



Національний науково-природничий музей
Українське теріологічне товариство

Theriologia Ucrainica

volume 25 • 2023



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 25 • 212 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, Славутин

Дикий, Ігор, канд. біол. наук, Львів

Ємельянов, Ігор, докт. біол. наук, Київ

Криштук, Борис, доктор, Любляна

Лобков, Володимир, докт. біол. наук, Одеса

Махолан, Мілош, докт. прир. наук, Брно

Мілютин, 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

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

Чанаді, Олександр, доктор філософії, Прешов

Чорба, Габор, доктор філософії, Будапешт

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

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: зяць сірий, *Lepus europaeus* (автор: Олександр Матвійчук)

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 25 • 212 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, Wroclaw, Poland

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

Popova, Lilia, PhD, Kyiv, Ukraine

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

Prydatko, Vasyl, PhD, Kyiv, Ukraine

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

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

Tyshchenko, Volodymyr, PhD, Kyiv, Ukraine

Volokh, Anatoly, Prof., DSc, Melitopol, Ukraine

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

Address

e-mail: mammalia@ukr.net

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



Theriologia Ukrainica

Східноєвропейський теріологічний журнал
East-European Journal of Theriology

Том 25 • 2023

<http://terioshkola.org.ua> • <http://doi.org/10.53452/TU>

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

- Коній, Г.* Різноманіття ссавців урбанізованого середовища в посушливій зоні південно-західної Африки [англ.] 3–14
- Лазарєв, Д.* Чужорідні види ссавців у річкових місцезнаходженнях басейну Сіверського Дінця [англ.] 15–33
- Мерзлікін, І.* Теріофауна природного заповідника «Михайлівська цілина»: оцінки різноманіття і фактори його підтримання 34–54
- Шпак, А.* Зимуючі види кажанів Білорусі: результати роботи Мінського контактного центру щодо кажанів (2018–2022) [англ.] 55–67

Генетика та мінливість

- Марковська, О.* Ідентифікація видів роду *Sylvaemus* північного сходу України за метричними ознаками [англ.] 68–86
- Молчан, В., К. Гомель, А. Волністий, М. Никифоров, К. Хейдорова.* Генетичне різноманіття популяції вовка у Білорусі за даними мтДНК в умовах гібридизації зі псами [англ.] 87–99
- Саварін, А., С. Шокало.* Остеологічний матеріал і стан популяції ховраха крапчастого (*Spermophilus suslicus*) на периферії видового ареалу (Білорусь) [англ.] 100–108

CONTENTS

Fauna and Systematics

- Kopij, G.* Mammal diversity of an urbanised environment in an arid zone of south-west Africa 3–14
- Lazarev, D.* Alien mammal species in floodplain habitats of the Siversky Donets basin (Ukraine) 15–33
- Merzlikin, I.* The mammal fauna of the Mykhailivska Tsilyna Nature Reserve: assessment of diversity and factors of its support 34–54
- Shpak, A.* Hibernating bat species of Belarus: results of the work of the Minsk bat contact centre 'Kazhanapolis' (2018–2022) 55–67

Genetics and Variation

- Markovska, O.* Identification of species of the genus *Sylvaemus* of north-eastern Ukraine by metric characters 68–86
- Molchan, V., K. Homel, A. Valnisty, M. Niki-forov, E. Kheidorova.* Genetic diversity of mtDNA in the grey wolf population of Belarus threatened by wolf–dog admixture 87–99
- Savarin, A., S. Shokalo.* Osteological material and the population state of the speckled ground squirrel (*Spermophilus suslicus*) on the periphery of the species' distribution (Belarus) 100–108

Поширення та чисельність

Волох, А. Розселення вовка (*Canis lupus*) у степовій зоні України на зламі ХХ–ХХІ століть та динаміка його чисельності 109–125

Загороднюк, І. Кріль європейський (*Oryctolagus cuniculus*) в Україні: 140 років від інтродукції до згасання популяції 126–149

Накoneчний, І., Ю. Накoneчна. Видра річкова (*Lutra lutra*) в мережі малих степових річок Північного Причорномор'я 150–163

Моніторинг та екологія

Деркач, В., Г. Герасимчук, В. Лойко, П. Хоєцький. Біотопи існування та живлення зубра в Національному природному парку Цуманська Пуща (Україна) 164–172

Жила, С. Лось (*Alces alces*) на південній межі ареалу: стан популяції Центрального Полісся, хижацтво вовка та вразливість до потепління клімату 173–186

Коробченко, М. Збереження гризунів *ex situ*: досвід утримання сліпачка (*Ellobius talpinus*) у неволі [англ.] 187–202

Марців, М., І. Дикий. Сезонні особливості трофіки хижих ссавців в умовах західних областей України [англ.] 203–212

Distribution and Abundance

Volokh, A. The wolf (*Canis lupus*) in the steppe zone of Ukraine at the turn of the 20th and 21st centuries and its population dynamics

Zagorodniuk, I. The European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in Ukraine: 140 years from introduction to decline

Nakonechnyi, I., Yu. Nakonechna. The Eurasian otter (*Lutra lutra*) in the network of small steppe rivers of the Northern Black Sea region

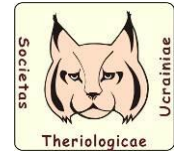
Monitoring and Ecology

Derkach, V., G. Herasymchuk, V. Loyko, P. Khoyetskyi. Habitats and diet of the European bison in the Tsumanska Pushcha National Nature Park (Ukraine)

Zhyla, S. The elk (*Alces alces*) at the southern limit of its geographic range: population status in the Central Polissia, wolf predation, and vulnerability to climate warming

Korobchenko, M. Conservation of rodents *ex situ*: experience of keeping the northern mole vole (*Ellobius talpinus*) in captivity

Martsiv, M., I. Dykyi. Seasonal features of the diet of predatory mammals in the western regions of Ukraine



MAMMAL DIVERSITY OF AN URBANISED ENVIRONMENT IN AN ARID ZONE OF SOUTH-WEST AFRICA

Grzegorz Kopij 

Key words

urban ecology, urban gradient,
checklist of species, population
density, Windhoek

doi

<http://doi.org/10.53452/TU2503>

Article info

submitted 27.05.2023
revised 22.06.2023
accepted 30.06.2023

Language

English, Ukrainian summary

Affiliations

Wrocław University of Environ-
mental and Life Sciences
(Wrocław, Poland)

Correspondence

Grzegorz Kopij; Wrocław Univer-
sity of Environmental and Life
Sciences, 5b Kozuchowska Street,
51-631 Wrocław, Poland; Email:
gregorius.kopijus@gmail.com;
orcid: 0000-0001-7614-1983

Abstract

Thorough investigation of the entire mammalian assemblages has not been hitherto conducted in any African city. Most studies were limited to single species causing problems to citizens or to small mammals causing health hazard. In 2011–2020, 81 mammal species were recorded in Windhoek, the capital of Namibia, although only 34 (42.0%) species occurred in the inner zone of the city (50 km²). The most speciose (25 species) order were rodents. Within this order the most speciose was the family Muridae (n = 13 species), while the most common rodent species were: *Rhabdomys pumilio*, *Mastomys coucha*, *Gerbilliscus leucogaster*, and *Gerbillurus paeba*. The second most speciose group of mammals were Chiroptera represented by 14 (17.3%) species in the outer zone (650 km²) and 8 species (23.5%) in the inner zone. Ungulates, although mostly rare or uncommon, were in the outer zone represented by eight (9.9%) species. None was, however, recorded in the inner zone. Nineteen Carnivora species (23.5%) were recorded in the outer zone, but only two of them in the inner zone. Other species recorded in Windhoek were representatives of seven other orders: Eulipotyphla (n = 4 spp.), Macroscelidea (n = 3), Lagomorpha (n = 3), Hyracoidea (n = 1), Primates (n = 2), Tubulidentata (n = 1), and Pholidota (n = 1). Two species, *Cynictis penicillata* and *Geosciurus inauris*, were found to be relatively common in the inner zone. They have reached a population density (5.6 and >2.0 individuals per 100 ha, respectively) higher than in any other cities in Namibia, and probably in southern Africa at large. Despite intense searching in the inner zone, *Hystrix africaustralis* and *Procavia capensis* were only recorded in a shrubby hill. The *Procavia capensis* population was estimated at 40–70 individuals. A few troops of *Papio ursinus* are resident only in the outer zone. The following species recorded in Windhoek are in the IUCN Red List of Threatened Species: *Acinonx jubatus*, *Panthera pardus*, *Felis nigripes*, *Hyaena brunnea*, and *Smutia temminckii*. Noteworthy is the absence of any alien mammal species in the inner zone, and the presence of only *Mus musculus* in the outer zone of the city. The protection of mammals in Windhoek, especially in the outer zone, may act as a catalyst to move the municipality governance towards a more effective biodiversity conservation.

Cite as

Kopij, G. 2023. Mammal diversity of an urbanised environment in an arid zone of south-west Africa. *Theriologia Ukrainica*, 25: 3–14. [In English]

Різноманіття ссавців урбанізованого середовища в посушливій зоні південно-західної Африки

Гжегож Копій

Резюме. Досі в жодному африканському місті не проводилося ретельного дослідження всіх ссавців. Більшість досліджень обмежувалися окремими видами, що створюють проблеми для громадян, або дрібними ссавцями, що становлять загрозу для здоров'я. У 2011–2020 роках у Віндгуку, столиці Намібії, зареєстровано 81 вид ссавців, хоча лише 34 види (42,0%) зустрічалися у внутрішній зоні міста. Найбільш видоспецифічним (21 вид) рядом були гризуни. У межах цього ряду найбільш видоспецифічною була родина Muridae ($n = 7$ видів), а найпоширенішими видами серед гризунів були *Rhabdomys pumilio*, *Mastomys coucha*, *Gerbilliscus leucogaster* і *Gerbillurus paeba*. Другою найбільш видовою групою ссавців були рукокрилі, представлені 14 (17,3%) видами у зовнішній зоні (650 км²) і вісьмома видами (23,5%) у внутрішній зоні. Копитні, хоча здебільшого рідкісні або незвичні, були представлені у зовнішній зоні вісьмома (9,9%) видами. У внутрішній зоні не було зареєстровано жодного виду. Дев'ятнадцять видів хижих ссавців (23,5%) були зареєстровані у зовнішній зоні, але лише два з них - у внутрішній. Інші види, зареєстровані у Віндгуку, були представниками семи інших рядів: Eulipotyphla ($n = 4$ види), Macroscelidea ($n = 3$ види), Lagomorpha ($n = 3$), Hyracoidea ($n = 1$), Примати ($n = 2$), Tubulidentata ($n = 1$) і Pholidota ($n = 1$). Два види, *Cynictis penicillata* і *Xerus inauris*, виявилися відносно поширеними у внутрішній зоні. Вони досягли вищої щільності популяції (5,6 та >2,0 особин на 100 га відповідно), ніж у будь-якому іншому місті Намібії, і, ймовірно, у південній Африці в цілому. Незважаючи на інтенсивні пошуки у внутрішній зоні, *Hystrix africaustralis* і *Procavia capensis* були зареєстровані лише на зарослому чагарниками пагорбі. Чисельність *Procavia capensis* оцінена в 40–70 особин. Нечисленні групи *Papio ursinus* мешкають лише у зовнішній зоні. Наступні види, зареєстровані у Віндгуку, занесено до Червоного списку видів, що перебувають під загрозою зникнення МСОП: *Acinonx jubatus*, *Panthera pardus*, *Felis nigripes*, *Manis temminckii* і *Hyaena brunnea*. Важливо відзначити відсутність будь-яких чужорідних видів ссавців у внутрішній, і тільки *Mus musculus* є у зовнішній зоні міста. Охорона ссавців у Віндгуку, особливо у зовнішній зоні, може стати каталізатором, який спонукатиме муніципалітет до більш ефективного збереження біорізноманіття.

Ключові слова: міська екологія, урбаністичний градієнт, контрольний список видів, щільність населення, Віндгук.

Introduction

In sub-Saharan Africa, most cities were founded in the 19th century. However, due to their rapid development, in many African countries more people live today in cities than in rural areas. Whereas in 1950, c. 10% of African population lived in urban areas, the urban population is projected to reach about 55% by 2050, with at least nine megacities (>10 mln inhabitants each). This rapid urbanisation has caused fragmentation and/or destruction of natural habitats, environmental pollution, and biodiversity decline [Gunerlap *et al.* 2018]. For some animal species, urbanization brought, however, some benefits through a creation of new shelters, nesting and roosting sites, an increase of food resources, and, at the same time, decrease of competition and natural predation [e.g. Kopij 2023a–b].

Mammals are probably one of the most affected groups of animals in urbanised environment throughout the world. In Africa, forest-dwelling primates, carnivorans, and ungulates seem to be especially negatively affected by urban development [Zungu *et al.* 2019; Schnetler *et al.* 2021; Thatcher *et al.* 2021]. However, to date, thorough investigation of the entire mammalian assemblages has not been conducted in any African city (Table 1). Most studies were limited to single species causing problems to locals. These are usually carnivorans, less often primates and rodents.

In Africa, especially problematic in urbanised environment are small rodents. Studies on small mammal communities were therefore the main subject of mammal research in this environment. The studies aimed to determine the abundance, habitat selection or parasites of particular species com-

prising the communities (Table 1). To date, however, very few researchers have focused on the abundance of large and medium-sized mammal species occurring in cities. Such knowledge is, however, of a prime importance in detecting population trends and urbanisation mechanisms. Such knowledge may also enable to formulate rational wildlife management policies, conservation or control measures.

Likewise, in Windhoek, quantitative studies were conducted on assemblages of small terrestrial mammals for parasitic examination (Table 1), but neither the entire mammal assemblage nor any mammal species was a subject of thorough investigation so far. The purpose of this study was to evaluate the status and abundance of all mammal species in Windhoek and its surroundings.

Study area

The study was confined to the city of Windhoek, on the plateau of the Khomas Highland in central Namibia (Fig. 1). The city is situated at c. 1700 m a.s.l. The Windhoek area was settled in 1840, while in 1890 it was created the local headquarter of the colonial German Empire. The population grew by more than four times from 1981 to 2020: 96 057 in 1981, 325 858 in 2011, and 431 000 in 2020 (www.macrotrends.net).

Table 1. Mammals investigated in African cities

Таблиця 1. Ссавці, досліджені в африканських містах

Mammal species	City	Aspects investigated	Source
Mammals	Bloemfontein, SA	Diversity	[Kopij & Eksteen 1996]
Forest mammals	Durban, SA	Diversity	[Zungu <i>et al.</i> 2019]
Forest mammals	Durban, SA	Forest fragmentation effect	[Manqoba <i>et al.</i> 2020]
Macromammalia	Cape Town, SA	Diversity	[Schnelter <i>et al.</i> 2021]
Micromammalia	Cotonou, Niamey; West Africa	Small mammal communities, invasive vs. indigenous	[Hima <i>et al.</i> 2019]
Micromammalia	Niamey, Niger	Small mammal community	[Garba <i>et al.</i> 2014]
Micromammalia	Windhoek, Namibia	Small mammal community, ecto- parasites	[Mfuni <i>et al.</i> 2013]
Micromammalia	Cotonou, Benin	Small mammal community	[Houemenou <i>et al.</i> 2014]
Micromammalia	Kibera, Kenya	Small mammal community	[Halliday <i>et al.</i> 2015]
Micromammalia	Accra, Ghana	Small mammal community, habitat selection	[Garshong <i>et al.</i> 2013, Gbogbo <i>et al.</i> 2017, Ofori <i>et al.</i> 2018]
Micromammalia	Franceville, Gabon	Small mammal community	[Mangombi-Pambou 2023]
Cape grysbok	Port Elizabeth	Diet	[Kigozi <i>et al.</i> 2008]
Leopard	Nairobi, Kenya	Human-wildlife conflict	[Landy <i>et al.</i> 2018]
Spotted hyaena	Harar, Tigray; Ethiopia	Foraging in rubbish dumps	[Abay <i>et al.</i> 2011; Yirga <i>et al.</i> 2015]
Caracal	Cape Town, SA	Human-wildlife conflict	[Natrass & O’Riain 2020]
South African large- spotted genet	Kloof, Hillcrest; SA	Home range, habitat use; human- wildlife conflict, diet	[Widdows 2015; Widdows & Downs 2015]
Water mongoose	Durban, SA	Home range, habitat use; diet	[Streicher <i>et al.</i> 2021, 2022]
Yellow mongoose	Windhoek, Namibia	Population size	This study
Chacma baboon	Cape Town, SA	Human-wildlife conflict	[Hoffman & O’Riain 2012; Bentley <i>et al.</i> 2015; Drewe <i>et al.</i> 2012]
Vervet monkey	Durban, SA	Home range, habitat selection, human-wildlife conflict	[Patterson <i>et al.</i> 2019; Thacher <i>et al.</i> 2021]
Rock hyrax	Bloemfontein, SA	Population size, control measures	[Wiid & Butler 2015]
Cape porcupine	Ballito, KZN, SA	Home range	[Ngcobo <i>et al.</i> 2019]
Cape ground squirrel	Windhoek, Namibia	Population size	This study

For the purpose of this study, two zones were distinguished: inner zone, c. 2–6 km around the centre, with a surface area of c. 50 km², and outer zone further afield up to 15 km around the centre (c. 650 km²). The inner zone is largely a built-up area (Fig. 2), while the outer zone is largely an un-built-up area, with some pastoral activities. The outer zone is a mountainous area covered with the Highland Shrubland, a kind of Acacia tree-and-shrub savanna [Mendesohn *et al.* 2009]. This natural vegetation is largely transformed or removed all together in the inner zone of the city and is replaced by exotic trees (mainly acacias, with some jacarandas, gums, cypresses, etc.), shrubs and herbs (often dense and luxuriant on private properties) [Kopij 2023a–b]. There are remnants of natural vegetation along watercourses (i.e. the Arebbusch with Gammams, and Kleinwindhoek Rivers, and their tributaries) and on higher and steeper hills (e.g. Aloe Trail, Botanic Garden in the inner zone).

Windhoek with a hot semi-arid climate is located in resource-poor areas and experience recurrent severe shortages of water. The annual average temperature is above 18°C. The temperature throughout the year would be called mild, due to altitude influence. Precipitation is high in the summer season and minimal during the winter season. The average annual precipitation is 367.4 mm.

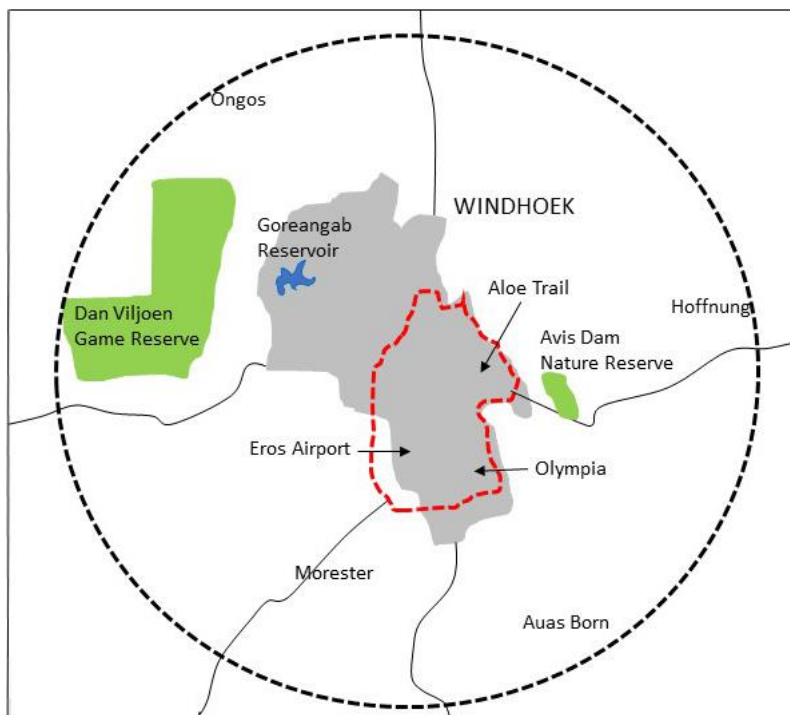


Fig. 1. The outer (black circle, 15 km around the centre, 650 km²) and the inner (red line, 50 km²) zones of Windhoek.

Рис. 1. Зовнішня (обведена чорним кольором, 15 км навколо центру, 650 км²) та внутрішня (визначена червоною лінією, 50 км²) зони Віндгука.

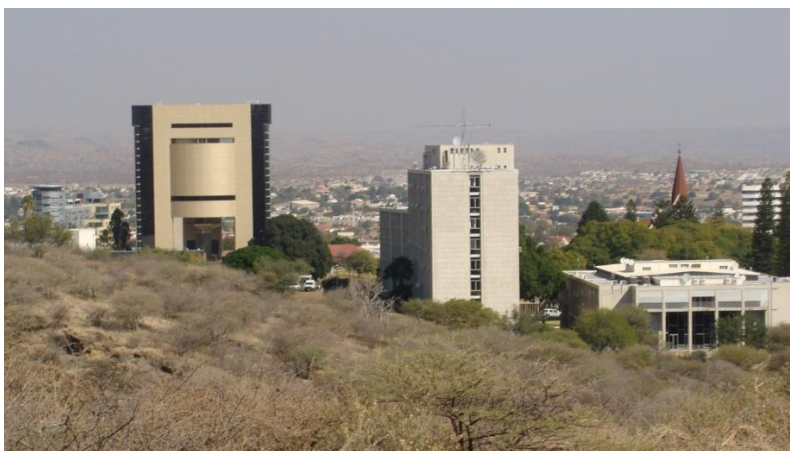


Fig. 2. Windhoek downtown viewed from the Aloe Trail in the inner zone.

Рис. 2. Центр міста Віндгук, вид на нього зі Стежки алоє у внутрішній зоні.

Material and Methods

Data on the occurrence of species in Windhoek were collected during the years 2011–2020. Whenever mammals were spotted/caught, an attempt was made to identify them to species level either directly in the field or from the photographs; habitat was described and site was located on a map. In this study excluded are records of mammals introduced, translocated, or kept in enclosures (e.g. in Dan Viljoen Game Park). Studies were much more intense in the inner (much smaller area, but much higher human population) than in the outer zone (much larger area, but much lower human population) of the city. Within the inner zone, studies were more intense in the western than in the eastern part. Studies on the distribution, numbers, and habitat selection of selected mammal species (yellow mongoose, Cape porcupine, rock dassie, and Cape ground squirrel) were conducted in the inner zone of Windhoek in August 2020. The entire study area was carefully surveyed along streets. Special attention was paid to shrubby hills, river valleys, and patches of natural vegetation. In the course of survey, all occupied dens and warrens were mapped. Only dens/warrens where also animals were observed were regarded as occupied. An attempt was also made to estimate the number of animals present in such sites. Around each site habitat was described.

Studies on small mammals were conducted in two sites: Eros airport [by Hauptfleisch & Avenant 2015] and Olympia and surroundings [by Mfuné *et al.* 2013]. At the Eros airport, a 495 m long transect was designed with 100 traps spaced by 5 m. Traps were baited for four consecutive nights, twice a year (dry and wet season), in 2011 and 2012. Traps were checked twice a day. In Olympia and surroundings, 50 traps were spaced 10 m apart. Traps were set for four consecutive nights in 2005, and checked once a day. The following scale was used to estimate population size of particular species: status uncertain (visitor or rare): +, Rare: 1–10; Uncommon: 11–100; Common: 101–1000; Abundant: >1000 territories/family groups/breeding sites per 100 km².

The systematics and nomenclature used follow Wilson & Mittermeier [2009–2019]. Scientific names of mammal species are given in Table 2. Scientific names of all other species not included in Table 1, are given in a traditional way, i.e. when the species is mentioned in text for the first time.

Results

During the years 2011–2020, 81 mammal species were recorded in Windhoek. All species were recorded in the outer zone, but only 34 (42.0%) species in inner zone (Table 2). Rodents (Rodentia) formed the most speciose order in both zones (25 species; 30.9%). The group was, however, proportionally more speciose in the inner (50.0% of all mammal species) than in the outer zone (30.9%). The second most speciose group of mammals were bats (Chiroptera) represented by 14 (17.3%) species in the outer zone and eight species (23.5%) in the inner zone. Ungulates, although mostly rare or uncommon, were in the outer zone represented by eight (9.9%) species. None was, however, recorded in the inner zone. Similarly, nineteen species (23.5%) of carnivores were recorded in the outer zone, but only two of them in the inner zone. Other species recorded in Windhoek were representatives of seven other orders: insectivores Eulipotyphla (*n* = 4 species), elephant shrews Macroscelidea (*n* = 3), lagomorphs Lagomorpha (*n* = 3), hyraxes Hyracoidea (*n* = 1), primates Primates (*n* = 2), aardvarks Tubulidentata (*n* = 1), and pangolins Pholidota (*n* = 1) (see: Table 2).

