theoretical model of seasonal rhythms of animals and the possibility of their manifestation in rodents in Ukraine. *Vestnik zoologii*, (1): 3–8. [In Russian]
- Emelyanov, I. G. 1999. *Diversity and Its Role in Functional Stability and Evolution of Ecosystems*. Ed. by V. A. Topachevsky; International Solomon University; I. I. Schmalhausen Institute of Zoology, Ukrainian Theriological Society. Kyiv, 1–168. [In Russian]
- Emelyanov, I. G., Zagorodniuk, I. V. 2008. Ivan Tarasovych Sokur (17.07.1908—02.11.1994): to the 100th anniversary of birthday. *Vestnik zoologii*, 42 (4): 381–382. [In Ukrainian]
- Formozov, N. A., E. A. Lyapunova, D. E. Wilson, A. V. Yablokov. 2011. Robert S. Hoffmann (1929–2010). *Zoologicheskii zhurnal*, 90 (8): 1025–1029. [In Russian]
- Gaichenko, V. A. 1976. All-Union Symposium on Systematics and Cytogenetics of Mammals. *Vestnik zoologii*, No. 1: 61. [In Russian]
- Gavrilyuk, M. N., I. S. Mytyai, V. I. Strigunov. 2015. Serhii Levkovych Samarskyi (1915–1998) — to the memory of the 100-year from a birthday. *Visnyk of the Cherkassy University. Series Biological Sciences*, 19: 3–8. [In Ukrainian]
- Godlevska, L. 2001. Review and totals of bats' ringing in Ukraine. In: I. Zagorodniuk (ed.). *Migration Status of Bats in Ukraine*. Kyiv, Ukrainian Theriol. Soc., 29–33. (Series: Novitates Theriologicae. Pars 6). [In Ukrainian]
- Godlevska, O., M. Ghazali, I. Zagorodniuk, P. Lina. 2010. *Bats and Rabies*. Kyiv, 1–16. [In Ukrainian]
- Golenko, A. 2010. The work of the Centre for bat rehabilitation in Kyiv Zoo in 1999–2010. *Proceedings of the Theriological School*, 10: 175–178. [In Ukrainian]
- Hutterer, R., B. Kryštufek. 2020. A History of Mammal Research in Europe. In: Hackländer, K. & F. Zachos (eds). *Handbook of the Mammals of Europe*. Springer Nature, 1–22. CrossRef
- Khoyetsky, P. 2017. Game fauna census in the “2tp-hunting” statistical report: features, advantages, disadvantages. *Novitates Theriologicae*, 10: 206–216. [In Ukrainian]
- Kolesov, L. V. III All-Union Scientific Conference on the biology and pathology of fur-bearing mammals. *Vestnik zoologii*,

- No. 6: 90. [In Russian] <https://bit.ly/3P5MFCX>
- Korneev, O. P. 1952. *Key to the Mammals of the Ukrainian RSR*. Radianska shkola, Kyiv, 1–216. [In Ukrainian]
- Korneev, O. P. 1965. *Key to the Mammals of the Ukrainian RSR*. So Radianska shkola, Kyiv, 1–236. [In Ukrainian]
- Korotkevich, E. L. 1988. *The History of the Formation of the Hipparion Fauna of Eastern Europe*. Naukova Dumka, Kyiv, 1–164. [In Russian]
- Kotliarov, O. N. 1981. V All-Union Conference on Rodents. *Vestnik zoologii*, No. 2: 94. [In Russian]
- Kovtun, M., Ju. Krochko. 1998. On the history of bat studies on the territory of Ukraine. In: Zagorodniuk, I. (ed.). *European Bat Night '98 in Ukraine*. Kyiv, 10–15. (Series: Proceedings of the Theriological School; Vol. 1). [In Ukrainian]
- Krakhmalna, T. V. 1996. *Hipparion Fauna of the Early Maeotian of the Northern Black Sea Region*. Ed. by V. A. Topachevsky. Naukova Dumka, Kyiv, 1–225. [In Russian]
- Krakhmalna, T. V., O. A. Mikhalevych. 2005. The priceless legacy of a zoologist-encyclopedist (on the occasion of the 100th anniversary of the birth of I. G. Pidoplichko). *Bulletin of the NAS of Ukraine*, No. 11: 68–73. [In Ukrainian]
- Krokhmal, A. I., L. I. Rekovets. 2010. *Locations of Small Mammals of the Pleistocene of Ukraine and Adjacent Territories: Monograph*. LAT & K, Kyiv, 1–330. [In Russian]