Within the order Rodentia, the most speciose was the family Muridae (*n* = 13 species), while the most common species within the order were *Rhabdomys pumilio*, *Mastomys coucha*, *Gerbilliscus leucogaster*, and *Gerbillurus paeba*. While the two former (from the subfamily Murinae) appear to prefer grassy places, the two later species (from the subfamily Gerbillinae) show higher preference to shrubby habitats (Table 3). Except for the Cape ground squirrel, other rodent species were rarely encountered. Their status in Windhoek is not clear and requires further investigation.

Bats recorded in Windhoek belong to five families. The vesper bats (Vespertilionidae) were represented by six species, the horseshoe bats (Rhinolophidae) by five species, while only a single species represented the remaining families (see: Table 2). Knowledge on their distribution, numbers, and habitat selection in the city is obscure and requires further investigations.

Table 2. Status of mammalian species in the outer and inner zones of Windhoek in 2011–2020. Sign ‘+’ denotes a recorded species with uncertain status, while the sign ‘–’ denotes that the species was not recorded

Таблиця 2. Статус видів ссавців у зовнішній та внутрішній зоні Віндгука у 2011–2020 роках. Знак "+" означає, що вид був зареєстрований, але непевно; знак "-" означає, що вид не зареєстрований

Order and family	Species	Outer zone 650 km ²	Inner zone 50 km ²
CHIROPTERA			
Molossidae	Egyptian free-tailed bat <i>Tadarida aegyptiaca</i>	common	common
Vespertilionidae	Long-tailed greater serotine bat <i>Eptesicus hottentotus</i>	+	-
	Angola wing-gland bat <i>Myotis seabrai</i>	+	-
	Schreiber's long-fingered bat <i>Miniopterus natalensis</i>	+	+
	Cape serotine bat <i>Eptesicus capensis</i>	+	+
	African yellow bat <i>Scotophilus dinganii</i>	+	+
	Eastern greenish yellow bat <i>Scotophilus viridis</i>	+	+
Nycteridae	Common slit-faced bat <i>Nycteris thebaica</i>	common	+
Rhinolophidae	Darling's horseshoe bat <i>Rhinolophus darlingi</i>	+	+
	Rüppell's horseshoe bat <i>Rhinolophus fumigatus</i>	+	-
	Geoffroy's horseshoe bat <i>Rhinolophus clivosus</i>	+	-
	Dent's horseshoe bat <i>Rhinolophus denti</i>	+	-
	Commerson's horseshoe bat <i>Rhinolophus commersoni</i>	+	-
Hipposideridae	Sundevall's leaf-nosed bat <i>Hipposideros caffer</i>	common	+
EULIPOTYPHLA			
Soricidae	Lesser red musk shrew <i>Crocidura hirta</i>	+	+
	Bicoloured musk shrew <i>Crocidura fuscomurina</i>	+	-
	Reddish-grey musk shrew <i>Crocidura cyenea</i>	+	-
Erinaceidae	South African hedgehog <i>Atelerix frontalis</i>	rare	-
MACROSCELIDEA			
Macroscelididae	Round-eared elephant shrew <i>Macroscelides proboscideus</i>	+	-
	Bushveld elephant shrew <i>Elephantulus intufi</i>	uncommon	uncommon
	Smith's rock elephant shrew <i>Elephantulus rupestris</i>	+	-
RODENTIA			
Muridae (Murinae)	Four-striped grass mouse <i>Rhabdomys pumilio</i>	abundant	abundant
	House mouse <i>Mus musculus</i>	rare	+
	Desert pygmy mouse <i>Mus indutus</i>	uncommon	uncommon
	Southern multimammate mouse <i>Mastomys coucha</i>	abundant	abundant
	Natal multimammate mouse <i>Mastomys natalensis</i>	+	-
	Acacia tree mouse <i>Thallomys paedulus</i>	+	+
	Black-tailed tree rat <i>Thallomys nigricauda</i>	uncommon	uncommon
	Namaqua rock mouse <i>Aethomys namaquensis</i>	+	-
	Red veld rat <i>Aethomys chrysophilus</i>	+	+
	Cape short-tailed gerbil <i>Desmodillus auricularis</i>	uncommon	rare
Muridae (Gerbillinae)	Bushveld gerbil <i>Gerbilliscus leucogaster</i>	common	common
	Highveld gerbil <i>Gerbilliscus brandsi</i>	+	-
	Pygmy hairy-footed gerbil <i>Gerbillurus paebe</i>	common	common
Nesomyidae (Cricetomyinae)	Pouched mouse <i>Saccostomus campestris</i>	+	uncommon
Nesomyidae (Dendromurinae)	Large-eared mouse <i>Malacothrix typica</i>	+	-
	Fat mouse <i>Steatomys pratensis</i>	+	+
	Pygmy rock mouse <i>Petromyscus collinus</i>	+	+
Petromuridae	Dassie rat <i>Petromus typicus</i>	rare	-
Gliridae	Woodland dormouse <i>Graphiurus rupicola</i>	+	rare
	Rock dormouse <i>Graphiurus platyops</i>	+	-

Order and family	Species	Outer zone 650 km ²	Inner zone 50 km ²
Sciuridae	Cape ground squirrel <i>Geosciurus inauris</i>	common	common
	Koakoveld ground squirrel <i>Geosciurus princeps</i>	+	-
Bathyergidae	Damara mole-rat <i>Cryptomys damarensis</i>	+	+
Hystricidae	Cape porcupine <i>Hystrix africaustralis</i>	common	uncommon
Pedetidae	Cape spring hare <i>Pedetes capensis</i>	+	-
LAGOMORPHA			
Leporidae	Jameson's red rock rabbit <i>Pronolagus randensis</i>	+	rare
	Cape hare <i>Lepus capensis</i>	common	uncommon
	Scrub hare <i>Lepus saxatilis</i>	common	-
HYRACOIDEA			
Hyracoidea	Rock dassie <i>Procavia capensis</i>	common	common
ARTIODACTYLA			
Suidae	Warthog <i>Phacochoerus africanus</i>	+	-
Bovidae	Red hartebeest <i>Alcephalus buselaphus</i>	+	-
	Common duiker <i>Sylvicapra gimma</i>	+	-
	Springbok <i>Antidorcas marsupialis</i>	+	-
	Klipspringer <i>Oreotragus oreotragus</i>	+	-
	Steenbok <i>Raphicerus campestris</i>	common	-
	Gemsbok <i>Oryx gazella</i>	+	-
	Kudu <i>Tragelaphus strepsiceros</i>	common	-
CARNIVORA		+	
Hyaenidae	Aardwolf <i>Proteles cristatus</i>	rare	-
	Spotted hyaena <i>Crocuta crocuta</i>	rare	-
	Brown hyaena <i>Hyaena brunnea</i>	rare	-
Felidae	Cheetah <i>Acinonyx jubatus</i>	rare	-
	Leopard <i>Panthera pardus</i>	rare	-
	Caracal <i>Felis caracal</i>	uncommon	-
	African wild cat <i>Felis lybica</i>	uncommon	-
	Small spotted cat <i>Felis nigripes</i>	rare	-
Canidae	Bat-eared fox <i>Otocyon megalotis</i>	rare	-
	Cape fox <i>Vulpes chama</i>	uncommon	-
	Black-backed jackal <i>Canis mesomelas</i>	common	-
Mustelidae	Honey badger <i>Mellivora capensis</i>	uncommon	-
	Striped polecat <i>Ictonyx striatus</i>	uncommon	-
Viverridae	Small-spotted genet <i>Genetta genetta</i>	+	-
Hesperidae	Yellow mongoose <i>Cynictis penicillata</i>	common	common
	Slender mongoose <i>Galerella sanguinea</i>	common	uncommon
	Small grey mongoose <i>Galerella pulverulenta</i>	+	-
	Suricate <i>Suricata suricatta</i>	uncommon	-
	Banded mongoose <i>Mungos mungo</i>	+	-
PRIMATES			
Lorisidae	Southern lesser galago <i>Galago moholi</i>	rare	-
Cercopithecidae	Chacma baboon <i>Papio ursinus</i>	common	uncommon
TUBULIDENTATA			
Oryctopodidae	Aardvark <i>Orycteropus afer</i>	+	-
PHOLIDOTA			
Manidae	Ground pangolin <i>Smutsia temminckii</i>	+	-

Table 3. Small mammal assemblages in the inner zone of Windhoek

Таблиця 3. Угрупування дрібних ссавців у внутрішній зоні Віндгука

Order and family	Species	Olympia, habitat: shrubland (2005)		Eros Airport, habitat: grassland (2011–2012)	
		N	%	N	%
Rodentia					
Muridae					
Murinae	<i>Rhabdomys pumilio</i>	1	1.6	278	47.4
	<i>Mus indutus</i>	0	0.0	56	9.6
	<i>Mastomys coucha</i>	0	0.0	201	34.3
	<i>Thallomys nigricauda</i>	2	3.3	0	0.0
	<i>Thallomys paeduleus</i>	0	0.0	1	0.2
Gerbillinae	<i>Desmodilus auricularis</i>	0	0.0	1	0.2
	<i>Grebilliscus leucogaster</i>	29	47.5	22	3.8
	<i>Gerbillurus paebe</i>	18	29.5	0	0.0
Nesomyidae	<i>Saccostomys campestris</i>	0	0.0	3	0.5
Macroscelidea					
Macroscelididae	<i>Elephantulus intufi</i>	11	18.0	24	4.1
Total number of individuals caught		61		564	
Source		[Mfuni <i>et al.</i> 2015]		[Hauptfleisch & Avenant 2015]	

Except for the yellow mongoose, smaller carnivorans are rare and/or unrecorded in Windhoek. Also little is known about insectivorous mammals in the city.

Two species, the yellow mongoose and Cape ground squirrel were found to be relatively common in the inner zone of Windhoek (Fig. 3, 4). They have reached a population density higher than in any other cities in Namibia, and probably in southern Africa at large (own observ.). In total, 29 warrens of the Cape ground squirrel were found, with most located on the railway sides, Eros airport, and in the north-eastern part of the inner zone (Fig. 3). In nine warrens, the number of animals was counted. The number ranged from 3 to 20, with an average of 9.8 (SD = 7.1; Var.: 49.7). Based on this, the entire population in the inner zone of Windhoek (51 km²) can be estimated at 284 individuals or 5.6 per 100 ha.

The yellow mongoose were the most common in the north-western part of the town, especially around the Aloe Trail hill. In total, 20 territories were located (Fig. 4), and the number still may be underestimated. Individuals may have a home range of up to 100 ha; warrens are inhabited usually by 2–3 adults and their young; litter size (emerging from burrows): 1–2, with 2–3 litter per year, in average 5–6 individuals per warren [Kingdon 1997; Hunter 2011]. Based on these data, the estimated number of the yellow mongoose in the inner zone is more than 100 individuals or >2 individuals per 100 ha. Like Cape ground squirrels, they avoid this part of the inner zone of Windhoek, which lays south of the main east-west railway, devoid of larger water courses and unbuilt shrubby hills.

Despite intense searching in the inner zone, the Cape porcupine was only recorded in the Aloe Trail hill, and specifically only in the Botanic Garden located in the north-eastern part of the hill (Fig. 5), where it is safe from human persecution [Kopij 2022]. Similarly, the rock dassie occurs only in this hill. It is, however, quite widespread all over this place. They live there in small groups established in rocky crevices. The population was estimated at 40–70 individuals, with about half in the Botanic Garden. Troops of the chacma baboon were often recorded in the inner zone of Windhoek, but only in the outskirts (Eros, Klein Windhoek, Avis, and Kleine Kuppe; Fig. 5). A few troops are resident in the outer zone. Their exact numbers, however, are unknown.

The following species recorded in Windhoek are in the IUCN Red List of Threatened Species [IUCN 2023]: cheetah (VU), small spotted cat (VU), Cape pangolin (VU), leopard (VU), and brown hyaena (NT). Noteworthy is the absence of any alien mammal species in Windhoek, except for the house mouse.

Among the 32 mammal species that occurred both in the outer and inner zones, 12 had the same status. Only 2 species were recorded as abundant in both zones; 16 common species were recorded in the outer zone, while 6 common species in the inner zone; 20 species were uncommon and rare in the outer zone, while 11 such species were recorded in the inner zone.



Fig. 3. Cape ground squirrel colonies in the inner zone of Windhoek in 2020. Number of individuals is given for some colonies.

Рис. 3. Колонії ховрахів у внутрішній зоні Віндгука у 2020 році. Кількість особин вказана для деяких колоній.

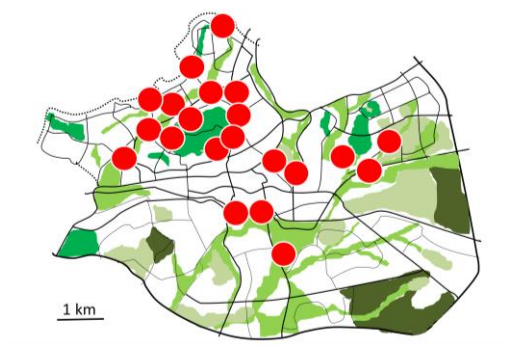


Fig. 4. Yellow mongoose territories/colonies in the inner zone of Windhoek in 2020.

Рис. 4. Території/колонії мангусти жовтого у внутрішній зоні Віндгука у 2020 році.

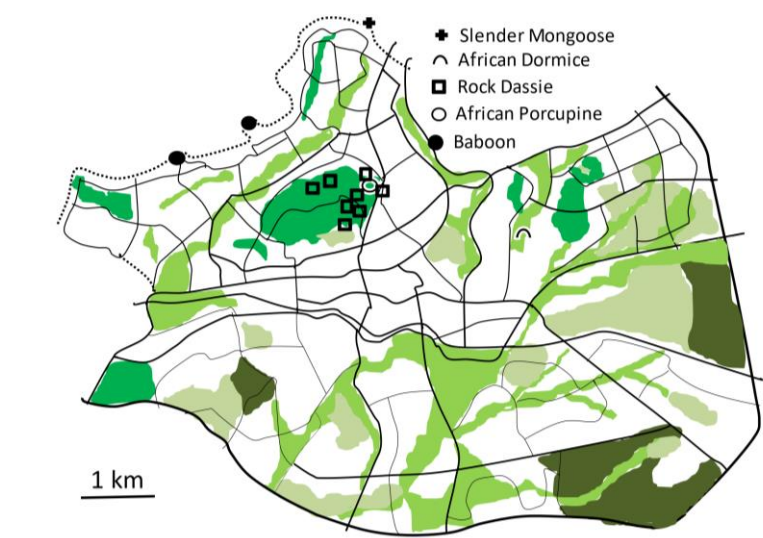


Fig. 5. Territories of some mammal species in the inner zone of Windhoek in 2020.

Рис. 5. Території деяких видів ссавців у внутрішній зоні Віндгука у 2020 році.

Discussion

In terms of species diversity, the inner zones of cities in southern Africa are dominated by small mammals. As shown in Windhoek and Bloemfontein, they comprise more than half of the total number of common species recorded (Table 4). On the other hand, ungulates are usually absent altogether in the inner zone, but they are quite common in the outer zone. Maun and Kasane in Botswana are exceptions in this regard, as the warthog (*Phacochoerus africanus*) is a common species, even in the centres of these towns. It forages mainly on food remains left by people. In Namibia, they clearly avoid all towns, and even in areas where the population reaches high density, they are absent in towns and their surroundings. For example they are absent in such towns as Tsumeb, Otjivarongo, and Okahanja, and even in areas 20–30 km around these towns. They are, however, abundant in the neighbouring bushes. In Namibia, it is probably persecuted by people with dogs, and it avoids any larger human settlements where it is disturbed, harassed, and killed. Kasane and Maun are located close to larger protected areas, where warthogs thrive, undisturbed by human activities. However, even in these towns they are generally not harassed by people, although sows with piglets, are probably vulnerable to dogs, as they were never seen in these towns (own observ.).

No alien species were hitherto reported from the inner zone of Windhoek, and only the house mouse (*Mus musculus*) was recorded in the outer zone. The brown rat (*Rattus norvegicus*) and house mouse are widespread and often common in many southern African towns, especially those situated by the ocean. The black rat (*Rattus rattus*) was also reported in Swakopmund and Walvis Bay on the Namibian Atlantic coast (own observ.).

Squirrels are often a characteristic faunistic element of cities all around the world. In many cities they were introduced, in others they were resident from the beginning. In southern Africa, however, squirrels are not as common in cities as it could be expected. In Namibia, tree squirrels (*Paraxerus cepapi*) occur commonly in Katima Mulilo only (own observ.), while ground squirrels were recorded in larger numbers in Windhoek only. In Cape Town, the introduced alien eastern grey squirrel (*Sciurus carolinensis*) is common everywhere [Cilliers & Siebert 2012]. The occurrence of the Cape ground squirrel in sustainable numbers in Windhoek is therefore somehow a unique feature of the southern African urban wildlife.

Mongoose are another mammalian group characteristic for African cities. Their European equivalents include mustelids, such as martens, polecats, or badgers. In southern Africa, the slender and yellow mongoose are the most often encountered species, a situation seen also in Windhoek. In more humid and wooded regions, genets (small-spotted and South African large-spotted *Genetta tigrina*) also occur. The former one was also recorded in Windhoek.

Table 4. Mammal species recorded as common or abundant in the inner zone of Windhoek (50 km²) (this study) and in the inner zone of Bloemfontein (50 km²) [Kopij & Eksteen 1996]

Таблиця 4. Види ссавців, зареєстровані як звичайні або численні у внутрішній частині Віндгука (50 км²) (це дослідження) та внутрішній зоні Блумфонтейну (50 км²) [Kopij & Eksteen 1996]

Species	Windhoek	Bloemfontein
Egyptian free-tailed bat <i>Tadarida aegyptiaca</i>	common	common
Cape serotine bat <i>Eptesicus capensis</i>	?	common
Vlei rat <i>Otomys irroratus</i>	—	common
Four-striped grass mouse <i>Rhabdomys pumilio</i>	abundant	abundant
House mouse <i>Mus musculus</i>	rare	common
Multimammate mouse <i>Mastomys coucha</i>	abundant	common
Bushveld gerbil <i>Gerbilliscus leucogaster</i>	common	—
Pygmy hairy-footed gerbil <i>Gerbillurus paeba</i>	common	—
Cape ground squirrel <i>Geosciurus inauris</i>	common	—
Common mole-rat <i>Cryptomys hottentotus</i>	—	abundant
Cape hare <i>Lepus capensis</i>	uncommon	common
Rock dassie <i>Procavia capensis</i>	common	common
Yellow mongoose <i>Cynictis penicillata</i>	common	rare

In southern Africa, some mammal species may cause human-wildlife conflicts. Two primate species, namely the chacma baboon and blue monkey (*Cercopithecus mitis*) may become common in some cities. They were reported as pests of cultivated plants in cities such as Cape Town, Durban, and Katima Mulilo (own observ.). In Windhoek, chacma baboons cause some problems in the peripheral suburbs (Eros, Klein Windhoek, Avis, and Kleine Kuppe), while in Katima Mulilo, both the chacma baboon and blue monkey are known as pests of maize and other cultivated plants on the peripheries of the town (own observ.).

However, in Windhoek, most mammal species do not pose any human-wildlife conflicts. Their protection, especially in the outer zone, may act as a catalyst to move the municipality governance towards a more effective biodiversity conservation, which, in turn, can offer to its human population a better quality of life, more recreational activities, a legacy of natural history, and a source of national pride.

Acknowledgements

The author received no specific funding for this work. The Department of Environmental Sciences, University of Namibia, provided logistic help to this study. I am grateful to Ms. Selma from Elephant Eye Namibia for her assistance during my study in Windhoek in August 2020. Two referees are thanked for reviewing the manuscript.

References

- Abay, G. Y., H. Bauer, K. Gebrehiwot, J. Deckers. 2011. Peri-urban spotted hyena (*Crocuta crocuta*) in northern Ethiopia: diet, abundance and economic impact. *European Journal of Wildlife Research*, **57**: 759–765. [CrossRef](#)
- Bentley, S., M. Kaplan, J. O’Riain. 2015. Shedding light on reflective prisms as potential baboon (*Papio ursinus*) deterrents in the Cape Peninsula, South Africa. *African Journal of Wildlife Research*, **45** (1): 117–121. [CrossRef](#)
- Cilliers, S. S., S. J. Siebert. 2012. Urban ecology in Cape Town: South African comparisons and reflections. *Ecology and Society*, **17** (3): 33. [CrossRef](#)
- Drewe, J. A., M. J. O’Riain, E. Beamish, H. Currie, S. Parsons. 2012. Survey of infections transmissible between baboons and humans, Cape Town, South Africa. *Emerging Infectious Diseases*, **18** (2): 298–301. [CrossRef](#)
- Garba, M., A. Daleck, I. Kadaoure, M. Kane, K. Hima, [et al.]. 2014. Spatial segregation between invasive and native commensal rodents in an urban environment: A case study in Niamey, Niger. *PLoS ONE*, **9**: e110666. [CrossRef](#)
- Garshong, R., D. Attuquayefio, F. Gbogbo. 2013. Development on small mammal diversity and abundance on the Legon campus of the University of Ghana. *West African Journal of Applied Ecology*, **21** (2): 1–9.
- Gbogbo, F., T. Kwame, M. Yahaya. 2017. Diversity and abundance of small mammals along a disturbance gradient on a university campus in Ghana. *International Journal of Development*, **32** (1): 54–65.
- Generalp, B., S. Lwasa, H. Masundire, S. Parnell, K. C. Seto. 2018. Urbanization in Africa: challenges and opportunities for conservation. *Environmental Research Letters*, **13**: 015002. [CrossRef](#)
- Halliday, J. E. B., D. L. Knobel, B. Agwanda, Y. Bai, R. F. Breiman, [et al.]. 2015. Prevalence and diversity of small mammal-associated *Bartonella* species in rural and urban Kenya. *PLoS Neglected Tropical Diseases*, **9** (3): e0003608. [CrossRef](#)
- Hauptfleisch, M., N. Avenant. 2015. Integrating small mammal community variables into aircraft–wildlife collision management plans at Namibian airports. *Integrative Zoology*, **10**: 515–530. [CrossRef](#)
- Hima, K., G. Houemenou, S. Badou, M. Garba, H. J. Dossou, [et al.]. 2019. Native and invasive small mammals in urban habitats along the commercial axis connecting Benin and Niger, West Africa. *Diversity*, **11** (12): 1–20. [CrossRef](#)
- Houemenou, G., B. Kassa, R. Libois. 2014. Ecologie, diversité spécifique et abondance des petits mammifères de la ville de Cotonou au Bénin (Afrique de l’Ouest). *International Journal of Biological and Chemical Sciences*, **8** (3): 1202–1213. [CrossRef](#)
- Hoffman, T. S., M. O’Riain. 2012. Monkey management: using spatial ecology to understand the extent and severity of human-baboon conflict in the Cape Peninsula, South Africa. *Ecology and Society*, **17** (3): 13. [CrossRef](#)
- Hunter, L., 2011. *A Field Guide to the Carnivores of the World*. Struik Nature, Cape Town, 1–256.
- IUCN 2023. *The IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2022-2. Online: <https://www.iucnredlist.org>
- Kingdon, J. 1997. *The Kingdon Field Guide to African Mammals*. Academic Press, London, I–XVIII, 1–465.
- Kigozi, F., G. I. H. Kerley, J. S. Lessing. 2008. The diet of cape grysbok (*Raphicerus melanotis*) in Algoa dune Strandveld, Port Elizabeth, South Africa. *South African Journal of Wildlife Research*, **38**: 79–81. [CrossRef](#)
- Kopij, G. 2021. Birds of the National Botanical Garden of Namibia. *Lanioturdus*, **54** (3): 5–11.
- Kopij, G. 2023a. Effect of rainfall on the structure and population densities of birds breeding in a suburb of Windhoek, Namibia. *Biologija*, **69** (1): 1–11. [CrossRef](#)
- Kopij, G. 2023b. Structure of breeding bird assemblages in the city of Windhoek, Namibia. *Arxius de Miscel·lània Zoològica*, **21**: 19–38. [CrossRef](#)
- Kopij, G., J. Eksteen. 1996. Mammals in inner Bloemfontein. *Kovshaan* (Bloemfontein), **15**: 22–25.
- Landy, F., E. Rodary, B. Calas. 2018. Why did leopards kill humans in Mumbai but not in Nairobi? Wildlife Management in and Around Urban National Parks: The Quest for Naturbanity. In: F. Landy (ed.): *From Urban National Parks to Natured Cities in the Global South*. [CrossRef](#)
- Mangombi-Pambou, J. B., O. Fossati-Gaschnard, N. N’Dilimabaka, O. Banga Mve-Ella, N. M. Longo Pendy, [et al.]. 2023. Habitat mosaic as a driver of the resilience of native species: The case of the assemblage of small mammals from the city of Franceville, Gabon. *Journal of Zoology, London*. [CrossRef](#)
- Mendelsohn, J., A. Jarvis, C. Roberts, T. Robertson. 2009. *Atlas of Namibia. A Portrait of the Land and its People*.