- Lobkov, V. A. 1999. Spotted ground squirrel of the Northwestern Black Sea region: biology, population functioning. Odesa State Univ., Astropoint, Odesa, 1–270. <https://bit.ly/3BSI7Ox> [In Russian]
- Lobkov, V. A., S. G. Sycheva (compl.). 2002. *Index of theriological literature published in Ukraine, Moldova, Transnistria in 1991–2001*. A. A. Brauner Museum Fund, Odesa, 1–50. <https://bit.ly/3A2j4FZ> [In Russian]
- Lobkov, V. A. 2015. *Intrapopulation regulation of the number of mammals. Monograph*. Odesa National University, Odesa, 1–237. <https://eruditor.io/file/2789358/> [In Russian]
- Markevych, O. P., I. G. Pidoplichko. 1956. Commonwealth of Russian and Ukrainian zoologists in the study of the fauna of Ukraine. *Proceedings of Zoological Museum*, 27: 3–13. [In Ukrainian]
- Mammals... 1999. *Mammals of Ukraine, Protected by the Bern Convention*. Ed. by I. Zagorodniuk. Kyiv, 1–222. (Series: Proceedings of the Theriological School; Vol. 2). [In Ukrainian]
- Mezhzherin, V. A., I. G. Emelyanov, O. A. Mikhalevych. 1985. Aspects of modern ecology and the main directions in development of the ecology of mammals in Ukraine. *Vestnik zoologii*, (4): 3–14. [In Russian]
- Mezhzherin, V. A., I. G. Emelyanov, O. A. Mikhalevych. 1991. *Integrated Approaches in the Study of Populations of Small Mammals*. Naukova Dumka, Kyiv, 1–204. [In Russian]
- Onoprienko, V. L., T. O. Shcherban. 2008. *Sources on the History of the Ukrainian Scientific Society in Kyiv*. Information and Analytical Agency, Kyiv, 1–352. [In Ukrainian] <https://bit.ly/3PJIP4t>
- Pidoplichko, I. G. 1974. The First International Theriological Congress. *Vestnik zoologii*, No. 4: 92. [In Russian]
- Polishchuk, I. K. 2009. *Experience in assessing the population of small mammals in the Biosphere Reserve Askania-Nova by the owl pellets' method*. Askania-Nova, 1–54. [In Russian]
- Pylypchuk, O. Y. 1974. All-Union Conference on Predatory Mammals. *Vestnik zoologii*, No. 3: 92. [In Russian] <https://bit.ly/3P3XxkJ>
- Rekovets, L. I. 1985. *Small mammal fauna of Desna-Dnipro Late Palaeolithic*. Naukova dumka, Kyiv, 1–166. [In Russian]
- Rekovets, L. I. 1994. *Anthropogene Small Mammals of the South of the East Europe*. Naukova Dumka Press, Kyiv, 1–369. [In Russian]
- Rekovets, L. 2022. Topachevsky Vadym Oleksandrovych, a mammalogist, evolutionist, and science organizer. *Novitates Theriologicae*, 14: 335–338. [In Ukrainian]
- Rogatko, I. V., E. L. Korotkevich. 1979. II International Theriology Congress. *Vestnik zoologii*, No. 1: 77. [In Russian]
- Rogatko, I. V. 1982. Establishment of the Ukrainian Branch of the All-Union Theriological Society. *Vestnik zoologii*, No. 4: 85. <https://bit.ly/3QptTav> [In Russian]
- Rogatko, I. V. 1983. III International Theriology Congress. *Vestnik zoologii*, No. 1: 87–88. <https://bit.ly/3zDWtOP> [In Russian]
- Rudyshyn, M. P., G. M. Mursky, K. A. Tatarynov, P. P. Urbanovych, I. A. Vynograd [et al.]. 1987. *Rational Hunting Game Management*. Kamenyar, Lviv, 1–182. [In Ukrainian]
- Samosh, V. M. 1976. All-Union Conference on the Problem 'Biological Basis and Experience in Predicting Changes in the Number of Game Animals'. *Vestnik zoologii*, No. 4: 93. [In Russian]
- Shevchenko, L. S. 1981. World Hunting Exhibition. *Vestnik zoologii*, No. 5: 92. [In Russian] <https://bit.ly/3Q3TLZV>
- Soboleva, O. 2017a. Interpretation of «field» researches in the professional work of Ukrainian zoologists. In: *Pages of History* (a collection of papers), 43: 108–119. [In Ukrainian]