- Sunbird Publishers, Cape Town, 1–200.
- Mfuno, J. K. E., F. Kangombe, S. Eiseb. 2013. Host specificity, prevalence and intensity of infestation of fleas (Order Siphonaptera) of small mammals at selected sites in the city of Windhoek, Namibia. *International Science & Technology Journal of Namibia*, **1** (1): 64–77.
- Ngcobo, S. P., A.-L. Wilson, C. T. Downs. 2019. Home ranges of Cape porcupines on farmlands, peri-urban and suburban areas in KwaZulu-Natal, South Africa. *Mammalian Biology*, **96**: 102–109. [CrossRef](#)
- Ofori, B. Y., R. A. Garshong, F. Gbogbo E. H. Owusu, D. K. Attuquayefio. 2018. Urban green area provides refuge for native small mammal biodiversity in a rapidly expanding city in Ghana. *Environmental Monitoring and Assessment*, **190**: 480. [CrossRef](#)
- Schnetler, A. K., F. G. T. Radloff, M. J. O’Riain. 2021. Medium and large mammal conservation in the city of Cape Town: factors influencing species richness in urban nature reserves. *Urban Ecosystem*, **24**: 215–232. [CrossRef](#)
- Streicher, J. P., M. B. Streicher, T. Ramesh, C. T. Downs. 2022. Diet of a generalist mammalian mesocarnivore in an urban matrix. *African Zoology*, **57** (2): 126–132. [CrossRef](#)
- Thatcher, H. R., C. T. Downs, N. F. Koyama. 2021. The costs of urban living: human–wildlife interactions increase parasite risk and self-directed behaviour in urban vervet monkeys. *Journal of Urban Ecology*, **7** (1): 1–9. [CrossRef](#)
- Yirga, C., H. Leirs, H. H. De Longh, T. Asmelash, K. Gebrehiwot, [et al.]. 2015. Spotted hyena (*Crocuta crocuta*) concentrate around urban waste dumps across Tigray, northern Ethiopia. *Wildlife Research*, **42** (7): 563–569. [CrossRef](#)
- Widdows, C. D., C. T. Downs. 2015. A genet drive-through: Are large spotted genets using urban areas for “fast food”? A dietary analysis. *Urban Ecosystems*, **18**: 907–920. [CrossRef](#)
- Wiid, R. E., H. J. B. Butler 2015. Population management of rock hyraxes (*Procavia capensis*) in residential areas. *Pest Management Science*, **71**: 180–188. [CrossRef](#)
- Wilson, D. E., R. A. Mittermeier (eds.) 2009–2019. Handbook of the mammals of the world. Vol. 1–9. Lynx Edicions. Barcelona.
- Zungu, M. M., M. S. T. Maseko, R. Kalle, T. Ramesh, C. T. Downs. 2019. Fragment and life-history correlates of extinction vulnerability of forest mammals in an urban-forest mosaic in EThekweni Municipality, Durban, South Africa. *Animal Conservation*, **22** (4): 362–375. [CrossRef](#)



ALIEN MAMMAL SPECIES IN FLOODPLAIN HABITATS OF THE SIVERSKY DONETS BASIN (UKRAINE)

Denys Lazarev 

Key words

Alien species, semi-aquatic mammals, range dynamics, population dynamics, invasions, expansions, eastern part of Ukraine

doi

<http://doi.org/10.53452/TU2504>

Article info

submitted 24.04.2023

revised 24.06.2023

accepted 30.06.2023

Language

English, Ukrainian summary

Affiliations

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

Correspondence

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

Abstract

An analysis of invasions and expansions of mammals in the Siversky Donets basin and adjacent areas is presented. Data on population and range dynamics of semi-aquatic mammals of two groups are given. The first group includes alien species that were introduced and had previously been unknown in the fauna of not only the region, but also Ukraine in general: muskrat (*Ondatra zibethicus*), coypu (*Myocastor coypus*), American mink (*Neogale vison*), and raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*). The second group includes local invaders, which nowadays are expanding their range, inhabiting the river and its tributaries: Eurasian beaver (*Castor fiber*) and Eurasian otter (*Lutra lutra*). The maps presented show the process of animal spread in the region, indicating the places of introduction, directions of expansion, and known registrations. For local invaders, the territory of their natural habitat at the time of the start of acclimatisation (for *Castor fiber*) or expansion to steppe regions (for *Lutra lutra*) is indicated. Population dynamics of all the species considered was analysed using data from the State Statistical Reporting, for the period from 1984 to 2021, and also monitoring data of other investigators for the pre-war period (until February 2022). The results of the statistical analysis show that populations of the introduced species of mammals increased rapidly from the time of their appearance in the composition of the fauna, after which their numbers began to decrease. Also, a number of factors were noted that over a certain period of time had an additional influence on the population dynamics of several alien mammal species. Data on long term dynamics of local invaders show that, along with the expansion of animals to new areas and increase in their abundance, a decrease of their numbers in areas of their historical distribution took place, such as in the case of *Lutra lutra*. Concerning the distribution and abundance of *Castor fiber*, an ambiguous situation has appeared: the state of its populations in some steppe areas is better than in the forest areas, where its abundance is decreasing. Information on the distribution and population state of the studied species based on OSINT-analysis, author's data and questionnaire surveys are presented. The results of introduction of the studied species are discussed.

Cite as

Lazarev, D. 2023. Alien mammal species in floodplain habitats of the Siversky Donets basin (Ukraine). *Theriologia Ukrainica*, 25: 15–33. [In English, with Ukrainian summary]

Чужорідні види ссавців у прирічкових місцезнаходженнях басейну Сіверського Дінця

Денис Лазарєв

Резюме. Представлено аналіз інвазій та експансії ссавців у басейні Сіверського Дінця і прилеглих районах. Наведено дані щодо динаміки ареалів та чисельності коловодних ссавців двох груп. Перша включає інтродуцентів, раніше не відомих для фауни України загалом: ондатру (*Ondatra zibethicus*) нутрію (*Myocastor coypus*), візона річкового (*Neogale vison*); єнота уссурійського (*Nyctereutes procyonoides*). Друга група включає локальних інвайдерів, які в наш час розширюють свій ареал, заселяючи басейн Дінця — бобра європейського (*Castor fiber*) та видру річкову (*Lutra lutra*). За допомогою карт відтворено процес поширення тварин у регіоні зі зазначенням місць інтродукції, напрямків експансії та відомих реєстрацій. Для локальних інвайдерів зазначено території їхнього природного ареалу на час інтродукції (*Castor fiber*) чи експансії у степові райони (*Lutra lutra*). Динаміку чисельності всіх цих видів проаналізовано на основі даних державної статистичної звітності (2тп) за період з 1984 по 2021 рр. та узагальнення даних моніторингу, отриманих іншими науковцями у довоєнний час (до лютого 2022 р.). Результати аналізу статистики показують, що чисельність інтродукованих видів ссавців стрімко зростає з моменту їх включення до складу фауни, після чого відбувається зниження чисельності. Також, відмічено низку факторів які протягом певного часу здійснили додатковий вплив на динаміку чисельності окремих чужорідних видів ссавців. Дані щодо багаторічної динаміки чисельності локальних інвайдерів свідчать, що поряд із поширенням тварин в нові райони і ростом їхньої чисельності відбувається зниження кількості тварин в районах їх історичного поширення, зокрема у випадку з *Lutra lutra*. Щодо поширення і чисельності *Castor fiber* склалася неоднозначна ситуація: стан популяцій цього виду у низці степових районів є набагато кращим, ніж у лісових районах, де чисельність бобрів знижується. Наведено відомості про конкретні знахідки і стан популяцій досліджених видів на основі OSINT-аналізу, власних спостережень автора і даних анкетних опитувань. Обговорено наслідки вселення досліджуваних видів.

Ключові слова: чужорідні види, коловодні ссавці, динаміка ареалу, зміни чисельності, інвазії, експансії, східна частина України.

Introduction

Alien mammal species are one of the main factors that influence changes in species composition within the fauna and pose a threat to biodiversity [Genovesi *et al.* 2012; Tedeschi *et al.* 2021; Dziech *et al.* 2023]. River networks accumulate the largest number of alien animals and facilitate their spread within river basins, which is also typical for the vertebrate fauna of Ukraine [Zagorodniuk 2023]. This issue is also relevant to the Siversky Donets River basin, which has become an arena for the spread of animals, including alien invasive species, within the region [Lazariev 2023]. All alien species have dynamic ranges, and the boundaries of their distribution are constantly changing [Zagorodniuk 2012a]. The group of fur animals has also long been a subject of attention by many researchers [Sokur 1961; Berestennikov *et al.* 1969; Panov 2002; Sakhno 2015]. This attention was associated with the ‘improvement’ program of hunting grounds, particularly due to the extremely high demand for fur in the 1950s and 1980s [Panov 2002]. Semi-aquatic mammals in floodplain ecosystems of the Siversky Donets primarily are represented by adventive species.

Some information about alien mammals is presented in reviews of the mammal fauna of eastern regions of Ukraine [Zagorodniuk 2006a, 2012a], where these species are classified into different groups based on their alien status, and some of them include information on sightings and population size. However, only a small portion of the eastern Ukrainian fauna has been thoroughly described [Zagorodniuk & Korobchenko 2008; Taranenko *et al.* 2008]. Information regarding the occurrence, distribution, and dynamics of semi-aquatic mammals in eastern Ukraine is available in the works of various researchers [Sakhno & Simonov 1956; Berestennikov *et al.* 1969; Skorobogatov & Atemasova 2001; Panov 2002; Sakhno 2015]. Additional information can be found in descriptions of the fauna of mustelids [Kondratenko & Kolesnikov 2006; Lytvynenko & Yevtushenko 2015]. However,

the remaining information is extremely fragmentary. A history of research and of the appearance of alien mammal species in eastern Ukraine was presented by author earlier [Lazariev 2022].

The aim of this study is to analyse the historical changes in the geographic range, population dynamics, and current distribution of semi-aquatic mammals in the Siversky Donets River basin.

Materials and Methods

The work has been conducted based on data obtained from several sources: scientific publications, survey materials, analysis of open-source data (OSINT), and examination of museum collections. Internet resources (online publications, blogs, and citizen media) and open data from the State Statistics Service were used for the analysis of open-source data.

This study focuses on the portion of the Siversky Donets basin that is located in three oblasts in eastern Ukraine: Donetsk, Luhansk, and Kharkiv. Data are also presented for regions of Russia that are partially covered by the Siversky Donets basin, as well as Ukrainian regions that border with the study area.

The questionnaire was delivered to 30 respondents from the eastern regions of Ukraine and neighbouring areas. The majority of respondents were hunters and fishermen (19 individuals), while a smaller portion were local residents (11 individuals).

To analyse open sources, we utilised various internet resources, including photos and videos from social networks, as well as discussions on forums. For data verification purposes, we contacted the authors of relevant publications. To analyse population dynamics, we utilised information from the statistical compendium provided by the State Statistics Service of Ukraine, covering the period from 1984 to 2021. The collected data were generalised and analysed to clarify the population dynamics of animals in each of the three administrative oblasts: Kharkiv, Luhansk, and Donetsk.

A large portion of information was collected by analysing labels of specimens from collections of the Zoological Museum of Luhansk Taras Shevchenko National University, which were collected up until 2014.

The group of mammal species that are alien to any regional fauna can be divided into two sub-groups: close invaders and introduced species [Zagorodniuk 2006b]. The review of research results for each species includes three steps: 1) assessment of the species' status in the region, description of its history of dispersal, and the means of its introduction or expansion; 2) analysis of the species' population dynamics; 3) analysis of current data on the numbers and distribution of the species, including cartographic materials and their description.

For each species, information on animal findings is presented in the form of an inventory, including the place of discovery, date, number of individuals, and the source of information. The findings are categorised into two groups: 1) findings from the 20th century; 2) findings from the 21st century. Each group separately presents findings from Donetsk, Luhansk, and Kharkiv oblasts.

The following abbreviations are used in this article:

LNR—Luhansk Nature Reserve; LNU—Luhansk Taras Shevchenko National University; LP—landscape park; NNP—national nature park; NR—nature reserve; ZM LNU—Zoological Museum of Luhansk Taras Shevchenko National University.

Study region

The Siversky Donets is the largest river in eastern Ukraine and the largest tributary of the Don River. The total length of the river is 1053 km, with approximately 718 km located within Ukraine. The Donets basin covers an area of 98 900 km² [Bliznyak 1945]. The territory of eastern Ukraine, which largely corresponds to the geographical location of the Donets Basin (Fig. 1), has attracted the attention of numerous scientists, including mammalogists, who have studied the structure and historical changes in the region's fauna of semi-aquatic species [Sahno 1956; Zagorodniuk 2006a; Kondratenko & Kolesnikov 2006].

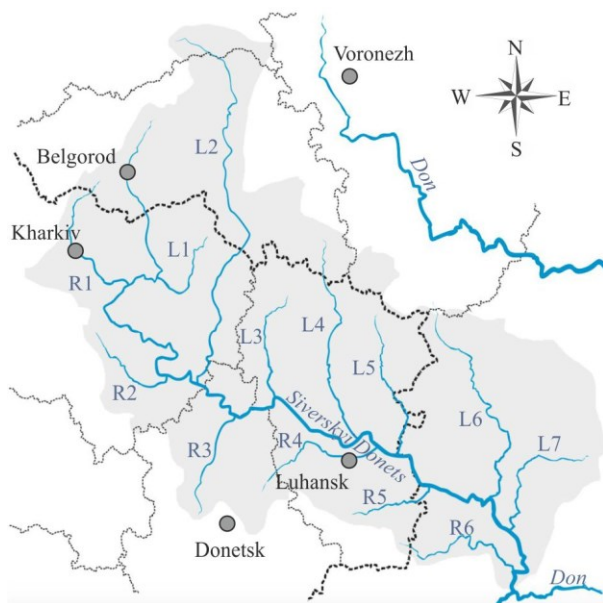


Fig. 1. The Siversky Donets basin as an arena of expansions and invasions of a number of mammal species described in the text. Designation of key tributaries: left tributaries: L1, Velikiy Burluk River; L2, Oskol River; L3, Krasna River, L4, Aidar River; L5, Derkul River; L6, Kalitva River; L7, Bystraya River; right tributaries: R1, Udy River; R2, Bereka River; R3, Kazenny Torets; R4, Luhan River; R5, Velyka Kamianka River; R6, Kundryucha River. The author's drawing is based on the scheme by A. Safonov (Wikipedia: <https://goo.su/o6sbUb>).

Рис. 1. Басейн Сіверського Дінця як арена експансій та інвазій низки видів ссавців, описаних у тексті. Позначення ключових приток: ліві притоки: L1, р. Великий Бурлук; L2, р. Оскіл; L3, р. Красна; L4, р. Айдар; L5, р. Деркул; L6, р. Калитва; L7, р. Бистра; праві притоки: R1, р. Уди; R2, р. Берека; R3, Казенний Торець; R4, р. Лугань; R5, р. Велика Кам'янка; R6, р. Кундрюча. Рисунок автора на основі схеми А. Сафронова (Wikipedia: <https://goo.su/o6sbUb>).

The middle reaches of the Siversky Donets have been the focal point for the introduction and acclimatisation of adventive mammal species, which has led to changes in the composition of the local fauna. A new factor influencing these changes is the ongoing military conflict, which directly affects a significant part of eastern Ukraine, including the study area, and has an impact on the mammal fauna. The river acts as a natural barrier for military units, resulting in significant disturbance to river habitats due to hostilities and unregulated use of natural resources, including animals.

Mammals inhabiting the river ecosystems in the region include the following alien species: muskrat (*Ondatra zibethicus*), coypu (*Myocastor coypus*), American mink (*Neogale vison*), and raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*). Local invaders include the European beaver (*Castor fiber*) and Eurasian otter (*Lutra lutra*). The composition of this group of animals is a result of numerous experiments conducted during the 20th century to enrich the game fauna, and the successful expansion of both introduced and native animals from neighbouring regions.

The Siversky Donets River begins in Belgorod Oblast of Russia and flows into the Don River in the Rostov Oblast of Russia. However, the majority of its basin and tributaries are situated in the Donetsk, Luhansk, and Kharkiv oblasts of Ukraine, which are in the focus of this study.

Introduced species

The term 'introduced' or 'introduced species' is used to describe alien organisms that, unlike native species, exist outside their natural habitats and are brought into a specific region by humans [Zagorodniuk 2006b; Antonets 2012; Ivanko *et al.* 2022]. Within the group of semi-aquatic mammals, there are four species in regional fauna that fit this definition: muskrat, coypu, American mink, and raccoon dog. These species are described in detail below. All of these animals have established themselves in the region with the intentional or unintentional assistance of humans.

Muskrat (Ondatra zibethicus Linnaeus 1766)

An alien species in the fauna of Ukraine, which appeared in the region as a result of synthetic dispersal [Panov 2002]. The first attempts to introduce muskrats were made in the early 20th century. In 1929, 36 animals were released into one of the ponds near Kharkiv, but the experiment was unsuccessful [Kolosov & Lavrov 1968]. In the territory of the region, the first successful introduction of animals took place in Kreminna Raion, on the Krasna and Siversky Donets rivers [Lavrov 1957]. Muskrats first introduced in Ukraine were captured in Kurgan Oblast, Russia. Between 1945 and 1947, a total of 161 individuals were released in Luhansk Oblast.

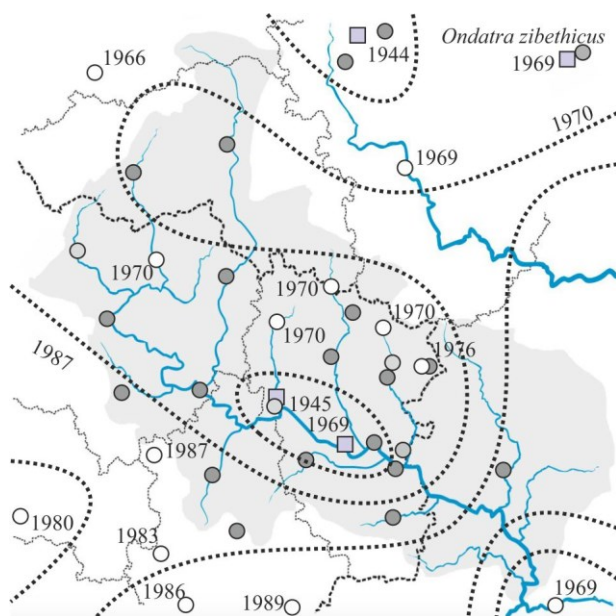


Fig. 2. Distribution of *Ondatra zibethicus* in the Siverskyi Donets basin and adjacent areas. Squares mark the main locations of 'successful' introductions. Unshaded dots show the oldest records of animals, light grey dots show finds from the 20th century, dark grey dots mark records from the 21st century.

Рис 2. Поширення *Ondatra zibethicus* в басейні Сіверського Дінця та прилеглих районах. Квадратними значками показані основні місця "вдалих" інтродукцій. Незамальовані точки показують найдавніші знахідки тварин, світло-сірі — знахідки тварин в XX ст., темно-сірі точки — знахідки XXI ст. Ізолініями об'єднано точки, що показують експансію ондатри.

The efforts to distribute this species became more extensive between 1947 and 1969. Since the beginning of the introduction, the largest number of muskrats (707 individuals) has been released in the steppe zone. The muskrat is characterised by a high rate of expansion (about 70 km per year). The animals spread rapidly across the Donets basin, and by the 1970s, they had even inhabited the most remote tributaries in the north of Luhansk Oblast [Volokh 2014]. The distribution of muskrats in the Siverskyi Donets basin is shown in Fig. 2.

It should be noted that until the 1980s, muskrats were not as popular in the Donetsk Oblast as they were in the Luhansk and Kharkiv oblasts. During the years when active work on the dispersal of this species was underway, animals of the given species were not released in the Donetsk Oblast. They were almost absent in the rivers of the Azov Sea region, and only in 1980 did they begin to migrate to the territory of the Donetsk Oblast along the tributaries of the Dnipro. Later, they began to appear in the rivers of the Azov Sea basin. For example, in the Kamiany Mohyly Reserve (Karatysh River), these animals were first recorded in 1989 [Volokh 2014].

Beginning in the mid-1990s, according to the State Statistics Service of Ukraine, the population of animals started to increase in all these three eastern regions of Ukraine. In 2005, the population reached its maximum in the Kharkiv Oblast. In 2008, it reached its maximum in the Luhansk Oblast. Such a rapid increase in the population (over 10 000 in Luhansk and over 8 000 in Kharkiv) may be due to the decrease in demand for fur at that time and the restriction of hunting limits, which allowed the population to increase. Over the past 10–15 years, there has been a decrease in the number of muskrats in the Luhansk and Kharkiv oblasts, as evident from the official population dynamics (Fig. 3). The negative population dynamics is also confirmed by reports from hunters. During 2018–2021, local residents of Kharkiv Oblast noted a decrease in the number of muskrats in the areas where the American mink appeared¹. The decline in populations is particularly noticeable in marshes, which is explained by the localisation of populations that cannot recover quickly and the gradual change in the hydrological conditions—drying up and draining of marshes. The situation with the number of muskrats in Luhansk Oblast is likely to have the same reasons, but it is worth noting that the rapid decline in the graph in 2014 is also explained by the fact that since that year, the number of animals has been recorded without taking into account the temporarily occupied territories (south of Luhansk Oblast, right bank).

¹ The issue of muskrat population decline and possible reasons for this phenomenon were discussed on the web-forum of the Ukrainian Society of Hunters and Fishermen (<https://www.uoor.com.ua/>) in 2018: <https://goo.su/O9lc> in 2021: <https://goo.su/DORlJnV>

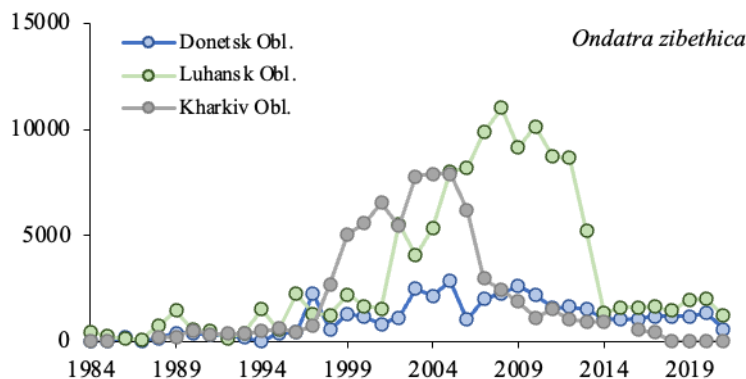


Fig. 3. Population dynamics of *Ondatra zibethica* according to the data of state statistical reporting.

Рис. 3. Динаміка чисельності *Ondatra zibethica* за даними статистичної звітності "2тп-мисливство".

Although their population has declined, muskrats are still distributed throughout the Siversky Donets basin, including its most remote tributaries (see the list below). The only exceptions are artificial reservoirs and marshes, where the animals periodically appear or disappear (for example, marshes in Iziium Raion of Kharkiv Oblast and artificial reservoirs in Sieverodonetsk).

20th century

Donetsk Oblast: ♦ Solona River, 1983 [Volokh 2002]; ♦ Velykyi Utiuk River, 1986 [Volokh 2002]; ♦ Malyi Utiuk River, 1986 [Volokh 2002]; ♦ Kamiani Mohyly NR, Karatysh River, 1989 [Volokh 2014]. *Luhansk Oblast:* ♦ Kreminna forests, 1945, introduction; ♦ Siversky Donets River (middle reaches), 1969, introduction [Volokh 2014]; ♦ Northern parts of the oblast, tributaries of the Donets, 1970, expansion [Volokh 2014]; ♦ Milove Raion, Komyshna, Milova, and Cherepakha rivers, 1976, numerous records (questionnaire survey data); ♦ Kreminna Raion, Serebrianka forestry, shore of Kleshnia Lake, 03.07.1994, n = 1, ZM LNU: leg. O. Kondratenko; ♦ Bilovodsk Raion, Horodyshe, lake near the Derkul River, spring of 1995, n = 1, ZM LNU; ♦ Stanytsia-Luhanska Raion, near Herasymivka, 07.04.1998, n = 1, ZM LNU: leg. O. Kondratenko. *Kharkiv Oblast:* ♦ around Kharkiv, 1929, unsuccessful introduction, n = 36 [Kolosov & Lavrov 1968].

21st century

Donetsk Oblast: ♦ Donetsk, Tekstilnyk neighbourhood, June 2016, n = 2 (based on video materials from youtube.com). ♦ Donetsk, Kalmius River, 15.05.2023, n = 1 (N. Dodoenkova, social network). *Luhansk Oblast:* ♦ Novopskov Raion, Kamianka River, near Kamianka village, July 2017, several settlements (author's data); ♦ Stanytsia-Luhanska Raion, Stanychno-Luhanskyi fish farm, 2013 n = 1, ZM LNU; ♦ Novopskov Raion, Kamianka River, near Kamianka village, 2018, several settlements (author's data); ♦ Milove Raion, Striltsivskyi Steppe NR, Cherepakha River, 18.03.2019, n = 1 (author's data); ♦ Siverodonetsk, Chyste Lake, 14.07.2020, n = 1 (author's data); ♦ Stanytsia-Luhanska Raion, Stanytsia-Luhanska, Rubizhne Lake, 04.10.2020, n = 1 (Chronicles of LNR: data by V. Moroz); ♦ Starobilsk, Aidar River, September 2021, n = 1 (author's data); ♦ Starobilsk Raion, near Starobilsk city, Aidar River, numerous settlements, 2022 (author's data). *Kharkiv Oblast:* ♦ Lozova Raion, Brytai River, 2013 ♦ Iziium city, Siversky Donets River, 30.06.2020, n = 1 (D. Abdieva, social network); ♦ Kharkiv city, Studenok River, 19.05.2019 n = 1 (I. Kozytskyi, social network); ♦ Zmiiv Raion, Siversky Donets River, 2021 (author's data); ♦ Dvorichanskyi NNP, Oskil River, 2003 [Naglov 2003]; ♦ Kazenny Torets river, Donetsk Oblast, Luhan and Velyka Kamianka rivers, Luhansk Oblast (questionnaire survey data).

Neighbouring territories (RF)

Voronezh Oblast: ♦ Voronezh, Voronezh River, 23.03.2023 (data from volunteers of the 'Heart of the Forest' group); ♦ Voronezh Nature Reserve, 14.12.2020, n = 1 (A. Mishin, social network); ♦ Borisoglebsk, 14.04.2022 (according to the publication in 'Vesti Voronezha' vestivrn.ru); ♦ Middle reaches of the Don River, 2001 [Prostakov 2001] ♦ Khopersky Nature Reserve, 1969, introduction [Prostakov 2001]. *Belgorod Oblast:* ♦ Belgorod, Sosnovka, Siversky Donets River, May 2022 (based on youtube.com); ♦ Oskil River, 2008 (social network).

Coypu (Myocastor coypus Molina 1782)

An alien species that does not form permanent natural populations in the region. Starting in the 1930s, the USSR carried out acclimatisation work on coypu, which covered the southern regions. The animals were introduced to areas close to the study area, particularly in Dnipropetrovsk Oblast in 1971 and in 1990 to the Orel River and Krasynske Reservoir [Volokh 2014]. Due to the fact that unplanned introductions (dispersal of animals by hunters, coypu farmers, escape of animals from culture) often occurred during the dispersal of game species, it is likely that the coypu has been released in the Siversky Donets basin on several occasions. This is supported by data on the occurrence of this species in 1982 in the protected area of the Striltsivsky Steppe NR [Skokov *et al.* 1992] and other, including relatively recent, cases of coypu occurrence in the natural environment (Fig. 4), also given in the inventory below.

20th century

Donetsk Oblast: ♦ Hruzkyi Yelanchyk River, 1980 [Martynov & Nikulina 2021]; ♦ Oleksandrivka, 1990 (O. Reznik, pers. comm.). *Luhansk Oblast:* ♦ Striltsivsky Steppe NR, 1982, n = 1, the animal was observed during summer and winter (Chronicle of LNR).

21st century

Donetsk Oblast: ♦ Khomutovsky Steppe NR, Hruzkyi Yelanchyk River, 2002 (questionnaire survey data) [Kondratenko 2002]; ♦ Chalk Flora NR, 2002 [Limansky & Kondratenko 2002] ♦ Donetsk, Bagrationa street, 17.04.2023, n = 1 (social networks). *Luhansk Oblast:* ♦ Siverodonetsk, Parkove Lake, 29.01.2021, n = 1, albino (social network); ♦ Striltsivsky Steppe NR, 2020, n = 1 (author's data). *Kharkiv Oblast:* ♦ Kharkiv, Studenok River, 28.08.2021, n = 1 (I. Kozitskyi, social network); ♦ Kharkiv, Studenok River, 02.11.2021, n = 1 (ibid.); ♦ Bohodukhiv Raion, Valky, runaways from farms (social network); ♦ Krasnohrad Raion, Kehychivka, runaways from farms (social network).

Neighbouring territories (RF): ♦ Belgorod, Siverskyi Donets River, 3.05.2023 (social network).

It is possible that these animals escape into the wild or are deliberately imported, because a large number of private coypu farms still exist in Donetsk and Kharkiv oblasts, as evidenced by data from private advertisements (olx.ua). To date, there has been no long-term monitoring of the population of these animals in the region. The State Statistics Service of Ukraine has information on the number of coypu at 35 individuals in 2002 in hunting grounds of Donetsk Oblast, according to statistical reports of hunting farms.

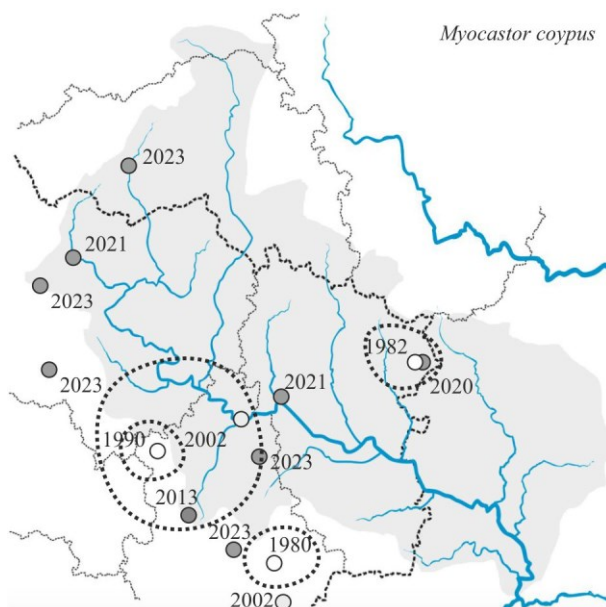


Fig. 4. Finds of the coypu (*Myocastor coypus*) in the Siversky Donets basin and adjacent areas. Unfilled dots show ancient finds (20th century), light grey dots show findings before 2010, dark grey dots mark records after 2010. Numbers indicate the years of registration of animal finds.

Рис. 4. Знахідки нутрії болотяної (*Myocastor coypus*) в басейні Сіверського Дінця та прилеглих районах. Незамальовані точки показують давні знахідки (XX ст.), світло-сірі точки показують знахідки до 2010 року, темно-сірі — знахідки після 2010 р. Цифрами позначено роки реєстрацій знахідок тварин.

This mammal species has a tendency to naturalise [Zagorodniuk 2012b]. Some of the monitored muskrat communities in southern Ukraine have existed in the wild for several months to several years [Dulitsky 2001]. The 1982 Chronicle of Nature of the Luhansk NR contains recorded sightings of coypu on the Cherepakha River, within the protected zone of the reserve. Traces of the animal were found in the river valley even after the formation of the ice cover. Taking into account climatic changes, in case of warm winters, there is a possibility of naturalisation of this species.

American mink (Neogale vison Schreber 1777)²

An alien species that became part of the local fauna as a result of escapes from farms in the 1950s in the north-east of Donetsk Oblast. During the 1960s and 1970s, the species formed natural populations [Panov 2002] in the region, which raised serious concerns in the field of environmental protection [Zagorodniuk 2006b].

Although the species quickly spread along the Siversky Donets, animals appeared later in the areas of remote tributaries. In the early 2000s, scientists recorded the native European mink (*Mustela lutreola* Linnaeus, 1758) more frequently in this area and on the Derkul River (Bilovodsk Raion) [Kondratenko & Kolesnikov 2006; Melezhyk 2015]. It was only in 2004 that specialists from the Striltsivsky Steppe NR confirmed the presence of *Neogale vison* here³ (Fig. 5). As of 2005, the American mink was moderately common but not abundant in Kharkiv Oblast, and it was noted that this invasive species was putting pressure on the native mink [Zorya 2005].

According to the State Statistics Service of Ukraine, until 2011, the two main species of mink—the native European mink and the introduced American mink—were accounted for as one species, collectively called ‘free mink’ [Zagorodniuk & Kharchuk 2020]. Given that, by that time, the invasive mink species had already displaced the European mink in many areas or notably reduced their numbers, the majority of recorded animals of ‘free mink’ category belonged to the American mink.

The American mink as a separate species has been recorded since 2011, but the dynamics of the ‘free mink’ population before 2011 and the current dynamics of American mink indicate a constant upward trend in their population.

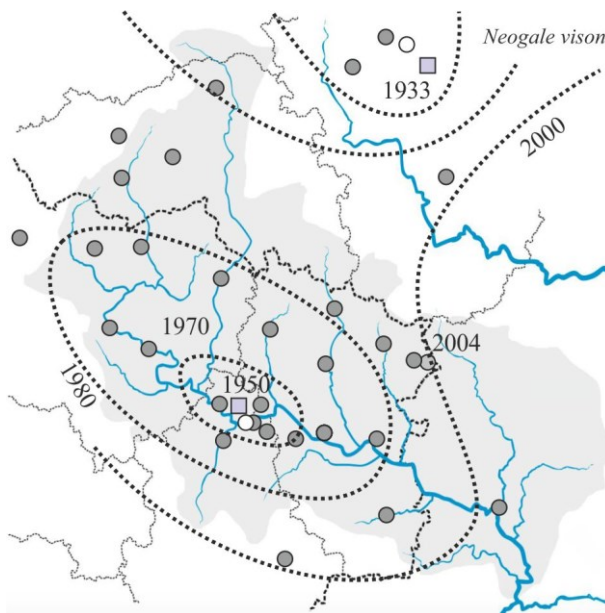


Fig. 5. Distribution of *Neogale vison* in the Siversky Donets basin and adjacent areas. Numbers indicate the years of occurrence of animals within certain bodies of water. Squares mark places of introduction, unshaded dots note places of the earliest animal records, and shaded dots mark findings in the 21st century.

Рис. 5. Поширення *Neogale vison* в басейні Сіверського Дінця та прилеглих районах. Цифрами позначено роки появи тварин в межах певних акваторій. Квадратні значки показують місця інтродукції, незамальовані точки — місця найдавніших реєстрацій тварин, замальовані точки — знахідки тварин протягом XXI ст. Ізолінії об'єднують точки експансії рівнозначні за роками.

² This mammal is known in older literature on regional mammal fauna as *Mustela vison* or *Neovison vison*. The current name is adopted in accordance with the latest revisions to the checklist of the mammal fauna of Ukraine [Zagorodniuk & Kharchuk 2020].

³ Chronicles of the Nature of the Luhansk Natural Reserve (LNR) for 2004. Scientific archives of LNR (ms).

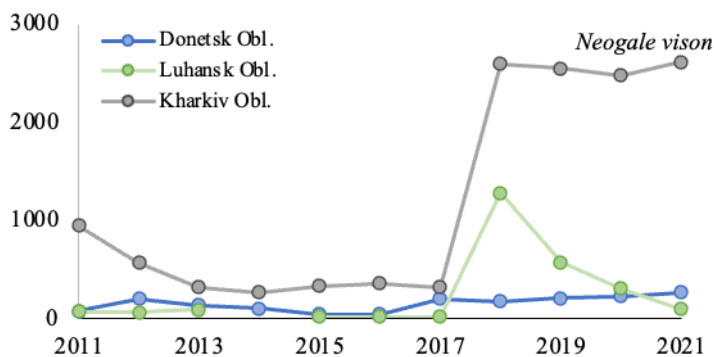


Fig. 6. Population dynamics of *Neogale vison* according to the data of state statistical reporting.

Рис. 6. Динаміка чисельності *Neogale vison* за даними статистичної звітності "ЗП-мисливство".

This growth pattern (Fig. 6) shows that after 2017, the number of the American mink in Luhansk and Kharkiv oblasts has been growing rapidly. This dynamics is confirmed by the distribution pattern of the species in recent years. According to the author's data and open sources (see inventory below), the species is quite abundant in the Siversky Donets valley and has recently become more widespread in remote tributaries, such as the Komyshna River basin.

20th century

♦ Most records reported in 1970–1980 [Zagorodniuk 2006a].

Donetsk Oblast: ♦ North-eastern raions of the oblast, escape from culture, 1950 [Panov 2002].

Neighbouring territories: ♦ Voronezh Oblast, introduction, n = 19, 1933 [Kolosov & Lavrov 1968].

21st century

Donetsk Oblast: ♦ Bakhmut Raion, Dronivka, a forest stream, 27.10.2013, n = 1 [Yarotsky 2023]; ♦ Lyman Raion, Shchurove, 2015, n = 1, (Y. Prokhorin, social network); ♦ Kramatorsk city, 31.02.2020, n = 1 (Y. Prokhorin, social network); ♦ Kramatorsk Raion, near the Brusino railway station, n = 1, 2020 (Y. Prokhorin, social network); ♦ Sviatohirsk, 2020, n = 1, (Y. Prokhorin, social network); ♦ Zuivskiy Landscape Park, 25.04.2023 (V. Telyaha, social network). *Luhansk Oblast*: ♦ Svatove Raion, near the town of Svatove, n = 1 (specimen in the collection of I. Zagorodniuk); ♦ Novopskov Raion, Osynove natural monument, 2–3.07.2004, American mink hunting muskrat (M. Kolesnikov, pers. comm.); ♦ Slovianoserbsk, November 2008, n = 1 (det. S. Lytvynenko); ♦ Slovianoserbsk, October 2009, n = 1, ZM LNU (det. I. Zagorodniuk); ♦ Slovianoserbsk Raion, Kriakivka, 2012, n = 1 [Lytvynenko & Yevtushenko 2015]; ♦ Starobilsk, until 2014, n = 1, ZM LNU; ♦ Streltsivskiy Steppe NR, 5.09.2019, n = 1 (author's data); ♦ Stanytsia-Luhanska, Rubizhne Lake, 23.03.2020, n = 1 (Chronicle of LNR, V. Moroz data); ♦ Milove Raion, Streltsivka, Komyshna River, 7.08.2020, n = 1 (author's data); ♦ Stanytsia-Luhanska, Hlyboke Lake, 06.05.2021, n = 1 (V. Holovko, social network); ♦ Bilovodsk Raion, Derkul River, 2019 (I. Zagorodniuk, pers. comm.); ♦ Sorokyne, Velyka Kamianka River, n = 1, autumn 2018 (author's data). *Kharkiv Oblast*: ♦ Slobozhanskyi NNP, 2019, registration with a camera trap (social network); ♦ Pechehnyh Reservoir, 2013, n = 1 (social network); ♦ Siversky Donets River, confluence with the Oskol River, spring 2013, n = 1 (reports in social networks); ♦ Balakliia Raion, Andriika, shore of oxbow lake, 04.04.2021, recorded with a camera trap [Yarotsky 2023]; ♦ Chuhuiv, Siversky Donets River, left bank, 26.02.2014, n = 1 [Yarotsky 2023]; ♦ Homilshanski Lisy NNP, 04.12.2014, n = 2 [Yarotsky 2023]; ♦ Balakliia Raion, Andriivka, 17.04.2016 [Yarotsky 2023]. ♦ Slobozhanskyi NNP, Merchyk River, n = 6–7 finds reported in 2012–2017 [Bondarenko et al. 2023]; ♦ Dvorichanskyi NNP, 2014 [Tokarsky 2014].

Neighbouring territories (RF). *Belgorod Oblast*: ♦ Belgorod, Korocha, Starooskolsky, and Yakovlevsky districts, 18.03.2022 (social network). *Voronezh Oblast*: ♦ Voronezh NR, 2019 (social network); ♦ Shilovo, 14.10.2021 (social network); ♦ Bobrovsky district, Bytyug River, 16.09.2020 (based on moe-on-line.ru). *Rostov Oblast*: ♦ Bila Kalytva, Siversky Donets River, n = 1, 21.04.2023 (author's data).

In the area of Pryderkulie, the European mink was last recorded in 2019 (I. Zagorodniuk, pers. comm.). For the observation period from 2019 to 2023, the author is not aware of any sightings of this animal. It is highly likely that the native mink species has remained only in peripheral areas of the Donets basin.

Common raccoon dog (Nyctereutes procyonoides Gray, 1834)

Work on the acclimatisation of this species in the region began in 1935. Over a period of five years, the animals were introduced in all three eastern regions of Ukraine: 24 animals in Donetsk Oblast, 53 in Luhansk Oblast, and 92 in Kharkiv Oblast [Kolosov & Lavrov 1968]. The process of introducing these animals, as well as the distribution range of other invasive species, are described in the work by I. Sokur 'Acclimatisation and Breeding of Fur Animals in Ukraine' [Sokur 1953]. As a result of mass introductions, this species has become completely naturalised in Ukraine over the past 2–3 decades. By the end of the 1960s, the raccoon dog was recorded in all protected areas of the region that existed at that time, although its abundance was low. According to the Chronicle of Nature of LNR, the frequency of sightings of this animal increased considerably during 1977–1982.

According to the State Statistics Service of Ukraine, there were no notable fluctuations in the numbers of raccoon dogs in the following decades. The results of surveys and the author's own observations suggest that the raccoon dog is a fairly common species in the region, but not very abundant. It should be noted that only within the territories of nature reserves, the number of encounters was limited to 2–3 visual observations of the species per year (author's data). As in other regions of Ukraine, the dynamics of the raccoon dog population have a wave-like nature with a large amplitude of fluctuations, occurring in 5–10-year cycles (Fig. 7).

20th century

Donetsk Oblast: ♦ Avdiivka and Selydove raions, 1945 p., n = 24, introduction [Korneev 1954]; ♦ As of 1946, animal skins came from all administrative districts of the region [Volokh 2014]. *Luhansk Oblast:* ♦ Kreminna Raion, 1935, n = 40, introduction [Volokh 2014]; ♦ Kreminna Raion, 1937, n = 13, introduction [Volokh 2014]. *Kharkiv Oblast:* ♦ formation of the north-eastern range of the species, 1935–1941 [Volokh 2014].

Neighbouring territories (RF)

Voronezh Oblast: ♦ Voronezh NR, 1936, n = 3, introduction [Barabash-Nikiforov 1957]; ♦ Introduction in Voronezh Oblast lasted until 1947 [Kolosov & Lavrov 1968].

21st century

Donetsk Oblast: ♦ Meotyda NNP, 09.02.2011, n = 1 (social network); ♦ Yampil forestry, swamp, July 2017, n = 1 (O. Zakharov, social network); ♦ Polovetskyi Steppe LP, 29.06.2020, n = 1 (social network); ♦ Meotyda NNP, 2019 (social network); ♦ outskirts of Selydove, n = 1 (questionnaire survey data).

Luhansk Oblast: ♦ n = 1, ZM LNU (det. I. Zagorodniuk); ♦ Sverdlovsk Raion, Provalskyi Steppe NR, 2001, skeletal fragments found, n = 1 (I. Zagorodniuk, pers. comm.); ♦ Stanytsia-Luhanska Raion, Novo-Illienko biological station of LNU, 2008, n = 1, an animal with signs of rabies was killed in a basement by local residents (I. Zagorodniuk, pers. comm.); ♦ Stanytsia-Luhanska Raion, Novo-Illienko biostation, 2010, several times animals were observed coming to the territory of the estate attracted by the feeding of domestic dogs (I. Zagorodniuk, pers. comm.); ♦ Stanytsia-Luhanska Raion, territory of Stanychno-Luhanskyi fish farm. 29.05.2012, n = 1 ZM LNU; ♦ Sloviansoserbsk Raion, 20.10.2012, n = 1, ZM LNU (leg. P. Foroshchuk); ♦ Stanytsia-Luhanska Raion, Plotina village, 24.10.2012, n = 1, ZM LNU (det. S. Lytvynenko); ♦ Lutuhyno Raion, vicinity of Luhansk airport, October 2012, ZM LNU (det. S. Filipenko); ♦ Lutuhyno Raion, vicinity of Luhansk airport, 20.03.2013, ZM LNU (leg. S. Lytvynenko); ♦ Stanytsia-

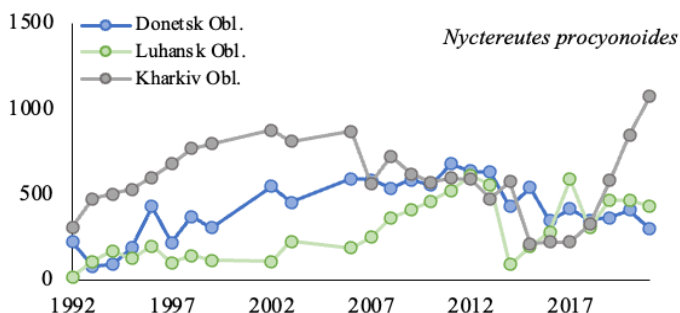


Fig. 7. Population dynamics of *Nyctereutes procyonoides* according to the data of state statistical reporting.

Рис. 7. Динаміка чисельності *Nyctereutes procyonoides* за даними статистичної звітності "2тп-мисливство".

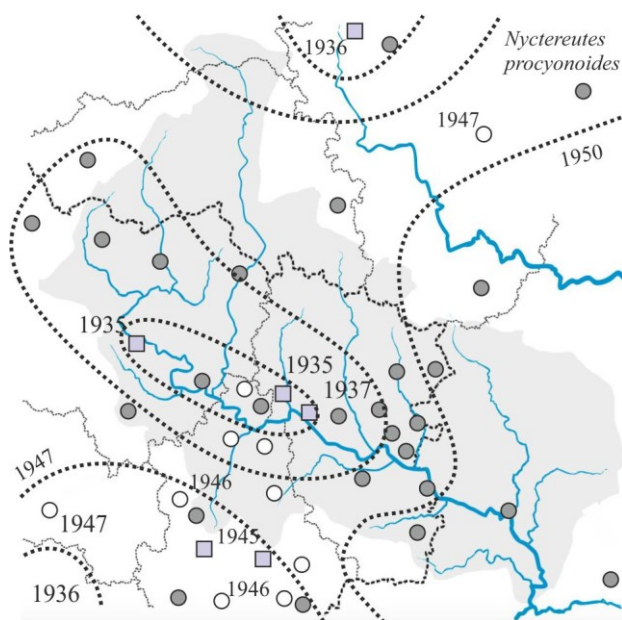


Fig. 8. Distribution of *Nyctereutes procyonoides* in the Siversky Donets basin and adjacent areas. Shaded dots indicate current finds of the species (21st century). Numbers and unshaded dots mark the years and places in which work on the introduction of this species was started. Isolines connect the points of the earliest finds, which are equivalent in years.

Рис. 8. Поширення *Nyctereutes procyonoides* в басейні Сіверського Дінця та прилеглих районах. Зафарбованими точками позначені сучасні знахідки тварин (XXI ст.). Цифри і незафарбовані точки показують роки і місця в яких було розпочато роботи з інтродукції цього виду. Ізолінії об'єднують рівнозначні за роками точки найдавніших знахідок.