- Soboleva, O. 2017b. "Walking into nature": professional identity and research practices in Ukrainian field zoology. In: *Field: a collection of scientific works on the history, theory and methodology of field research*. Ed. by M. Hrymych & O. Soboleva. Dulyby, Kyiv, Vol. 2: 39–74. [In Ukrainian]
- Sokur, I. T. 1952. *Mammals of the Soviet Carpathians and Their Economic Importance*. Published by the Academy of Sciences of the Ukrainian SSR, Kyiv, 1–68. [In Ukrainian]
- Sokur, I. T. 1960. *Mammals of the Fauna of Ukraine and Their Economic Importance*. Derzhuchpedvydav, Kyiv, 1–211. [In Ukrainian]
- Sokur, I. T. 1961. *Historical Changes and Use of Mammal Fauna of Ukraine*. Published by the Academy of Sciences of the Ukrainian SSR, Kyiv, 1–84. [In Ukrainian]
- Sokur, I. T. 1963. *Harmful Rodents and Their Control*. Academy of Sciences of the Ukr. SSR, Kyiv, 1–95. [In Ukrainian]
- Sokur, I. T. 1967. Next tasks in studying the ecology of mammals of Ukraine. *Vestnik zoologii*, No. 1: 23–26. [In Russian]
- Sokur, I. T. 1972. Measures to protect crops from harmful rodents in Ukraine and prospects for their improvement. *Vestnik zoologii*, (4): 3–6. [In Russian]
- Tatarynov, K. A. 1956. *Mammals of Western Oblasts of Ukraine*. AS Ukr. RSR, Kyiv, 1–188. [In Ukrainian]
- Tatarynov, K. A. 1959. The results of the study of the theriofauna of the western regions of Ukraine by domestic zoologists. *Proceedings. Academy of Sciences of the Ukrainian SSR State Natural History Museum*, 7: 49–62. [In Ukrainian]
- Tokarsky, A. A. 1997. *Baibak and Other Species of the Genus of Marmots*. Kharkiv Theriological Society. Kharkiv, 1–304. [In Russian]
- Tokarsky, V. A., A. M. Volokh, S. V. Mezhzherin, [et al.] (eds). 2014. *Mammals of Ukraine and Neighbouring Countries: Abstracts*. Kharkiv Univ., Kharkiv, 1–64. [In Russian]
- Topachevsky, V. A. (ed.). 1993. *Mammals of Ukraine: Collection of Articles*. Naukova Dumka, Kyiv, 1–168. [In Russian]
- Topachevsky, V. A., V. A. Nesin, I. V. Topachevsky. 1998. Biozonal microtheriological scheme of the Neogene of the northern part of the Eastern Paratethys. *Vestnik zoologii*, 32 (1–2): 76–87. [In Russian]
- Volokh, A. M. 2014. *Mammals Hunted in Steppe Ukraine. Part 1*. Gryn D.C., Kherson, 1–412. [In Russian]
- Volokh, A. M. 2015. *Mammals Hunted in Steppe Ukraine. Part 2*. Gryn D.C., Kherson, 1–401. [In Russian]
- Volokh, A. M. 2022. *Determining the age of game mammals*. Oldi+, Odesa, 1–374. [In Ukrainian]
- Vshyvkov, F. N. 1964. *Beasts (Wild Mammals)*. Crimea, Simferopol, 1–88. [In Russian]

- Wołoszyn, B., A. T. Bashta. 2001. *Bats of the Carpathians. A Field Key*. Platan Publ. House, Kraków, Lwów, 1–168. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I., V. Pokynchereda, A. Kyseliuk, Y. Dovhanych. 1997. *Mammal Fauna of the Carpathian Biosphere Reserve*. Ed. by I. G. Emelyanov. Inst. Zool., NAS of Ukraine, Kyiv, 1–60. (Suppl. 5 to “Vestnik zoologii”). [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. 1998. *Theriology: Handbook to educational course “Fauna and systematics of terrestrial vertebrates”*. International Solomon University; Ukrainian Theriological Society, Kyiv, 1–48. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I., V. Pokynchereda, V. Domashlinets. 1998. Activities and information materials of the Ukrainian chiropterological centre. In: Zagorodniuk, I. (ed.). *European Bat Night '98 in Ukraine*. Kyiv, 16–23. (Series: Proceedings of the Theriological School; Vol. 1). [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. 