Luhanska Raion, Plotyna village, March 2013, ZM LNU (leg. V. Vetrov); ♦ Stanytsia-Luhanska Raion, near Zolotarivka, 28.10.2014, ZM LNU (leg. V. Vetrov); ♦ Sorokinsky Raion, Kruzhylivka village, autumn 2018 (questionnaire survey data); ♦ Striltsivsky Steppe NR, outskirts of Krynychne village, n = 1, 1.08.2019 (author's data). *Kharkiv Oblast*: ♦ Slobozhanskyi NNP, Parkhomivske department, 11.05.2015 (recorded by O. Horovyi) [Brusentsova & Bondarenko 2019]; ♦ Izium Raion, 05.06.2017, registration with a camera trap (V. Lovchynovskyi, social network); ♦ Kharkiv, northern outskirts of the city (questionnaire survey data); ♦ Derkul River (Bilovodsk Raion) [Melezhyk 2015].

Neighbouring territories (RF). *Belgorod Oblast*: ♦ Alekseevsky district, n = 1, dead animal (rabies), 11.2020 (according to bel.ru); ♦ Forest on Vorskla NR, 2020 (according to the Chronicle of Nature of the Belogorie NR). *Voronezh Oblast*: ♦ Khopersky NR, 6.06.2020, n = 1, recorded by a camera trap (according to tv-gubernia.ru); ♦ Bogucharsky district, regular animal sightings (social network). *Rostov Oblast*: ♦ Tsymlyansky district, 2020 (social media data); ♦ Bila Kalytva, n = 1 (questionnaire survey data).

A large body of information regarding the occurrences of the raccoon dog in the region is present in the ZM LNU collections. Specimens have been found in the middle reaches of the Donets, in particular in Stanytsia-Luhanska Raion of Luhansk Oblast, Izium Raion of Kharkiv Oblast, and Yampil'skyi forestry of Donetsk Oblast. Additionally, specimens have been found in the vicinity of the nearby tributaries, such as in Lutuhyne and Sverdlovsk raions of Luhansk Oblast, suggesting a potentially higher concentration of this species in that area (see Fig. 8).

Based on the data on the introduction and population dynamics of this species in the three eastern regions of Ukraine, it is difficult to say the direction of expansion of the animals, as they were released almost simultaneously in all three regions. However, the largest number of animals released was recorded in Kharkiv Oblast, and statistics on the number of animals show that this region has the largest number of animals. Given that the path of expansion of animals, as for other species studied, is the Donets basin, it can be assumed that the expansion of the raccoon dogs in the region occurred in the direction from north-west to south-east, up to the southern raions of Luhansk and Donetsk oblasts, where the smallest number of animals was released during the fauna restoration work.

Local invaders

This group includes species that have substantially altered their distribution within the region but have not formally changed their affiliation with the regional fauna. They are as part of the aboriginal fauna of Ukraine; however in certain areas they are considered alien due to range expansion

[Zagorodniuk 2006a]. Among the semi-aquatic mammals inhabiting basin of the Siversky Donets, there are two such species: the Eurasian beaver (*Castor fiber*) and the Eurasian otter (*Lutra lutra*).

Eurasian beaver (Castor fiber Linnaeus 1758)

The species used to be widespread throughout Ukraine, with the exception of the Crimea and the mountainous regions of the Carpathians. However, due to unregulated hunting in the late 19th century, only small groups of beavers remained in the country. As of 1930, beavers were found in three regions of the forest zone: Kyiv, Zhytomyr, and Chernihiv oblasts. The total number of individuals did not exceed 100 [Miliutin 1932]. At this time, the first attempts were made to restore the beaver population in Ukraine. In 1929, five beavers caught on the Irsha and Viznia rivers, tributaries of the Teteriv, were introduced to the area of the modern Pechenizhske Reservoir in Kharkiv Oblast. However, the attempts of the introduction were unsuccessful [Panov 2002].

Re-acclimatisation was both planned and uncontrolled—the latter was carried out by individual hunting groups and hunters. According to forestry officials, there were cases of beaver re-introduction by hunters in the 1960s in Sumy and Luhansk oblasts, where the animals successfully established themselves [Skorobogatov & Atemasova 2001]. In Luhansk Oblast, re-acclimatisation work covered the middle reaches of the Siversky Donets River, including the territory of the Kreminna Forestry. Re-acclimatisation work became especially widespread in the early 1970s [Tokarsky *et al.* 2002; Zorya 2005]. In nine years, the number of beavers increased more than five times [Panov 2002]. Beavers have inhabited almost the entire Siversky Donets basin (including the Aidar, Zhrebets, and Krasna rivers). Beavers are also known to have settled in the north-east of Luhansk Oblast. In August 1981, one beaver family was released into the Cherepakha River [Skokov *et al.* 1992]. In Sumy Oblast, beaver settlements were concentrated in the rivers of the Vorskla basin.

The geographical location of Kharkiv Oblast and its connection by river networks with Luhansk and Sumy oblasts have led to the expansion of beavers into the area [Tokarsky *et al.*, 2012]. In 1982, beaver settlements were discovered on the tributaries of the Vorskla River (Merla, Ryabina, and Berizivka) and the Siversky Donets River. Since 1992, the species has been observed in a large part of the north-west of Kharkiv Oblast, specifically on the tributaries of the Merla, Merchyk, and Sukhyi Merchyk rivers. In 1998, beavers were also observed settling along the Udy River and the Siversky Donets, and in 1999, sightings of this species were recorded in the outskirts of Kharkiv [Skorobogatov & Atemasova, 2001].

As of the early 2000s, beavers have occupied the entire channel of the Siversky Donets, most of the floodplain lakes, and the largest tributaries. However, there are still areas where beavers continue to establish presence (see Fig. 9). For example, according to open sources, beavers have recently been found in small rivers in the Kramatorskyi Landscape Park area between 2020 and 2023, such as the Sukhyi Torets and Bilenka rivers. The presence of beavers in the latter river was unknown earlier (reported by O. Pohrebniak). The animals are also exploring the waters of the Donetsk Kryazh Landscape Park and were first recorded in small rivers near Belgorod, Russia (see the inventory).

20th century

Luhansk Oblast: ♦ Kreminna forests, 1970, introduction [Tokarsky *et al.* 2002; Zorya 2005]; ♦ Striltsivsky Steppe Nature Reserve, Cherepakha River, August 1981, introduction [Skokov 1992]. *Kharkiv Oblast:* ♦ In 1982, beavers began to be recorded on the Siverskyi Donets and its tributaries [Skorobogatov & Atemasova 2002]; ♦ Nyzhnia Dvurichna River, the 1980s, expansion [Tokarsky 2014]; ♦ Uda River, near the city of Kharkiv, 2000, expansion [Skorobogatov & Atemasova 2002].

Neighbouring territories (RF)

Voronezh Oblast: Data from [Barabash-Nikiforov *et al.* 1961]: ♦ Voronezh Nature Reserve, n = 4, 1886, introduction; ♦ Khopra River, 1937, n = 7, introduction; ♦ Bitiug River, Anninsky District, n = 58, 1946; ♦ Talovsky ('Chigolsky') District, n = 18, 1946; ♦ In 1961, researchers noted the beaver's dispersal along the Don River.

Rostov Oblast: ♦ Verkhnedonsky district, n = 10, introduction, 1973 [Stakheev *et al.* 2018].

21th century

Donetsk Oblast: ♦ Sviati Hory NNP, 13.08.2013 (according to fakty.com.ua); ♦ near the city of Siversk, Bakhmutivka River, 15.10.2016, n = 1 (V. Parkhomenko, social network); ♦ Donetsk Kriazh LP, Karinka River, 1.03.2019, first registration (social network); ♦ Kramatorsk LP, Bilenska River, 19.03.2020, first record (O. Pohrebniak, report on the Suspilne Donbas portal); ♦ Kramatorskyi LP, Sukhyi Torets River, 10.06.2023, species was recorded (O. Pohrebniak, report on the Free Radio portal). **Luhansk Oblast:** ♦ Shchastia, 2008, n = 1 (leg. S. Lytvynenko); ♦ Krasnodonsk Raion, Kruzhylivka, October 2018, n = 1, animal captured in the Siversky Donets River (author's data); ♦ Bilovodsk Raion, southern outskirts of Bilovodsk, 2016, numerous settlements (author's data); ♦ Novopskov Raion, Kamianka River, vicinity of Kamianka village, 2018 (author's data); ♦ Kadiyivka, Komyshevakh river, 2020, n = 1, (questionnaire survey data); ♦ Milove Raion, Krynychne, Cherepakha River, 2023 (author's data); ♦ Milove Raion, Velykotsk, Milova River, 2022, numerous settlements (author's data); ♦ Milove Raion, Striltsivka, Komysheha River, 2022, numerous settlements (author's data); ♦ Luhansk, Zhovtnevy Raion, Luhanka River, n = 1, the animal got lost in the private sector, was caught and released into the river, 18.03.2019 (report of the Realna Gazeta publishing house); ♦ Starobilsk, spring 2021, several settlements (author's data). **Kharkiv Oblast:** ♦ Udy River, near the city of Kharkiv, 2000, species expansion [Skorobogatov & Atemasova 2001]; ♦ near the town of Derhachi, Lopan River, 2018, n = 1 (author's data); ♦ Slobozhanskyi NNP, 29.11.2019, n = 1 (author's data).

Neighbouring territories (RF). **Belgorod Oblast:** ♦ Korochansky district, Velyka Kholan, Kholan River, 1.06.2022 (according to bel.ru, observer L. Koleva); ♦ Gubkin, Oskolets River, June 2023, expansion (social media data); ♦ near the city of Belgorod, Veselka River, expansion, March 2023 (according to belpressa.ru); ♦ Ivnyansky district, 10.03.2023, poaching (according to the website of the city of Belgorod: go31.ru); ♦ Stary Oskol district, Chufinka River, 2017 [Petina et al. 2017]; ♦ Chornaya Kalitva, Tikha Sosna, and Potudan rivers, numerous settlements. **Rostov Oblast:** ♦ Bila Kalitva, Kalitva River, May 2023, numerous settlements (questionnaire survey data).

Some parts of the largest tributaries of the Siversky Donets, particularly the Derkul River, are not fully utilised by beavers. The author is not aware of any beaver colonies on the river north of Bilovodsk. Between 2019 and 2022, the author monitored the beaver population on the Cherepakha River, within the Striltsivsky Steppe protected area. Several cases of beaver dispersal were documented. In 2023, local residents in the raion reported new beaver colonies on the Cherepakha River, within the protected area of the Striltsivsky Steppe (Krynychne village), and on the Milova River (Velykotsk village).

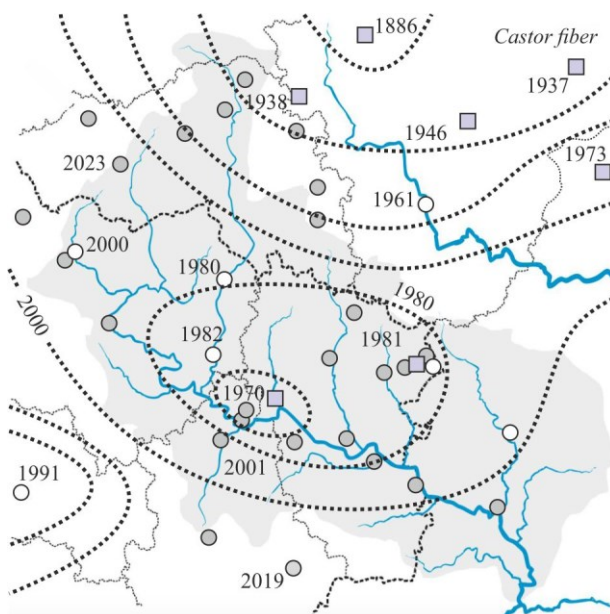


Fig. 9. Acclimatisation and distribution of *Castor fiber* in the Siversky Donets basin and adjacent areas. Numbers indicate the years of appearance of animals within certain watercourses. Squares show places of introduction, or natural distribution and breeding of beavers. Shaded dots indicate the main modern finds (21st century), and unshaded dots mark older finds (20th century). Isolines unite the points of the oldest finds equivalent in age.

Рис. 9. Аклімація та поширення *Castor fiber* в басейні Сіверського Дінця та прилеглих районах. Цифрами позначено роки появи тварин в межах певних акваторій. Квадратні значки показують місця інтродукції, або природного поширення і розведення бобрів. Замальованими точками позначено основні сучасні знахідки (XXI ст.), незамальованими — давні (XX ст.). Ізолінії об'єднують рівнозначні за роками точки найдавніших знахідок.

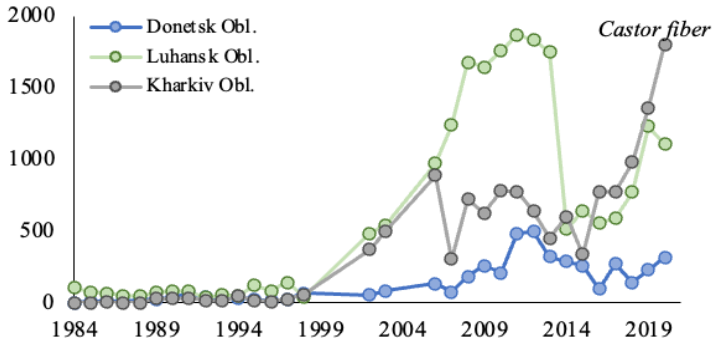


Fig. 10. Population dynamics of *Castor fiber* according to the data of state statistical reporting.

Рис. 10. Динаміка чисельності *Castor fiber* за даними статистичної звітності "ЗП-Мисливство".

The population dynamics confirms the process of beaver dispersal in the eastern regions of Ukraine (Fig. 10). A significant increase in the beaver population was observed in Luhansk and Kharkiv oblasts in the early 2000s, by which time the species had already established itself in the main tributaries of the Donets in the region. It should be noted that the sharp decline in numbers after 2014 can be attributed to the fact that population estimates were made without considering the territories that were not under Ukrainian government control between 2014 and 2022. Given the aforementioned information, beavers have settled in the Siversky Donets basin and are forming stable populations. Negative population trends are observed in drying lakes and swamps, particularly in Kharkiv Oblast and in areas outside the Donets basin, such as the Slobzhansky NNP.

Eurasian otter (Lutra lutra Linnaeus 1758)

An indigenous species of the Ukrainian fauna, the otter became rare in the 19th century due to excessive hunting. In the mid-20th century, the primary distribution of otters in eastern Ukraine was concentrated in the south-east of Kharkiv Oblast [Korneev 1959]. By 1968, V. Abelentsev discovered the southernmost limits of the species' range in Ukraine, specifically in the floodplain of the Siversky Donets, spanning Kharkiv, Donetsk, and Luhansk oblasts. It later extended to adjacent steppe areas [Abelentsev 1968; Volokh 2003]. The otter's range experienced substantial expansion between 1990 and 2002 (Fig. 11), which can be attributed to independent colonisation of numerous water bodies in steppe regions. Presently, the species has largely extended its range and occupies most southern rivers [Zagorodniuk & Dykyi 2002].

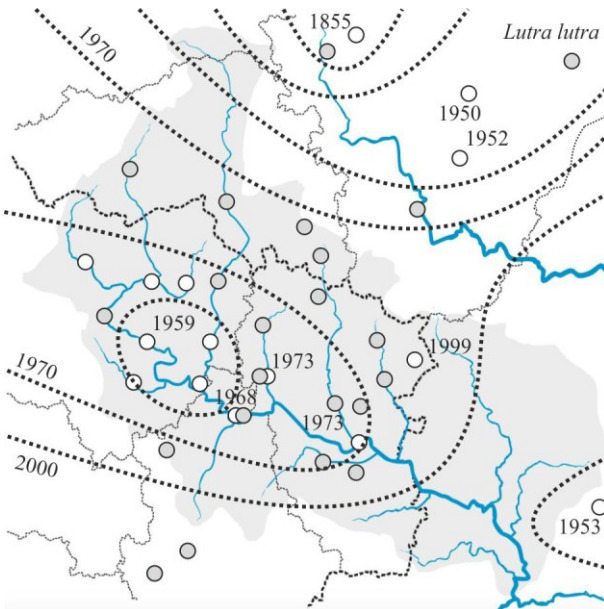


Fig. 11. Distribution of the otter (*Lutra lutra*) in the basin of the Siversky Donets and adjacent areas. Numbers indicate the years of registration or occurrence of animals within certain bodies of water. Shaded dots represent finds of the 21st century, unshaded dots mark old finds. Isolines unite the points of the oldest finds equivalent in age.

Рис. 11. Поширення видри (*Lutra lutra*) в басейні Сіверського Дінця та прилеглих районах. Цифрами позначено роки реєстрації, або появи тварин в межах певних акваторій. Замальовані точки показують знахідки ХХІ ст., незамальовані — давні знахідки. Ізолінії об'єднують рівнозначні за роками точки найдавніших знахідок.

Currently, otters are predominantly found in habitats near the Siversky Donets, as evidenced by reported sightings of the species. However, there are literature reports suggesting that otters have penetrated deeper into steppe areas in the early 2000s [Abelentsev 1968; Kondratenko & Kolesnikov 2006]. Based on the provided data, it can be inferred that the species is primarily concentrated in the Siversky Donets and the waters close to the main watercourse of the region. The author has no knowledge of recent otter sightings in the northern parts of Luhansk Oblast, and such information was not obtained from the questionnaire surveys.

20th century

♦ Middle reaches of the Donets River, border of Kharkiv, Donetsk, and Luhansk oblasts [Abelentsev 1968]. *Luhansk Oblast*: ♦ Serebriansky forestry, 1973; ♦ Stanytsia-Luhanska Raion, Bolotiane village, 1973 [Panchenko 1973] ♦ Milove Raion, Milova River, 1999, n = 2 [Borovyk 1999]. *Kharkiv Oblast*: ♦ The otter's range in the Kharkiv region was concentrated within the Donets basin and its nearest tributaries. Points marked '1959' in Kharkiv Oblast are given after O. P. Korneev [Korneev 1959].

Neighbouring territories (RF)

Voronezh Oblast: ♦ Usman River, 1855; ♦ Chigla River, 1950; ♦ Osered River, 1952 [Barabash-Nikiforov 1957]. *Rostov Oblast*: ♦ Skosyrskaya village, Tatsinsky District, 1953 [Rall 1953].

21st century

Donetsk Oblast: ♦ Sviati Hory NNP, 2021, n = 1 (local residents' data); ♦ Oleksandrivka, the upper reaches of the Samara River and fish farm, observations of hunters (according to O. Reznik) [Zagorodniuk & Korobchenko 2008]; ♦ the upper reaches of the Solona River [Volokh 2003]; ♦ the upper reaches of the Mokri Yaly River [Volokh 2003]. *Luhansk Oblast*: ♦ Svatove, Krasna River (according to S. Zaika) [Zagorodniuk & Korobchenko 2008]; ♦ Kreminna Raion, floodplain lakes Chernikove and Chernecha (according to O. Kondratenko) [Volokh 2003]; ♦ Bilokurakyn Raion, Lozna River, 2008 (according to Y. Artiuschenko) [Zagorodniuk & Korobchenko 2008]; ♦ Sloviansoserbsk Raion, Bilyaevskoye Lake (according to O. Kondratenko) [Volokh 2003]; ♦ Markivka (O. Reznik, according to O. Dyvytskyi) [Zagorodniuk & Korobchenko 2008] ♦ Bilovodsk, 2007, (O. Reznik, according to hunters); ♦ Lutuhyn Raion, Heorhiivka, Olkhova River (tributary of Luhan River), 2002, n = 1 [Kolesnikov & Kondratenko 2006]; ♦ near the town of Kreminna, Krasna River, 2015, n = 1 (S. Lytvynenko, pers. comm.); ♦ Stanytsia-Luhanska Raion, Derkul River, near the village of Herasymivka, 'about 10 years ago', n = 1 (S. Lytvynenko, pers. comm.); ♦ Shchastia Raion, near the village of Velyka Chernihivka, Kovsuh River, about 2013, n = 1 (S. Lytvynenko, pers. comm.); ♦ Stanytsia-Luhanska Raion, Verkhniy Minchenok village, Tepla River, 28.12.2011, n = 1, ZM LNU (leg. G. Dedov); ♦ ibid., 20.12.2012, n = 1, ZM LNU (leg. G. Dedov); ♦ ibid., 23.01.2013, n = 1, ZM LNU (det. S. Filipenko); ♦ Stanytsia-Luhanska Raion, Sary Aidar, Aidar River, first reservoir, January 2013, n = 1, ZM LNU (det. S. Filipenko). *Kharkiv Oblast*: ♦ Siversky Donets River, December 2013, n = 1 (social network, confirmed by photo). ♦ Dvorichanskyi NNP [Tokarsky 2014]; ♦ Slobozhanskyi NNP; ♦ Homilsha Wood NNP (www.nationalparks.in.ua).

Neighbouring territories (RF). *Belgorod Oblast*: ♦ Belgorodsky, Korochansky, Valuysky, and Starooskolsky Districts, 2022 (according to <https://oskol.city>). *Voronezh Oblast*: ♦ Voronezh and Khopersky Nature Reserve, Don River, 2022–2023 (social network); ♦ Don River, 2023 (social network).

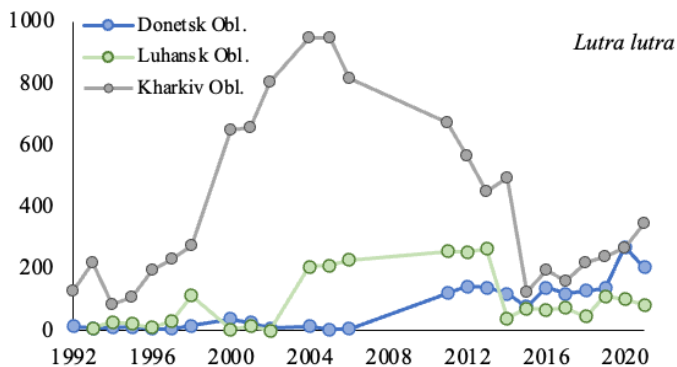


Fig. 12. Population dynamics of *Lutra lutra* according to the data of state statistical reporting.

Рис. 12. Динаміка чисельності *Lutra lutra* за даними статистичної звітності "2ТП-мисливство".

The dynamics of otter numbers in Ukraine, in general, show a constant increase. However, the data on otter numbers in eastern Ukraine (Fig. 12) reveals considerable fluctuations in all three regions. Kharkiv Oblast has the highest otter population, as the species prefers forest and forest-steppe areas. We hypothesise that fluctuations in numbers may be attributed to the hydrological regime and the availability of food resources. The impact of the hydrological regime is particularly evident in Kharkiv Oblast, primarily due to the construction of pond systems and reclamation canals.

Discussion

Fauna composition

The introduction of alien invasive species into new habitats often leads to changes in the local biota and landscapes. The idea of enriching the game fauna, which was popular in the mid-20th century [Kolosov & Lavrov 1968; Kiris 1973], eventually caused changes in the local biota [Kolosov & Lavrov 1968; Kiris 1973] and led to losses in regional biodiversity. Such changes are also evident in the species composition of semi-aquatic mammals of the region. Such species as the Russian desman (*Desmana moschata* L., 1758) have completely disappeared in the Donets basin [Zagorodniuk *et al.*, 2002]. The European mink (*Mustela lutreola*) is observed only in some areas, as described in this publication. Other rare species of floodplain mammals in the region are the Eurasian water shrew (*Neomys fodiens* Pennant, 1771) [Kondratenko & Zagorodniuk, 2002] and the Tundra vole (*Alexandromys oeconomicus* Pallas, 1776) [*ibid.*].

Among the semi-aquatic mammals of the region, 66% of the total species composition consists of alien species. However, it should be noted that native species are more often characterised as rare, or their population dynamics shows a decrease, as in the case of mammals of floodplain assemblages consisting of voles (Rodentia: Arvicolidae) [Zagorodniuk 2008]. The species composition of semi-aquatic mammals of the region and information on their local status are presented in Table 1.

Impacts

The displacement of native mammals by alien species was confirmed by observations in the mid-20th century when the first results of introducing new species became visible. Specifically, cases of Russian desman displacement by muskrat have been documented in different regions [Borodin 1963]. However, it cannot be argued that the muskrat caused the extinction of the Russian desman in the Donets River Basin. The decline in the number of this species in the river basin has been confirmed for the early 20th century [Zagorodniuk *et al.* 2002].

Nonetheless, the introduction of this invasive species could have been an additional contributing factor, along with human settlement, natural resource use, the introduction of alien species (raccoon dog and American mink), and the lack of protection [Kolosov & Lavrov 1968].

Predatory representatives of the studied animal group pose a serious threat to small amphibious mammals of the local fauna. The introduction of the American mink has raised considerable concerns in the field of nature conservation [Zagorodniuk 2006b].

Table 1. Population status of semi-aquatic mammal species in the Siversky Donets basin

Таблиця 1. Стан популяцій коловодних видів ссавців в басейні Сіверського Дінця

Species	Status in region	Species	Status in region
A. Alien species		B2. <i>Lutra lutra</i>	Least endangered
A1. <i>Ondatra zibethicus</i>	Least endangered	C. Native species	
A2. <i>Neogale vison</i>	Range expansion	C1. <i>Arvicola amphibius</i>	Stable
A3. <i>Nyctereutes procyonoides</i>	Range expansion	C2. <i>Alexandromys oeconomicus</i>	Sporadic
A4. <i>Myocastor coypus</i>	Does not form stable populations	C3. <i>Mustela lutreola</i>	Rare
B. Regional expansion		C4. <i>Desmana moschata</i>	Rare
B1. <i>Castor fiber</i>	Range expansion	C5. <i>Neomys fodiens</i>	Sporadic

Both the American mink and the raccoon dog may have, to some extent, contributed to the decline of small mammals. This is because both species are carnivorous and non-selective in their choice of food resources, primarily preying on less competitive small mammals.

Expected alien mammal species

Prey for golden jackals (*Canis aureus* Linnaeus, 1758) often include myomorph rodents and water voles. This species is a typical inhabitant of floodplains, as confirmed by frequent findings of aquatic and semi-aquatic animals in the stomach of jackals [Rozhenko 2006]. Since 2003, this species has been recorded in the Donets basin [Zagorodniuk 2014]. The presence of the species is also confirmed by relatively recent findings in Luhansk Oblast. From the analysis of open sources, we learned about the capture of a jackal near the village of Diakove, Antratsyt Raion, on 10 September 2019 (V. Prsalov, social network), as well as other numerous discoveries [Zagorodniuk 2014].

The raccoon (*Procyon lotor* Linnaeus, 1758) may become another introduced representative of the regional carnivoran assemblage. There are known breeding sites of raccoons near the town of Sorokine and cases of pet raccoons escaping from households, particularly in the village of Samsonivka, Sorokinsky Raion (7 individuals, summer 2017) and in the village of Kosiora (5 individuals, autumn 2017). The fate of these raccoons is unknown [Nikolaichuk & Zagorodniuk 2019].

'Post-introduction syndrome'

The number of animals occupying new biotopes increases substantially. Almost all species of alien animals in the Donets basin have demonstrate such dynamics. After a period of growth in the numbers, usually there is a certain decline and stabilisation of the population size, which is also evident from the abundance dynamics of species considered in this article.

A striking example demonstrating a similar tendency is the muskrat. According to the results of a survey conducted by hunters, its numbers have decreased over the last 10–15 years. This process is particularly noticeable in places where the American mink has become widespread. The latter completely eradicates young muskrats and other less competitive species of mammals in some areas. Based on the dynamics and factors affecting the population of muskrats, it is anticipated that the numbers of this species may reach a more stable level in the near future, comparable to local animals such as the European water vole (*Arvicola amphibius* Linnaeus, 1758) and others.

Over the past few years, beaver expansion has been observed in small rivers where it was not previously detected or which had long existed without its presence. Cases of expansion have been recorded in all administrative regions of Ukraine and Russia, but the results of the study suggest that the process of expansion of this species is not completed and may continue in the future.

Acknowledgements

This study was carried out within the framework of the author's doctoral research, as well as part of the research topic of the Department of Museology at the National Museum of Natural History, NAS of Ukraine titled 'Scientific collections and exhibitions of natural history museums as a source for studying the formation, history of development, and changes in biotic diversity during the war in Ukraine; museum and pedagogical activities of scientific museums and their importance in wartime.' The author's research was supported by a scholarship from the National Academy of Sciences of Ukraine. The author expresses sincere gratitude to O. Martyniuk and O. Tyshchenko from the State Statistics Service of Ukraine (Kyiv) for providing the statistical information. I am grateful to S. Lytvynenko, M. Kolesnikov and O. Reznik (Luhansk Taras Shevchenko National University) for new records of mammals, and S. Filipenko for providing a database of mammal collections of the LNU Zoological Museum. I am grateful to the participants of the questionnaire survey and to the citizens for reporting animal findings (in person and via the Internet). I sincerely thank the reviewers for their valuable comments and advice that have improved the manuscript, Z. Barkaszi for editing the text, and I. Zagorodniuk for comprehensive support in the process of preparation of this article.

References

- Abelentsev, V. I. 1968. *Mustelidae. Fauna of Ukraine. Mammals*. Naukova Dumka, Kyiv, 1 (3): 1–280. [In Russian]
- Antonets, N. V. 2012. Dynamics of the species composition of faunal complexes small mammals of the Dnipro-Oril Reserve. *Novitates Theriologicae*, 8: 13. [In Ukrainian] <https://shorturl.at/tHM39>
- Barabash-Nikiforov, I. I. 1957. *Mammals of the South-Eastern Part of the Chernozem Centre*. Voronezh book publishing

- house. Voronezh, 1–337. [In Russian]
- Barabash-Nikiforov, I. I., V. V. Dezhkin, Y. V. Dyakov. 1961. Beavers of the Don basin. Ecology and questions of economy (Monographic sketch). *Proceedings of the Khopersky State Reserve*, 5: 1–115. [In Russian]
- Berestennikov, D. S., A. I. Gizenko, V. M. Samosh. 1969. *Muskrat*. Naukova Dumka, Kyiv, 1–90. [In Russian]
- Bliznyak, E. V., K. M. Ovchinnikov, V. D. Bykov. 1945. *Hydrography of the Rivers of the USSR*. Gidrometeoizdat, Leningrad, 1–615. [In Russian]
- Bondarenko, Z. S., N. O. Brusentsova, Y. E. Skrilnik. 2023. Alien species of animals of the 'Slobzhansky' national nature park and its environs. *Records of alien plant and animal species in Ukraine*. DrukArt, Kyiv, Chernivtsi, 78–80. [In Ukrainian] <https://goo.su/PecGXh2>
- Borodin, A. P. 1963. *Russian Desman*. Mordovian Book Publishing House, Saransk, 1–302. [In Russian]
- Borovyk, E. N. 1999. The number of rare and protected species of mammals in the Streltsovskaya steppe reserve. *Vestnik zoologii*, 33 (4–5): 80 [In Russian]
- Brusentsova, N. O., Z. S. Bondarenko. 2019. Finds of mammals in National Natural Park "Slobzhansky" and its surroundings. *Mammals on the map of Ukraine. Proc. of Conf.* Kyiv, 25–37. [In Ukrainian]
- Dulitsky, A. I. 2001. *Mammals of the Crimea*. Simferopol, Krymchupedgiz, 1–224. [In Russian]
- Dziech, A., H. Wierzbicki, M. Moska, M. Zatoń-Dobrowolska. 2023. Invasive and alien mammal species in Poland—a review. *Diversity*, 15: 1–19. [CrossRef](#)
- Genovesi, P., L. Carnevali, A. Alonzi, R. Scalera. 2012. Alien mammals in Europe: updated numbers and trends, and assessment of the effects on biodiversity. *Integrative Zoology*, 7: 247–253. [CrossRef](#)
- Ivanko, I. A., A. F. Kulik, V. V. Nikolaieva. 2022. Assessment of the allelopathic potential of some naturalized tree and shrubby introducers under conditions of the northern steppe Dnipro region. *Issues of Steppe Forestry and Forest Land Reclamation*, 51: 29–41. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Kiris, I. D. 1973. *Acclimatization of hunting animals and birds in the USSR. Part 1*. Volgo-Vyatka book publishing house, Kirov branch, 1–537. [In Russian]
- Kolosov, A. M., N. P. Lavrov. 1968. *Enrichment of the commercial fauna of the USSR*. Publishing 'Forest industry'. Moscow, 1–256. [In Russian]
- Kondratenko, O. V., I. V. Zagorodniuk. 2002. Findings of Neomys fodiens in the "Provalskaya steppe" (Eastern Ukraine). *Vestnik zoologii*, 36 (4) 78. [In Russian]
- Kondratenko, O., M. Kolesnikov. 2006. Current state of populations of rare species of carnivore mammals of family Mustelidae in the south-eastern part of Ukraine. *Proceedings of the Theriological School*, 7: 55–62. [In Russian] <https://shorturl.at/fgzA4>
- Korneev, A. P. 1954. The raccoon dog in Ukraine. *Proceedings of the Zoological Museum of the Kyiv State University*, 4: 13–72. [In Russian]
- Korneev, O. P. 1959. River Otter in Ukraine, its ecology and ways of sustainable use. *Proceedings of the Zoological Museum, Kyiv T. G. Shevchenko State University*, 18 (6): 9–58. [In Ukrainian]
- Lavrov, N. P. 1957. *Acclimatization of the Muskrat in the USSR*. Tsentrsoyuz, Moscow, 1–531. [In Russian]
- Lazariev, D. 2022. Alien mammals in ecosystems of eastern Ukraine: a history of research and appearance of species. *Theriologia Ukrainica*, 24: 216–228. [In Ukrainian] [Cross-Ref](#)
- Lazariev, D. 2023. 2023. Aquatic complexes of eastern Ukraine as an arena for expansion of alien mammal species. *Environment for the Future through Science Education: Proceedings of Internat. Conf.* Uzhhorod, 109–110. [In Ukrainian]
- Limansky, S., O. Kondratenko. 2002. Modern state of the mammal fauna of the natural reserve 'Kreydiana flora'. *Bulletin of Luhansk Taras Shevchenko National Pedagogical University*, 1 (48): 25–28. [In Russian]
- Lytvynenko, S. P., G. O. Yevtushenko. 2015. To the fauna of the family Mustelidae of the Luhansk region. *Novitates Theriologicae*, 9: 32–36. [In Ukrainian]
- Martynov, V. V., T. V. Nikulina. 2021. Biological invasions of animals into the ecosystems of the Northern Cis-Azov Region (case study of the 'Khomutovsky Steppe' nature reserve). *Industrial Botany*, 21 (3): 140–161. [In Russian]
- Melezhyk, O. 2015. Rare species of medium-sized mammals of the Derkul river region (Luhansk Oblast) and the state of their populations. *Novitates Theriologicae*, 9: 154–159. [In Ukrainian] <https://shorturl.at/DIQW2>
- Miliutin, H. M. 1932. To the issue of repopulation of the Eurasian beaver on Donets. *Ukrainian Hunter and Fisherman*, No. 8–9: 7–9. [In Ukrainian]
- Nikolaichuk, O., Zagorodniuk, I. 2019. The northern raccoon (Procyon lotor) in urban environment of Kyiv and perspectives of formation of its wild populations in Ukraine. *Theriologia Ukrainica*, 18: 108–112. [CrossRef](#)
- Panov, G. M. 2002. Dynamics of ranges and of abundances of semi-water fur-bearing mammals in Ukraine during second of the 20th century. *Bulletin of Lviv University. Biological series*, 30: 119–132. [In Ukrainian]
- Petina, V. I., L. I. Belousova, N. I. Gaivoronskaya, T. N. Furmanova, O. S. Tolstopiatova. 2017. Biogenic morphogenesis on the territory of Belgorod Oblast. *Sciences of Europe*, 15: 28–34. [In Russian]
- Rall, Y. M. 1953. Mammals and lower terrestrial vertebrates of the Rostov region. *Scientific Notes of the Biology and Soil Faculty of the Rostov-on-Don State University*, 19 (3): 115–126. [In Russian]
- Rozhenko, N. 2006. Feeding of some carnivorous mammals in anthropogenic landscape of the Black Sea region. *Proceedings of Theriological School*, 8: 191–200. [In Ukrainian] <https://shorturl.at/zBSUX>
- Sakhno, I. 2015. Changes in the composition of the mammal fauna of Luhansk Oblast (as of 1969). *Novitates Theriologicae*, 9: 49–57. [In Ukrainian]
- Sakhno, I. I., M. A. Simonov. 1956. Results of acclimatization of industrial animals in the Voroshilovgrad region. *Series of Physics and Mathematical and Natural Sciences*, 6: 16–30. [In Ukrainian]
- Shchekalo, M. V. 2021. Current state of the European beaver (Castor fiber L.) Population in the Chufichka river basin. In: *Actual Problems of Biological and Chemical Ecology. Materials of VII International Scientific and Practical Conference*. Moscow, 214–219. [In Russian]
- Skokov, A. P., V. L. Kochegura, V. A. Timoshenkov. 1992. *Vertebrate Animals of Lugansk Natural Reserve (Annotated lists of species)*. Moscow, 1–56. (Series: Flora and fauna of the USSR reserves; Issue 48). [In Russian]
- Skorobogatov, E. V., T. A. Ateamasova. 2001. The area dynamics of European Beaver (Castor fiber Linnaeus) population in Ukraine. New finds in the North-Eastern part of Ukraine. *Biologicheskii vestnik. Kharkiv*, 5 (1–2): 119–123. [In Russian]
- Sokur, I. T. 1953. *Acclimatization and Breeding of Fur Animals in Ukraine*. Radyanska Shkola, Kyiv, 1–72. [In Ukrainian]
- Sokur, I. T. 1961. *Historical changes and use of the mammalian fauna of Ukraine*. Edition of the Academy of Sciences of the Ukrainian SSR, Kyiv, 1–84. [In Ukrainian] <http://terioshkola.org.ua/library/classic/sokur-1961.pdf>
- Stakheev, V. V., V. Yu. Shmatko, N. V. Panasyuk, A. V. Kleishchenkov. 2018. Current status of population and ecological peculiarities of the Eurasian beaver Castor fiber L. in Rostov region. *South of Russia: Ecology, Development*, 13 (2): 196–

202. [In Russian] [CrossRef](#)
- Taranenko, L., B. Melnichenko, D. Pilipenko, V. Diyakov. 2008. Rare species of terrestrial mammals in the Donetsk province: current state and perspectives of protection. *Proceedings of the Theriological School*, **9**: 187–198. [In Russian]
- Tedeschi, L., D. Biancolini, C. Capinha, C. Rondinini, F. Essl. 2021. Introduction, spread, and impacts of invasive alien mammal species in Europe. *Mammal Review*, **52** (2): 1–15. [CrossRef](#)
- Timoshenkov, V., O. Kondratenko. 2006. Study of mammal fauna in natural reserve 'Khomutovsky steppe'. *Proceedings of Theriological School*. **7**: 33–37. [In Russian]
- Tokarsky, V. A., A. V. Kartashov, Yu. M. Zubatov, P. S. Kozyra. 2002. Eurasian beaver (*Castor fiber* L.) settlements in northeastern Ukraine. *Bulletin of the Luhansk Pedagogical University, Series biology*, No. 1 (45): 104–109. [In Russian]
- Tokarsky, V. A., A. M. Volokh, N. V. Tokarskaya, Ye. V. Skorobogatov. 2012. Renewal of beaver (*Castor fiber* L.) population in left-banked Ukraine. *Journal of V. Karazin Kharkiv National University. Series biology*, **16**: 114–124. [In Russian]
- Tokarsky, V. A. 2014. Species composition of mammals of the 'Dvorichanskyi' National Nature Park. *The Journal of V. N. Karazin Kharkiv National University. Series Biology*, **19** (1097): 81–89. [In Russian] <https://cutt.ly/OwpGoy1r>
- Volokh, A. M. 2002. A role of muskrat migration in forming of Priazovskiy part of its area in Ukraine. *Bulletin of the Luhansk Taras Shevchenko State Pedagogical University*, **1** (45): 38–42. [In Ukrainian]
- Volokh, A. M. 2003. Modern distribution of the otter (*Lutra lutra* L., 1758) in Ukraine and its population. *Bulletin of Zaporizhzhya State University. Series Phys.-Math. and Biol. Science*, **1**: 1–7. [In Ukrainian]
- Volokh, A. M. 2014. *Hunting animals of the Steppe Ukraine. Book 1*. FLP Grin D. S., Kherson, 1–412. [In Russian]
- Yarotsky, V. U. 2023. Findings of *Neogale vison* (schreber, 1777) in the valley of Siversky Donets. *Records of alien plant and animal species in Ukraine*. Druk Art, Kyiv; Chernivtsi, 506–507. (Series: Conservation Biology in Ukraine, Issue 29). [In Ukrainian] <https://goo.su/PecGXh2>
- Zagorodniuk, I. V., I. V. Dykyy. 2002. IX International Theriological School-Seminar "Methods of Mammal Fauna Census". *Vestnik zoologii*, **36** (6): 97–98. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I., O. Kondratenko, V. Domashlinets. 2002. *Russian Desman (Desmana moschata) in the Siversky Donets Basin*. Kyiv, 1–64. (Series: Proceedings of the Theriological School; Vol. 4). [In Ukrainian] <https://shorturl.at/bcdHY>
- Zagorodniuk, I. 2006a. Mammals of eastern provinces of Ukraine: composition and historical changes of the fauna. In: *Mammal fauna of Eastern Ukraine*. Luhansk, 216–259. (Series: Proceedings of the Theriological School; Vol. 7). [In Ukrainian] <https://bit.ly/2zEofz1>
- Zagorodniuk, I. 2006b. Adventive mammal fauna of Ukraine and a significance of invasions in historical changes of fauna and communities. In: *Fauna in the Anthropogenic Environment*, NMNH of Ukraine, Luhansk, 18–47. (Series: Proceedings of the Theriological School; Vol. 8). [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. V. 2008. Voles (Rodentia: Arvicolidae) in the Siversky Donets Basin: biotope preferences, changes of geographical ranges, and species identification. *Bulletin of V. N. Karazin Kharkiv National University. Series: Biology*, **7** (814): 74–93. [In Ukrainian] <https://shorturl.at/wBHS6>
- Zagorodniuk, I., M. Korobchenko. 2008. Rare fauna of Eastern Ukraine: its composition and distribution of rare species. *Proceedings of the Theriological School*, **9**: 107–156. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. 2012a. Mammals of the Eastern Ukraine: changes in species list and abundance since I. Sakhno review (1963) to now. *Journal of V. N. Karazin Kharkiv National University. Series Biology*, **16** (1035): 97–108. [In Ukrainian] <https://bit.ly/3lnoJCg>
- Zagorodniuk, I. 2012b. Distant diagnostics of large-size semiaquatic mammals of Ukraine. *Proceedings of the Theriological School*, **11**: 58–62. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Zagorodniuk, I. 2014. Golden Jackal (*Canis aureus*) in Ukraine: Modern Expansion and Status of Species. *Proceedings of the National Museum of Natural History*, **12**: 100–105. [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. 2023. *Terrestrial Vertebrates of Ukraine: Adventive Component*. NAS of Ukraine, National Museum of Natural History, Kyiv, 1–62. [In Ukrainian]
- Zorya, A. 2005. Mammals of the Kharkiv province and species richness. *Scientific Bulletin of Uzhhorod University. Series Biology*, **17**: 155–164. [In Ukrainian] <https://shorturl.at/cprfZ>



THE MAMMAL FAUNA OF THE MYKHAILIVSKA TSILYNA NATURE RESERVE: ASSESSMENT OF DIVERSITY AND FACTORS OF ITS SUPPORT

Igor Merzlikin 

Key words

mammal diversity, Mykhailivska
virgin steppe, natural reserve,
Ukraine

doi

<http://doi.org/10.53452/TU2505>

Article info

submitted 03.03.2023
revised 20.06.2023
accepted 30.06.2023

Language

Ukrainian, English summary

Abstract

At the time of the creation of the Mykhailivska Tsilyna Nature Reserve (1928), it was a completely forestless steppe area with an area of 202.2 hectares. Presumably, 17 mammal species from 11 families and five orders were distributed in its territory, and one species (steppe marmot) had already disappeared. Of them, seven species belonged to the steppe faunal core, three species were confined to floodplain meadows, six species were widespread and one species was domestic. Fifteen species occurred permanently and two species were recorded with a varying frequency. In the early 1950s, substantial changes took place in and around the nature reserve. A ditch was dug around the perimeter of the reserve and a forest belt was planted. Two much bigger and deeper ponds were created on the site of a small pond. A house and a brick stable were built on the steppe area, and apple trees and an alley of ornamental shrubs were planted. After the reserve was granted republican status in 1947, its environmental protection regime changed, and this had a notable impact on the vegetation. After grazing and mowing were banned, a thick layer of dead plant remains on the ground surface, reaching 5–10 cm in thickness, appeared in most of the reserve's territory. At that time, an absolute protected regime was established on an area of about 100 hectares. The rest of the area was periodically mowed. In the early 1980s, the ponds were heavily overgrown with aquatic and wetland vegetation, and the banks were overgrown with trees and bushes. Fish were introduced into the ponds. The woody vegetation in the forest belt also grew substantially and became dense. Since 1998, the nature protection regime in the reserve has changed: the «periodically mowed steppe» was mown annually for four years, and there was a break in the fifth year. All this affected the fauna and mammal population of the reserve. In 2009, the area of the reserve was increased to 880 hectares. As a result, three new ponds appeared on its territory. As of 2023, 31 mammal species from 16 families and five orders were recorded here. Of them, three species belong to steppe species, two to hydrophilic species, four to forest species, 17 species are widespread, three species were confined to floodplain meadows and two species was domestic. 21 species occur permanently in the reserve, 10 species visit the reserve regularly (one synanthropic species settles in during the warm period of the year).

Affiliations

Mykhailivska Tsilyna Nature
Reserve (Sumy, Ukraine);
A. S. Makarenko Sumy State
Pedagogical University (Sumy,
Ukraine)

Correspondence

Igor Merzlikin; National Mykhailivska Tsilyna Nature Reserve; 29 Magistratska Street, Sumy, 40009 Ukraine;
Email: mirdaodzi@gmail.com
orcid: 0000-0001-8209-9144

Cite as

Merzlikin, I. 2023. The mammal fauna of the Mykhailivska Tsilyna Nature Reserve: assessment of diversity and factors of its support. *Theriologia Ukrainica*, **25**: 34–54. [In Ukrainian, with English summary]

Теріофауна природного заповідника «Михайлівська цілина»: оцінки і фактори підтримання різноманіття в умовах ізоляції

Ігор Мерзлікін

Резюме. На момент створення заповідника (1928 р.) це була повністю безліса степова ділянка площею 202,2 га. На його території вірогідно зустрічалися 17 видів з 11 родин і 5 рядів, а 1 вид (бабак степовий) вже зник. З них 8 видів належали до степового ядра, 3 види були заплавно-луговими і 6 видів були широко розповсюдженими. 15 видів були постійними мешканцями і 2 відвідували з різною частотою. На початку 1950-х років у самому природному заповіднику і навколо нього відбувалися значні зміни. По периметру заповідника був викопаний рів і висаджена лісосмуга. На місці невеличкого ставку влаштували два значно більших і глибших ставки. На степовій ділянці були збудовані будинок і цегляна конюшня, висаджені яблуні і алея декоративних кущів. Після надання заповіднику статусу республіканського у 1947 р. змінився його природоохоронний режим, і це суттєво вплинуло на рослинність. Після заборони випасання і викошування травостою, на більшій частині території заповідника внаслідок нагромадження відмерлих решток рослин на поверхні землі створився товстий шар мортмаси, що досягав 5-10 см товщини. На той час абсолютно заповідний режим був встановлений на площі близько 100 га. Іншу ділянку періодично викошували. На початку 1980-х років ставки значно заросли водною та водно-болотною рослинністю, а береги — деревами і кущами. В них запустили рибу. Деревна рослинність в лісосмузі також значно виросла і стала щільною. З 1998 р. змінився природоохоронний режим у заповіднику: «періодично викошуваний степ» стали косити кожний рік упродовж 4 років, а на п'ятий рік робилася перерва. Все це впливало на фауну і населення ссавців заповідника. У 2009 році площа заповідника була збільшена до 880 га. В результаті на його території з'явилися 3 нових ставки. Станом на 2023 рік тут зареєстровано 31 вид ссавців з 16 родин та 5 рядів. З них 3 види належать до степових, 2 види — до гідрофільних, 4 видів — до лісових, 17 видів — до широко поширених, 3 види — до заплавно-лугових і 2 види — домашні. 21 вид постійно мешкає у заповіднику, 10 видів відвідують заповідник (1 синантропний вид оселяється в теплий період року).

Ключові слова: різноманіття ссавців, Михайлівська цілина, природний заповідник, Україна.