1999. The Theriological school-seminar and a development of theriological investigations in Ukraine. *Nature Protected Business in Ukraine [Zapovidna Sprava v Ukraini]*, **5** (1): 78–81. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I., T. Postawa, B. W. Wołoszyn. 1999. *A Field Key to Bats from the Underground Roosts of Eastern Europe*. Platan Publ. House, Krakow, 1–43. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk I. (ed.). 2000. *The Use of Ultrasonic Detectors in Bat Research* (Proceedings of the workshop in Yaduty 2000). Ukrainian Theriological Society, NAS of Ukraine, Kyiv, 1–58. (Series: Novitates Theriologicae, Pars 2). [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. 2002. *Field Key to Small Mammals of Ukraine*. NMNH NAS of Ukraine, Kyiv, 1–60. (Series: Proceedings of the Theriological School; Vol. 5). [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. (ed.). 2002. *Theriology in Ukraine 2001*. Luhansk, 1–256. (*Visnyk of the Luhansk Pedagogical University. Biological Sciences*. Issue 45). [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. 2003. Theriological conferences and issues of the bulletin Novitates Theriologicae in 2000–2001. *Novitates Theriologicae*, Pars 3: 94–96. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I., Emelyanov, I. 2012. 30th anniversary of the Ukrainian Theriological Society. In: *Theriofauna of Protected Areas and Mammal Protection*. Hola Prystan', Ukrainian Theriological Society, 73. (Series: Novitates Theriologicae; Pars 8). [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. 2015a. Publications of the Ukrainian Theriological Society and development of the Proceedings of the Theriological School. *Proceedings of the Theriological School*, **13**: 114–142. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Zagorodniuk, I. 2015b. Bohdan Voliansky as bright person in Ukrainian zoology of 1920–1930s. *Visnyk of the Lviv University. Series Biology*, **69**: 3–19. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. 2017. A history of the edition *Novitates Theriologicae* (Pars 1–10). *Novitates Theriologicae*, Pars 10: 218–225. [In Ukrainian] <https://bit.ly/3oY329R>
- Zagorodniuk, I. 2018. Bats of Ukraine and their investigators: 20 years of activity and milestones. *Theriologia Ukrainica*, **16**: 3–10. [CrossRef](#)
- Zagorodniuk, I., K. Ocheretna. 2019. Theriological Schools and their reports. *Theriologia Ukrainica*, **18**: 166–168. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I., S. Kharchuk. 2020. List of mammals of Ukraine 2020: additions and clarifications. *Theriologia Ukrainica*, **20**: 10–28. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Zagorodniuk, I., K. Ocheretna, S. Kharchuk, M. Korobchenko. 2021. Symbol species, days and years of animals in natural history events and museum activities. *Geo&Bio*, **20**: 135–159. [CrossRef](#)
- Zhyly, S. M. *Wolf in the Polissian Nature Reserve and its surroundings: monitoring, spatial structure, ecology, management*. Polissian Nature Reserve. Selezivka, 1–190. [In Ukrainian]
- Zizda, Yu., I. Zagorodniuk, S. Kharchuk. 2020. Year of the Squirrel 2020: an overview of the topic and events. *Theriologia Ukrainica*, **20**: 91–104. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Zolotukhina, S. I. 1978. Second Congress of the All-Union Theriology Society of the USSR Academy of Sciences. *Vestnik zoologii*, No. 3: 91. [In Russian]