Вступ

Заповідники і національні природні парки є об'єктами багаторічних послідовних досліджень і спостережень. Вони дозволяють зберігати певні екосистеми від руйнування людською діяльністю, залишати їх в незмінному вигляді, бачити вплив змін навколишнього середовища та самого заповідного режиму на їх флору і фауну. Проте в окремих випадках бажання зберегти «природу» в незмінному первісному вигляді і призводить до трансформації або навіть руйнації цієї екосистеми. В Україні так і не знайдено остаточного рішення дилеми «повне невтручання чи менеджмент» заповідних територій. Одним з найстаріших заповідників України, на прикладі якого це добре відображається, є «Михайлівська цілина».

Природний заповідник «Михайлівська цілина» знаходиться у Сумському (раніше Лебединському) районі Сумської області. Це єдиний в Україні заповідник північних різнотравних барвистих лучних степів. У 2023 р. йому виповнюється 95 років. За цей час з кліматом і гідрологією відбулися суттєві зміни, на території заповідника проводилася різноманітна людська діяльність та використовувалися різні природоохоронні режими. Все це разом призвело до того, що у рослинному і тваринному світі заповідника відбулися суттєві зміни, у тому числі і з ссавцями. Проте, незважаючи на певну кількість публікацій про теріофауну Михайлівської цілини, значною мірою за участі автора [Merzlikin & Lebed 2003a; Merzlikin & Podoprygora 2004; Merzlikin 2012b, 2014], дотепер ще не було жодної праці, яка була би присвячена аналізу історичних змін у видовому і кількісному складі ссавців цієї території.

Мета цього дослідження — проаналізувати минулий та сучасний склад теріофауни та її зміну у ретроспективі, а також чинники, які на це впливали і впливають.

Матеріали і методи досліджень

В основу цієї публікації покладено результати власних багаторічних досліджень фауни ссавців заповідника «Михайлівська цілина».

Обліки дрібних ссавців включають в себе обліки, які проводилися Р. І. Подпригорою з 1970 по 1989 рр. (5375 пастко-діб і зловлено 324 звірків) [Merzlikin & Podoprygora 2004] у «старому» заповіднику та результати власних відловів на цій ділянці з 1993 по 2008 р. (2619 пастко-діб і зловлено 193 звірків). Крім цього, на території, яка повинна бути приєднаною до заповідника у 2020 і 2021 рр., відпрацьовано 1996 пастко-діб і зловлено 403 звірки.

Обліки мікромамалій на історичній території проводилися влітку 1995, 2003 і 2008 рр. шляхом відлову пастками Геро за загально прийнятою методикою [Stetsula 2017].

Для вивчення впливу розростання терену на розподіл дрібних ссавців на ділянці абсолютно заповідному степу протягом цих трьох періодів (1995, 2003 і 2008 рр.) пастки виставляли по краю крупних куртин терну (456 п.-діб.) і далеко від тернин (687 п.-діб.). У цей же період вивчався вплив різного режиму викошування на розподіл мікромамалій на ділянці періодично викошуваного степу [Merzlikin 2012b].

Обліки мікромамалій на новій території проводили у 2020–2021 рр. Обстежувалися степові ділянки, поле кукурудзи, лісосмуги та самосійні гайки ясену пенсільванського (*Fraxinus pennsylvanica*) нової території заповідника¹. У період 11–19 серпня 2021 р. в обліках мікромамалій ловчими циліндрами брала участь А. Мішта. Циліндри, виготовлені з двохлітрових ПЕТ-пляшок, були вкопані на межі АЗС і ПВС; відпрацьовано 165 циліндро-діб (150 ц.д. на АЗС і 15 — на дні висохлого ставу № 2); зловлено 4 особини 4 видів.

Прийняті у цій праці скорочення: АЗС — абсолютно заповідний степ, ПВС — періодично викошуваний степ, ІТ — історична територія, п.-д. — пастко-діб; ВТ82 — наявний у автора рукопис М. Вайсфельда і А. Тишкова 1982 р., що має назву «Ссавці заповідника Михайлівська цілина: звіт за 1980–1982 рр.» (16 стор.). Назви ссавців дані за оглядом І. Загороднюка та І. Ємельянова [Zagorodniuk & Emelyanov 2012].

Усі фотографії, які приводяться у цій статті, зроблені автором.

Історія створення заповідника

Природний заповідник «Михайлівська цілина» створено 13.08.1928 р. у якості заповідника місцевого значення, у 1947 р. йому присвоїли статус самостійного заповідника республіканського значення, у 1951 р. заповідник був підпорядкований Академії наук УРСР, а у 1961 р. він увійшов як одне з чотирьох відділень у склад Українського природного степового заповідника. Його плаща на той час складала 202,2 га (рис. 1а).

У 2009 році він був виокремлений у самостійний Природний заповідник, а його площа збільшена до 882,9 га (рис. 1б). Проте тільки через 9 років, у 2018 р. було виділено кошти на його функціонування і утримання штату. Наразі існує парадоксальна ситуація, коли «стара» ділянка заповідника має свій штат і підпорядкована Національній академії наук України, а «нова» ділянка площею 660,7 га — Міністерству екології та природокористування України і має свій окремий штат співробітників.

Історія вивчення ссавців

Ініціаторами заповідання цієї території були ботаніки Г. Ширяєв, К. Заліський, В. Талієв Є. Лавренко та І. Зоз, і саме вони першими провели дослідження рослинності Михайлівської цілини [напр.: Shiryaev 1907, 1910; Taliev 1918]. По війні, з другої половини 1940-х рр. в заповіднику почали досліджувати безхребетних тварин [Shapiro 1952; Bozhko 1953 та ін.]; на початку 1950-х рр. — птахів [Volchanetsky 1954].

¹ Ці матеріали представлено спільно з колегами на IV Всеукраїнській конференції студентів та молодих учених «Теоретичні та прикладні аспекти досліджень біології, географії та хімії» (Суми, 2022).

Ссавців заповідника «Михайлівська цілина» почали вивчати значно пізніше ніж інших тварин. З 1970 по 1989 рр., протягом восьми років обліки мікромамалій заповідника і контроль за наявністю у них збудників лептоспірозу і туляремії проводила зоолог Сумської обласної СЕС Р. Подопрігора [Merzlikin & Podoprygora 2004]. Всього нею відпрацьовано 5375 пастко-діб і зловлено 324 звірят.

У весняно-осінній періоди 1980–1982 рр. ссавців заповідника вивчали М. Файсфельд і А. Тишков (ВТ82). Вони навели список ссавців, які були там зустрінуті або зловлені. Нажаль ці дослідники не вказали скільки було відпрацьовано пастко-діб (далі «п.-д.») і кількість зловлених мікромамалій на 100 п.-д. за виключенням трьох видів. Результати їх досліджень ніде не були опубліковані, за виключенням даних по щільності лисиць в цьому заповіднику [Vaisfeld 1985]. З 1982 р. і понині теріофауну Михайлівської цілини вивчає автор. Активну участь у проведенні цих досліджень брав доцент кафедри зоології Сумського університету Є. Лебідь [Merzlikin & Lebed 2003c; Merzlikin *et al.* 2003, 2004; Merzlikin 2012b; 2014]. На території заповідника також вивчали хижацьку діяльність свійських котів [Merzlikin 2003].

У 2008 р. у проведенні обліків дрібних ссавців брала участь Г. Шeverдюкова. У 2020–2021 рр. відлови пастками Геро проводили на нових територіях заповідника. У період 11–19.08.2021 в обліках мікромамалій ловчими циліндрами брала участь співробітник Інституту зоології НАН України А. Мішта.

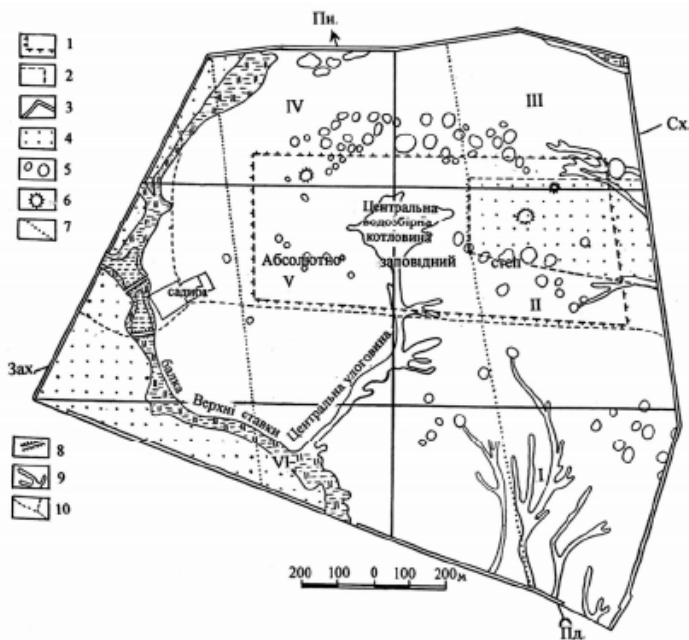


Рис. 1а. Картохема історичної території заповідника «Михайлівська цілина» за В. Ткаченком [Tkachenko 2005].

Умовні позначення: 1, сучасна межа АЗС; 2, межа перелогу; 3, лісосмуги; 4, різновікові перелоги; 5, суфозійні западини; 6, пагорби; 7, межа АЗС, встановлена Г. Біликом у 1947 р; 8, земляні греблі ставків; 9, балки, водозбірні улоговини; 10, дороги, стежки.

Fig. 1a. A map of the historical territory of the Mykhailivska Tsilyna Reserve by V. Tkachenko [Tkachenko 2005].



Рис. 1б. Карта природного заповідника «Михайлівська цілина».

Умовні позначення: ІТ, історична територія; НТ, нова територія; СД, «Саївська» ділянка заповідника.

Fig. 1b. Map of the Mykhailivska Tsilyna Nature Reserve.

Abbreviations: ІТ, historical area; НТ, new area; СД, the Saivska section of the reserve.

Фізико-географічна характеристика заповідника

Природний заповідник «Михайлівська цілина» розташований у лівобережній фізико-географічній провінції Сумської лісостепової зони на західних відрогах центральної частини Середньо-Руської височини. Його територія знаходиться на плато водорозділу річок Сула і Грунь (притока Псла). Рельєф заповідника представляє собою плаский пагорб, який поволі спускається до балок, які оточують його з південного, південно-західного та північного боків. З північно-західній частині заповідника розташовуються верхів'я балки «Верхні ставки», які з'єднуються з правим вибалком балки «Государева гребля», що розташована з іншого боку заповідника Схили балок невисокі, але досить стрімкі.

Для території заповідника характерна наявність на плакорних ділянках западин—блюдець від 5 до 30 м у діаметрі 1,0–1,5 м глибиною. В центрі заповідника, на пологістому схилі знаходиться найбільша западина, від якої в південному напрямі відходить неглибока балка з пологістими схилами. Днище її вузьке (2–5 м), вкрите як і сама западина лучною рослинністю (див. рис. 1а).

Ситуація у заповіднику та навколо нього на час його створення (1928 р.). Територію майбутнього заповідника використовували як пасовище для коней землевласника і кіннозаводчика графа В. А. Капніста, який мешкав у с. Михайлівка. Після жовтневого перевороту садиба була розграбована і конярство занепало. У 1921 р. проводилася нова економічна політика, і була відновлена частина колишніх кінних заводів, у тому числі і «Михайлівський» [Fedotov 1923]. З остаточним переходом господарства в Губернське земельне управління влітку 1923 р. за кінним заводом були закріплені такі земельні масиви: економія Михайлівка, хутір Байраки (пізніше хутір Новий), економія «Василівка» та урочище «Великі Луки» (степ) загальною площею 1848 десятин, тобто 2679,6 га (1 господарська десятина = 1,45 га). Склад конепоголів'я Михайлівського кінного заводу станом на 1.01.1925 становив 60 особин [Kunets 2009]. У 1922 р. Михайлівська ділянка складала до 1000 десятин, тобто 1400 га, влітку 1927 р. її площа вже зменшилася до 215 десятин [Lavrenko & Zoz 1928], тобто 311,75 га.

Заповідник був розташований «поміж селами Катеринівка та Козельне біля Саївських хуторів» [Lavrenko & Zoz 1928: 23]. На 1864 р. чисельність мешканців в них складала 546, 699 та 99 осіб відповідно [Kharkiv... 1869]. Мало вірогідно, щоб за цей період їх населення значно зросло, скоріше воно зменшилося у період «революцій» та громадянської війни. Більше населених пунктів навкруги заповідника не було.

Описи рослинності за рік до створення заповідника «Михайлівська цілина» зробили Є. Лавренко й І. Зоз, які відвідали цілину 6–8.07.1927 та у червні 1928 р. Цілину вони застали «у гарному стані...» [Lavrenko & Zoz 1928]. Це була абсолютно безлісна степова територія, на якій переважала асоціація типчаку (*Festuca sulcata*), мітлиці (*Agrostis tenuifolia*), осоки низької (*Carex humilis*) і різнотрав'я. Лише по заболоченому дну балки зустрічається окремі зарості верби попелястої (*Salix cinerea*). По схилам западин — подів траплялися невеличкі кушки шипшини *Rosa (demersum?)*, терену (*Prunus spinosa*) та поодинокі дерева груші дикої (*Pirus communis*) [Zoz 1933]. По дну балки «Верхні ставки» знаходилися багністі луки з лучною та болотяною рослинністю з великими купинами і з окремими заростями верби попелястої (*Salix cinerea*) і верби білої *S. alba* та окремими екземплярами очерету (*Phragmites australis*). На поверхні ґрунту була вода з *Lemna minor* на її поверхні.

У цій балці розташовувався невеличкий ставок з мулким берегом з густими заростями камишу (*Scirpus lacustris*), очерету звичайного (*Phragmites australis*), частухи (*Alisma michaletii*) та інших рослин, у воді — зарості рдесників дрібного (*Potamogeton pusillus*) і плавучого (*P. natans*) та кушира підводного (*Ceratophyllum submersum*).

Природоохоронний режим. Після надання цій території статусу заповідника місцевого значення її продовжували використовувати для випасу худоби та як сіножать. До 1941 р. в центрі східної частини заповідника був влаштований табір для худоби, а розміщена поряд ділянка в 14 га була розорана під посів сільськогосподарських культур. До 1954 р. розорювалася під с/г культури також ділянка площею 14 га на захід від балки Верхні ставки. Біля сади-

би, яка розташовувалася в західній частині заповідника, на площі близько 4 га були кагати, де взимку зберігали картоплю [Bilyk 1957]. На момент утворення заповідника «Михайлівська цілина» нерозораними залишилися 202,2 га, із них близько 100 га були незайманою абсолютно заповідною територією.

Фауна ссавців

Фауна ссавців на момент створення заповідника (1928 р.)

Єдині згадки про ссавців Михайлівської цілини на той час ми знаходимо у Є. Лавренка та І. Зоза: «По цілині, голівним чином, по схилах, розкидані низенькі гарно зарослі переважно типчиною горбки двох типів: більш великі — біля 3 метрів у діаметрі і менші 1–1¹/₂ метра в діаметрі. Більш великі, можливо, останні сліди байбаковин» [Lavrenko & Zoz 1928: 24]. Також ці автори досліджуючи ґрунти, вирили дві ями глибиною 201 см. Одна з них розташовувалася зліва від балки «Верхні ставки» на підвищеному плато, а друга яма — «на межі горішньої й середньої третини схилу до цієї ж балки. Ґрунт у цих ямах, особливо у другій був «надзвичайно переритий кротовинами, особливо з 64 см, що дуже заважає диференціації горизонтів» [Lavrenko & Zoz 1928: 24]. Кротовини були заповнені лесом і гумусом і досягали глибини 201 см. За даними М. Коробченко, кроти і сліпаки не зустрічаються в одних біотопах [Korobchenko 2009, 2022]. Тому вірогідно, що це були давні ходи сліпака східного (*Spalax microphthalmus*). На основі аналізу рослинних угруповань ми можемо скласти орієнтовний список видів ссавців, які там мешкали. Звичайно така екстраполяція не може бути вичерпною, проте дає певне уявлення про тогочасну базову фауну цієї місцевості.

На степових ділянках заповідника мешкали види ссавців степового комплексу [Zagorodniuk 1999], заплавно-лучні і види з широким спектром поширення. До степових ссавців належали 8 видів (бабак степовий, ховрах крапчастий, тушкан великий, мишівка степова, сліпак східний, хом'ячок сірий, хом'як звичайний і тхір степовий). Також там могли зустрічатися чотири євритопних види (білозубка мала, заєць сірий, мишак уральський, ласка) і один заплавно-лучний вид (полівка лучна). По перезволоженим балкам вірогідно зустрічалися три види — один заплавно-лучний вид (мишка лучна) і два євритопних види (житник польовий та мишак уральський). Безперечно на територію Михайлівської цілини заходили для полювання двох євритопних види: лис рудий і вовк сірий. У теплий період року там постійно випасали свійських коней.

Таким чином, всього там зустрічалися 17 видів, а один вид — бабак степовий — зник за декілька років до опису. Із них 15 видів мешкали там постійно і два види відвідували територію цілини із різною періодичністю (табл. 1). Сім видів були степовими, два види — заплавно-лучними, сім євритопних види і один — свійський. Кількість степових видів у заповіднику складала 41,2 %. Що стосується виключно степової ділянки, то там постійно мешкали 13 видів, у т.і. сім степових, чотири з широким спектром поширення, один заплавно-лучний і один свійський. Види степового комплексу переважали за їхньою кількістю (53,8 %).

У таблиці до адвентивних видів у списку 1 (1980–1982 рр.) ми включили коня свійського. До 14 адвентивних видів у списку 2 (1980–1982 рр.) включено два «справжніх» адвентивних види (миша хатня і пацюк мандрівний), два види свійських ссавців (пес, кіт) і 10 ближніх інвайдерів. У списку 3 (2020–2023 рр.) — 11 адвентивних видів, зокрема два «справжніх» адвентивних (ондатра та єнот уссурійський) та 9 ближніх інвайдерів.

Фауна ссавців за підсумками досліджень 1980–1982 рр.

Природоохоронний режим. До 1941 р. в центрі східної частини заповідника був розташований табір для худоби, а поряд ділянка в 14 га була розорана і використовувалася для посіву сільськогосподарських культур. До 1954 р. розорювалася під сільгоспкультури також ділянка в 14 га на захід від балки «Верхні ставки». Біля садиби, що міститься в західній частині заповідника, на схилі до цієї балки, на площі біля 4 га були кагати, де зимою зберігалася картопля [Bilyk 1957].

Таблиця 1. Видовий склад ссавців природного заповідника «Михайлівська цілина» у різні роки

Table 1. Species composition of mammals in the Mykhailivska Tsilyna Nature Reserve in different years

Вид	Еко-група	1928 р.		1980–1982 рр.		2020–2023 рр.	
		Перебування	Ряснота	Перебування	Ряснота	Перебування	Ряснота
Ряд Erinaceiformes							
<i>Erinaceus roumanicus</i>	евриб.			постійно	**	постійно	**
Ряд Soriciformes							
<i>Talpa europaea</i>	евриб.			[не згад.]		постійно	**
<i>Crocidura suaveolens</i>	евриб.	постійно	***	постійно	*	зниклий	
<i>Sorex minutus</i>	евриб.			[не згад.]		постійно	**
<i>Sorex araneus</i> L.	евриб.			постійно	***	постійно	***
Ряд Vespertilioniformes							
<i>Nyctalus noctula</i>	евриб.			[не згад.]		відвідує	**
<i>Pipistrellus</i> sp.	евриб.			[не згад.]		відвідує	**
<i>Pipistrellus pygmaeus</i>	евриб.			[не згад.]		відвідує	**
Ряд Leporiformes							
<i>Lepus europaeus</i>	евриб.	постійно	***	постійно	***	постійно	***
Ряд Muriformes							
<i>Sciurus vulgaris</i>	лісовий			[не згад.]		відвідує	*
<i>Spermophilus suslicus</i>	степ.	постійно	***	постійно	**	зниклий	
<i>Marmota bobak</i>	степ.	зниклий		[не згад.]		—	
<i>Castor fiber</i>	колов.			[не згад.]		постійно	**
<i>Sicista severtzovi</i>	степ.	постійно	***	постійно	***	???	
<i>Allactaga major</i>	степ.	постійно	***	зниклий		—	
<i>Spalax microphthalmus</i>	степ.	постійно	****	постійно	***	постійно	***
<i>Micromys minutus</i>	зап.луч.	постійно	***	постійно	***	???	
<i>Apodemus agrarius</i>	евриб.	постійно	***	постійно	***	постійно	***
<i>Sylvaemus sylvaticus</i>	лісовий			постійно	**	постійно	***
<i>Sylvaemus uralensis</i>	евриб.	постійно	***	[не згад.]	**	постійно	***
<i>Sylvaemus tauricus</i>	лісовий			постійно	***	постійно	***
<i>Mus musculus</i> ^{Адв, Син}	евр.			пост., всел.	****	періодично	***
<i>Rattus norvegicus</i> ^{Адв, Син}	колов.			пост., всел.	***	зниклий	
<i>Cricetulus migratorius</i>	степ.	постійно	***	постійно	**	постійно	**
<i>Cricetus cricetus</i>	степ.	постійно	***	постійно	**	постійно	**
<i>Myodes glareolus</i>	лісовий			постійно	*	постійно	****
<i>Ondatra zibetica</i> ^{Адв}	колов.			[не згад.]		зниклий	
<i>Arvicola amphibius</i>	колов.			постійно	***	зниклий	
<i>Microtus levis</i>	зап.луч.	постійно	***	постійно	****	постійно	****
<i>Alexandromys oeconomicus</i>	зап.луч.			постійно	****	постійно	**
Ряд Carnivora							
<i>Canis lupus</i>	евриб.	відвідує	***	відвідує	**	відвідує	*
<i>Canis familiaris</i> ^{свійс.}				пост., відв.	**	відвідує	***
<i>Vulpes vulpes</i>	евриб.	відвідує	***	постійно	****	постійно	***
<i>Nyctereutes procyonoides</i> ^{Адв}	зап.луч.			[не згад.]		постійно	**
<i>Martes foina</i>	евриб.			постійно	**	відвідує	**
<i>Mustela nivalis</i>	евриб.	постійно	***	постійно	**	???	
<i>Mustela erminea</i>	зап.луч.			постійно	***	зниклий	
<i>Mustela putorius</i>	евриб.			постійно	**	зниклий	
<i>Mustela eversmanni</i>	степ.	постійно	***	зниклий		—	
<i>Meles meles</i>	евриб.			[не згад.]		постійно	**
<i>Lutra lutra</i>	колов.			[не згад.]		відвідує	*
<i>Felis catus</i> ^{свійс.}				пост. / відв.	**	відвідує	***
Ряд Artiodactyla							
<i>Sus scrofa</i>	евр.			відвідує	**	відвідує	** / ***

Вид	Еко-група	1928 р.		1980–1982 рр.		2020–2023 рр.	
		Перебування	Ряснота	Перебування	Ряснота	Перебування	Ряснота
<i>Capreolus capreolus</i>	евр.			постійно	**	постійно	***
<i>Alces alces</i>	лісовий			відвідує	*	зниклий	
Ряд Perissodactyla							
<i>Equus caballus</i> ^{свійс.}		постійно	***	[не згад.]		—	
Разом видів			17		31		31
Втрачено аборигенів			1		2		2
Додалось адвентивних			1		14		11

Примітка. степ. — степовий; ліс. — лісовий; евриб. — еврибіонтний; адв. (в індексі при назві) — адвентивний; заплуч. — заплавно-лучний; свійс. — свійський; син. — синантропний; колов. — коловодний; * — вкрай рідкісний, відомий за разовими вказівками в окремі роки; ** — рідкісний; *** — звичайний, реєструється постійно; **** — чисельний; пост. — постійно мешкає; відв. — відвідує; період. — періодично мешкає; зник. — зниклий; ??? — статус не з'ясований; — не зустрічається. Свійські види ми вважаємо адвентивними і синантропними.

Після надання заповіднику республіканського значення в 1947 р. господарська діяльність на його території була припинена: «випас був обмежений площею до 30 га, сінокіс теж провадився на обмеженій території виключно по балках та схилах. На основній частині плакорного степу був запроваджений режим абсолютної заповідності. З 14 га ріллі в західному куті заповідника залишено тепер під ріллю лише 3 га, а 11 га у 1955–1956 рр. були засіяні багаторічними травами. Отже, тепер (на 1957 р. — *Прим. автора*) на території заповідника значний масив (близько 155 га) цілинного степу; абсолютно заповідна ділянка становить близько 100 га; переліг 13–15-річної давності — близько 14 га; переліг на кагатах — 4 га; посів багаторічних трав — 11 га; луки по балках — близько 10 га; болота та ставки (на карті зображений тільки один ставок — *Прим. автора*) — 3 га і рілля — 3 га» [Bilyk 1957: 27].

Зміни господарського і заповідного режиму призвели до змін у рослинному покриві. Так, «після заборони випасання та викошування з 1947 р. на більшій частині заповідника внаслідок нагромадження відмерлих решток рослин на поверхні землі створився товстий настилу. Що досягає 10–15 см товщини» [Bilyk 1957: 37]. Все це призвело до підвищеного зволоження ґрунту території і поширенню вологолюбних видів, у тому числі кореневищних злаків.

Для боротьби з цим негативним явищем у 1947 р. Г. Біликом виділена ділянка абсолютно заповідного степу (далі «АЗС»), яка представляла собою смугу лучного степу завширшки до 700 м. Вона простягалася з півночі на південь і займала більше половини площі заповідника (майже 120 га). «Зважаючи на несприятливий перебіг резерватних перетворень рослинного покриву та на потребу запобігання втрат біорізноманіття, за рекомендацією В. В. Осичнюка [Osychniuk 1979] площа АЗС скоротилася до 45,98 га, або 22,7 % від всієї площі «Михайлівської цілини». Тепер АЗС має обриси неправильного прямокутника з короткими сторонами завдовжки від 450 до 500 м і довгими — від 990 до 1050 м [Tkachenko 2005: 21]. На всій іншій території використовувалося сінокошення з різнорічною ротацією (від 2 до 5 років) [Lysenko & Korotchenko 2006]. З часом для цього стали використовувати важку техніку (рис. 2).

Ситуація навколо заповідника. Значно посилювся різноманітний вплив діяльності людини і на прилеглу територію. Навколо заповідника крім вже існуючих трьох населених пунктів були створені ще шість нових сіл — Верхні Луки, Гаврики, Дружне, Ленінське (нині Мирне), Жовтневе (нині Степове) і Верхнє. Існуючі хутори значно виросли і перетворилися у села. У багатьох з них були побудовані конюшні, свиноферми, молочнотоварні ферми і ферми розведення великої рогатої худоби. На фермах і в людських будівлях мешкали миші хатні і пацюки сірі, які в нашому регіоні учиняють регулярні сезонні міграції [Tupikova 1947]². Таким чином, хатні миші на теплий період року виселялися на навколишні поля і на територію заповідника, а пацюки — мешкали на садибі і по берегах ставків.

² Те саме й у дисертації автора «Особливості біології пацюка сірого в умовах північного сходу України».



Рис. 2. Косимі ділянки заповідного степу: ліворуч — межа АЗС і ПВС. 8.08.2008; центр — використання важкої техніки на ПВС. 14.07.2008; праворуч — сліди важкої техніки на ПВС. 14.07.2008.

Fig. 2. Mowed plots of the protected steppe: left—boundary of absolutely protected steppe and periodically mowed steppe. 8.08.2008; centre—use of heavy machinery on periodically mowed steppe. 14.07.2008; right—traces of heavy machinery on periodically mowed steppe. 14.07.2008.

Померлих на фермах тварин скидали у скотомогильники що були не завжди облаштованими за існуючими нормами. Мертвих тварин в них не закопували, а скидали прямо на поверхню землі. Ці трупи приваблювали псів, лисиць, вовків та дрібних хижаків. Так, в 0,5 км від Михайлівської цілини були розташовані два скотомогильники.

У різноманітних жилих і господарських будівлях навколишніх сіл стали мешкати кажани, які відвідували і територію заповідника для полювання та водопою.

Ситуація у заповіднику. Суттєві зміни відбулися і у самому заповіднику. У 1950-х роках на його території були побудовані жилий дім-офіс, у якому мешкав завідувач заповідника і цегляна конюшня. Вони приваблювали синантропних ссавців — хатніх мишей і пацюків мандрівних, а також кам'яних куниць, які на них полювали і періодично там мешкали. Територію біля будинку «облагородили»: були висаджені квіти, алея декоративних кущів та дерев (бузок та ін.), посаджений невеличкий яблуневий сад, облаштовані туалет, бесідка з декоративними кущами, вирили колодязь. Частина землі використовували під город. По периметру заповідника була насаджена лісосмуга і обкопана ровом 1 м завширшки і глибиною до 1 м.

Наприкінці 1950-х рр. існуючий ставок розширили та поглибили. Навколо нього висадили дерева та кущі. У 1974 р. був створений другий (нижній) став. Глибина цих водойм влітку 1983 р. не перевищувала 1 м. З часом на них розвинулася густа водяна та повітряно-водна рослинність (рис. 3). Вона приваблювала гідрофільних ссавців і кажанів, які прилітали сюди для полювання і водопою з прилеглих сіл. Навколо ставків утворилися хащі з дерев і кущів. Дереву у лісосмузі вирости і досягли значних розмірів.

Зміни господарської діяльності на території заповідника і природоохоронного режиму певним чином відобразилося на рослинності, що у свою чергу вплинуло і на тваринний світ «Михайлівської цілини».

Характеристика теріофауни. На той час М. Вайсфельд і А. Тишков (ВТ82) на території заповідника відзначали 28 видів ссавців. В цей перелік не були включені ще два домашні хижаки кішка (*Felis catus*) і пес (*Canis familiaris*), які мешкали на садибі заповідника. Із цього списку треба виключити тушканчика, оскільки автори відмічали: «Раніше відмічалися епізодичні зустрічі цього звірка на щорічно викошуваній ділянці по границі з вигоном у с. Жовтневе. Вірогідно цей вид мешкав і на інших ділянках заповідника. Рідкісний вид» (ВТ82). Таким чином стає зрозумілим, що вони приводять давні зустрічі, а їм цей вид вже не траплявся.

Із мишами роду *Sylvemus* також вийшла плутанина. М. Вайсфельд і А. Тишков (ВТ82) вказували для заповідника тільки мишака жовтогорлого, як звичайний вид, який мешкав у лісосмугах та по берегах ставків, а на відкритих степових ділянках зустрічається рідко. Проте ще у червні 1970 р. (початок досліджень лептоспірозу на Михайлівській цілині) Р. Підпригора вже ловили «лісових мишей» у «травах у ставка», а у 1972 р. — у «чистому степу» (Р. Підпригора, особ. повід.). Слід нагадати, що всі обліки вона проводила тільки на ділянках



Рис. 3. Ставки на території заповідника: ліворуч — верхній став на території старого заповідника. 4.05.2009; праворуч — другий (нижній) став. 10.08.2008.

Fig. 3. Ponds in the nature reserve: left—the upper pond in the territory of the old nature reserve. 4.05.2009; right—the second (lower) pond. 10.08.2008.



Рис. 4. Деревно-чагарникові зарості в заповіднику: ліворуч — зарості на ложі верхнього ставу, 16.08.2020; праворуч — нинішній стан другого (нижнього) ставу, 16.08.2021.

Fig. 4b. Tree and shrub thickets in the reserve: left—shrubs on the bed of the upper pond, 16.08.2020; right—current state of the second (lower) pond, 16.08.2021.



Рис. 5. Стави в заповіднику: ліворуч — став «Ліщина», 17.08.2023; в центрі — «Бобровий» став, 17.08.2021; праворуч — Став біля с. Степове, 23.08.2020.

Fig. 5. Ponds in the reserve: left—pond 'Lishchyna', 17.08.2023; centre—pond 'Bobrovyi', 17.08.2021; right—pond near the village of Stepove, 23.08.2020.

«чистого степу», «степу або трав біля ставка» і раз на полі кукурудзи за територією заповідника (у 1971 р.). Скоріш за все, крім *Sylvaemus sylvaticus* (s. str.), були і мишаки уральські (*S. uralensis*), які в Україні стали розрізняти лише після 1980 р. [Zagorodniuk 1993] і яких автор відмічав на ділянках АЗС і ПВС [Merzlikin 2014]. На степових ділянках цей вид концентрується навколо великих кущів терену (*Prunus spinosa*) [Merzlikin 2012b].

Таким чином, загальний список ссавців, які там мешкали, включав 31 вид ссавців. Із них до степових належать 5 видів, до лісових — 4 види, до гідрофільних — два види, до заплавно-лучних — чотири види, 14 видів є євритопними і два домашніми.

Два з перерахованих види є синантропними (див. табл. 1). Із них 27 видів (включаючи домашнього кота і пса) постійно мешкали у заповіднику, 3 види (не включаючи домашніх котів і псів) з різною періодичністю відвідували заповідник і 2 синантропних види періодично вселялися у природні біотопи заповідника (степові ділянки — хатня миша, береги ставків — сірий пацюк). Причому остання два види були звичайними і навіть масовими (миша хатня) у господарських будівлях заповідника.

Звертає на себе увагу зниження кількості і чисельності степових видів. Із них в порівнянні з 1928 р. зникли два види, а ще два види із звичайних стали рідкісними. Кількість степових видів у заповіднику складала 16,1 %. Що стосується кількості видів на степових ділянках, то там постійно мешкали вже 17 видів: п'ять степових видів, вісім євритопних, три заплавно-лучних і один лісовий вид. Тобто спостерігалось інтенсивне проникнення у степ невластивих для нього видів. Види степового комплексу складали вже тільки 29,4 %.

Загальну чисельність сліпаків у заповіднику М. Вайсфельд та А. Тишков (ВТ82) визначали у 30–40 особин. Вони відмічали, що цей гризун концентрується на постійно і періодично викошуваних ділянках. Абсолютно заповідний степ мав найнижчу щільність населення сліпаків. Чисельність сліпака за межами заповідника (вздовж узбіч доріг, на межах і узліссях лісо-смуг) була вище, ніж у заповіднику.

Серед деревно-кущової рослинності стали мешкати лісові види, як-от їжак білочеревий, нориця руда (*Myodes glareolus*), мишак лісовий (*Sylvaemus sylvaticus*) та мишак жовтогрудий (*Sylvaemus tauricus*), які потрапили сюди через прилеглі лісо-смуги. Згодом вони почали проникати і на степові ділянки. Так, нориця руда була знайдена М. Вайсфельдом і А. Тишковым (ВТ82) лише раз — у лісо-смугі біля центральних воріт заповідника, проте у 1989 р. цей вид зловлена Р. Підпригорою на степових ділянках. Її частка в уловах тоді складала 4,5 %, при тому вона зустрічалася на ділянках АЗС і ПВС, як некошених, так і скошених. Те саме можна сказати і про мідичь звичайну і малу. На подібне явище вказував І. Загороднюк для заповідника «Кам'яні могили» [Zagorodniuk 2007]. На степові ділянки, у тому числі і АЗС, проник такий вологолюбивий вид гризунів, як шапарка сибірська (*Alexandromys oeconomus*), хоча тут її чисельність була найнижчою (менше 1 ос. на 100 пастко-діб) (ВТ82).

«Звичайних» полівок з Михайлівської цілини не досліджували каріологічними методами, проте судячи з поширення видів-двійників цієї групи полівок, можна припустити, що усі їх згадки для заповідника мають бути віднесені до 54-хромосомного *Microtus levis*.

Наявність гарної кормової бази у вигляді домашньої птиці у навколишніх селах та скотомогильників сприяло збільшенню чисельності хижих ссавців, їх нараховувалося шість видів (див. табл. 1). Особливо великою була чисельність лисиць. У цей період на території заповідника було виявлено 5 нір з виводками. Середнє число молодих у виводку становило 6 особин, а всього навесні 1981 р. на території заповідника мешкало до 34 особин (із них 24 молодих) [Weisfeld 1985]. В листопаді, за обліками цих авторів, тут постійно трималися біля 12 лисиць. Таким чином, щільність цього виду була надзвичайно високою.

Звичайно наявної кормової бази не вистачало такій кількості цих звірів, і вони годувалися на скотомогильниках і в навколишніх селах. Від їх нір йшли натоптані стежки за межі заповідника. За даними цих авторів, біля лисячих нір на території заповідника валялися рештки поросят, шматки шкіри телиць, кістки і п'р'я домашньої птиці. Ми знаходили біля нори лисиці залишки домашньої кішки, а на території заповідника нам трапився труп лисиці із дротяним

зашморгом на шиї. Вочевидь, вона потрапила у нього в якомусь селі, проте їй вдалося відірвати дріт, і вона намагалася добігти до своєї нори у заповіднику. Крім кормової бази, звірів сюди приваблювали і добрі захисні умови, особливо у період полювання. Так, у листопаді 1981 р. на днювання сюди збиралися до 25–30 зайців [BT82].

Фауна ссавців у 2020–2022 роки

Природоохоронний режим. У 2020 р. до існуючої території «Михайлівської цілини» було додано біля 680 га і таким чином, його загальна територія стала 882,9 га (рис. 6). Головним чином це були різновікові перелоги і пасовище в північно-східній частині нової території біля с. Мирне, а також поле кукурудзи площею 34 га в західній частині нової території. У 2021 р. термін дії оренди агрохолдингом цієї ділянки закінчився і нині вона густо заросла рудеральною і адвентивною рослинністю.

Ситуація навколо заповідника. У цей період вплив діяльності людини на територію навколо заповідника суттєво змінився. Навколишні села занепали і чисельність населення в них значно скоротилася. Частина сіл зовсім зникли (Верхнє, Гаврики), або майже зникли (Великі Луки, Дружне). Так, у с. Великі Луки, де розташований польовий офіс заповідника, з недавніх пір постійно проживає лише одна родина, а сім садиб використовуються тільки в літній період у якості дач.

У всіх селах позакривали тваринницькі ферми, і так зникли вогнища постачання пацюків у природні біотопи, у тому числі і на територію заповідника. Усі скотомогильники також давно щезли і зникла потужна кормова база для хижаків. Люди майже перестали тримати корів. У зв'язку із загальним падінням чисельності мешканців в навколишніх селах зменшилося кількість домашньої «живності», що також негативно позначилося на можливостях хижаків (у першу чергу лисиць, тхорів чорних і куниць кам'яних) знаходити тут здобич.

У всіх селах маються покинуті садиби, інколи такими виявляються цілі вулиці. Ці обійстя вкриті густими хащами дерев і кущів (головним чином, кленом ясенелистим — *Acer negundo*). Місцеві дороги між селами місцями нагадують тунелі у заростях цього клену.

Ситуація у заповіднику. У грудні 1988 р. садиба заповідник згоріла; залишився сарай. Він продовжував приваблювати хатніх мишей, які знаходили там прилисток та залишки їжі. Періодично тут з'являлася куниця кам'яна, які на них полювали та жила на горіщі.

Обидва ставки на старій ділянці заповідника із зміною клімату стави почали міліти і в посушливі роки навіть повністю висихати. Таке спостерігалось вже влітку 1995 р. [Merzlikin & Lebed 2003]. З часом вони висохли і заросли деревами і кущами (див. рис. 4). Тут замість гідрофільних видів стали мешкати лісові види.

У той же час в наслідок збільшення території заповідника і діяльності бобрів на новій території заповідника з'явилися три нових ставки. Найбільший (безіменний) став (300 x 33 м) розташований у північно-східній частині Заповідника біля с. Степове. Під час посушливих сезонів він міліє. Глибина його біля дамби в залежності від погодних умов досягає 1,5–2,0 м, на більшій частині водойми вона не перевищує 0,5–1,0 м. Його береги густо поросли деревно-чагарниковими хащами. Місцеві жителі довгі роки періодично запускали туди рибу — карасів сріблястого (*Carassius gibelio*) і золотого (*Carassius carassius*), коропа (*Cyprinus carpio*), амура (*Stenopharyngodon idella*), товстолобів білого (*Hypophthalmichthys molitrix*) та строкатого (*Hypophthalmichthys nobilis*).

У верхів'ях балки «Государева гребля» розташований став «Ліщина» розмірами біля 80 x 50 м. Водойма густо заросла очеретом, рогозом вузьколистим і осоками. Зі слів егеря О. Сіробаби (особ. повід.), у 2000 р. його глибина була біля 1 м. Дно було чисте, рівне і тверде. Ще у 2010 р. став був без водних повітряних макрофітів, бо туди щоденно ганяли на водопій корів, які виїдали і витоптували ці рослини. Посередині ставка був «острівцець» очерету. Наразі його глибина невідома. На ставу у ті часи мешкали ондатри і болотні черепахи (*Emys orbicularis*), тут вудили карасів сріблястих (*Carassius gibelio*) і золотих (*Carassius carassius*).



Рис. 6. Нові території заповідника: фото 24.08.2020 (ліве і середнє) та 4.07.2023 (праве).

Fig. 6. New territories of the reserve: photos taken on 24.08.2020 (left and centre) and 4.07.2023 (right).

В 1 км нижче від нього в цій же балці знаходиться став «Бобровий». У 2009 р., ще до розширення території заповідника через балку зробили насип для проїзду автотранспорту, а під цим насипом поклали трубу, через яку стікав невеличкий струмочок і дощові води. Коли тут з'явилися бобри (*Castor fiber*), то вони забили цю трубу гілками і мулом і, таким чином, влітку 2017 р. тут утворився невеличкий став (70 x 12 м і глибиною 1 м). Його береги місцями поросли заростями вищих повітряно-водяних гідрофітів, дерев та кущів. Періодично на цій водоймі відбувається буйне розмноження ряски (*Lemna* sp.). Навесні 2018 р. місцеві мешканці зарибнили його невеликою кількістю щуки (*Esox lucius*), коропа (*Cyprinus carpio*), карася сріблястого (*Carassius gibelio*) та лина (*Tinca tinca*).

У 1998 р. на ПВС був прийнятий наступний режим викошування: 4 роки косіння та 1 рік відпочинку [Tkachenko 2005]. Проте з 2011 р. викошування було припинено, що значно прискорило заростання. Зараз сінокосіння дозволено на близько 118 га протипожежних смуг, а решта 765 га перебувають в режимі абсолютної заповідності. Така зміна охоронного режиму має значний вплив на степові фітосистеми [Larionov 2022].

Темпи розростання чагарникових заростей стали особливо помітними в останнє десятиліття XX ст., бо їх площі майже подвоїлися (у 1991 р. їх було 3,07 га, а у 2001 р. — 5,25 га) [Tkachenko 2005]. І хоча, за даними В. Ткаченка, справжніх лісових угруповань у заповіднику поки немає, але до них можна віднести дрібні напівприродні фрагменти, сформовані *Fraxineta excelsior*, *Ulmata suberosae*, *Saliceta albae*, *Populeta nigrae*, *Betuleta pendulae* тощо» [Tkachenko 2005]. За даними обстеження 2021 р., проведеного М. Ларіоновим [Larionov 2022], як на «історичній», так і на «новій» території активно поширюються чагарникові угруповання, і в першу чергу терен степовий (*Prunus stepposa*), а також деревна рослинність, основним джерелом походження якої є прилеглі лісосмуги. Наразі зарості терну на АЗС місцями утворюють абсолютно непрохідні зарості (рис. 7). Все це, як і результати діяльності людини, певним чином відобразилося і на фауні ссавців заповідника.



Рис. 7. Деревно-чагарникові зарості в заповіднику: ліворуч — зарості на АЗС, 16.05.2023; в центрі — рослинність у балці «Верхні ставки», 5.07.2023; праворуч — ясен на новій території заповідника, 3.09.2021.

Fig. 7. Tree and shrub thickets in the reserve: left—shrubs on an absolutely protected steppe site, 16.05.2023; centre—tree and shrub vegetation in the balka 'Verkhni stavky', 5.07.2023; right—ash in the new territory of the reserve, 3.09.2021.

Характеристика теріофауни. Наразі у заповіднику достовірно відмічено перебування 31 виду ссавців (див. табл. 1). Із них до групи степових належать три види, до гідрофільних — два види, до лісових — чотири види, до заплавно-лучних — три види; 17 видів є євритопними і два — домашніми (свійськими). Один із цих видів є синантропним.

Із цього переліку 21 вид ссавців постійно мешкають у заповіднику, а 10 видів (у тому числі і свійські коти і пси) з різною періодичністю відвідують заповідник. Окрім того, один синантропний вид (миша хатня) вселяється у природні біотопи заповідника на теплий період року. Залишається під питанням перебування на території «Михайлівської цілини» таких видів, як ласка, миша лучна та мишівка темна. Останні два види відловлювали на АЗС історичної території під час останніх обліків, які проводилися там в період 12–18 травня 2003 р. Ласок в останні роки тут не спостерігали.

Відбулося подальше зниження кількості й чисельності степових видів. Із них в порівнянні з 1981 р. зник один вид, а існування ще одного виду стоїть під питанням. Загальна кількість степових видів у заповіднику складала вже 12,9 %. Що стосується кількості видів на степових ділянках, то там достовірно постійно мешкали 17 видів: три степових види, дев'ять євритопних, два заплавно-лучних і три лісових види, із них один синантропний вид зустрічалася там тільки у весняно-осінній період. Види степового комплексу складали лише 17,6 %.

Два види — свиня дика і єнот уссурійський, — які раніше тільки відвідували з різною регулярністю «Михайлівську цілину», почали постійно мешкати і розмножуватися на цій території (рис. 8–9). Дикі свині більшість часу проводять в навколишніх полях з кукурудзою, а на територію заповідника приходять на водопій і для купання у мулі на берегах ставків і у вологих ділянках балок, вони залишаються у заростях чагарників днювати і у 2023 р. встановлено факт народження тут ними дитинчат.



Рис. 8. Лігво свині дикої в очеретах, де вона народжувала дитинчат. 17.08.2023.

Fig. 8. A den of sow in the reeds, where piglets were born. 17.08.2023.



Рис. 9. Дитинча снота уссурійського, 6.06.2023 р. Фото О. А. Сіробаби.

Fig. 9. A raccoon dog cub. Photo by O. A. Sirobaba.

Як бачимо, чисельність і видовий склад ссавців «Михайлівської цілини» перебуває у постійній динаміці. Дуже наглядно це відбувається з коловодними видами. Так, на початку 1980-х років шур водяний був звичайним видом у коловодних біотопах заповідника. Висока щільність спостерігалася в заростях чагарників по берегах ставків і на дамбах (BT82). Популяція цього виду в заповіднику відчувала значний прес з боку горностая та лисиці.

Крім цього, значну кількість водяних шурів здобували свійські кішки і пес, які мешкали у 1987 р. на садибі заповідника, і свійські кішки у наступні роки [Merzlikin 2003]. Вже із 1995 р. на території заповідника нами цей вид не відмічено. Не виключено, що це негативно вплинуло на кормову базу горностая, який тоді ж перестав тут зустрічатися. Вважається, що в Україні ситуацію з горностаем суттєво погіршила саме депресія популяцій шура водяного, який є основною жертвою цього хижака [Zagorodniuk 2006; Volokh 2009].

У 2000 р. в заповіднику вперше з'явилася ондатра. Вірогідно, вона зайшла сюди по вологій балці з р. Вільшанка. Пік її чисельності відмічався влітку і восени 2001 р. У той період на ставках було нараховано 21 хатку. На початку травня 2002 р. було знайдено дві мертві ондатри, а восени того ж року на верхньому ставу жилою була тільки одна хатка. Вірогідно, ондатри загинули від епізоотії туляремії, до якої цей вид чутливий. Протягом літа 2003 р. на верхньому ставу спостерігали пару ондатр. Після того ондатри зникли з території заповідника. Ймовірно, вони загинули від хижаків (лисиць) або мігрували під час посушливого літа 2004 і 2005 рр., коли обидва стави майже висохли [Merzlikin 2014]. За даним егеря О. Сіробаби (особ. повід.), ондатри мешкали у 2010 р. на ставу «Ліщина», коли він ще не входив до території заповідника, і у «рівчачку» на місці майбутнього «бобрового» ставу.

На двох інших ставках («Бобровий» і у с. Степове) постійно або періодично живуть бобри. На цих водоймах взимку 2021/2022 р. спостерігалася видра. Крім цього навесні 2023 р. унаслідок рясних дощів вперше за останні сім років наповнилися водою обидва ставки на історичній території заповідника, і на них були відмічені сліди перебування бобра. У той же час під час наших обстежень всіх п'яти ставів навесні і влітку 2023 р. не було виявлено перебування на них водяної полівки, хоча її мешкання на території заповідника цілком можливо.

З усіх ссавців «Михайлівської цілини», як і загалом Сумської обл., найменш вивченими є кажани [Merzlikin & Lebed 1998]. Про них маємо зовсім мало інформації. Так, усередині 1980-х років декілька особин вечірниць рудих мешкали у дуплах старих верб, які росли на

березі ставу. У 1985–1987 рр. дерева зрубали на дрова, і звірки стали відвідувати ставки для водопою і полювання, аж доти, поки вони не пересохли [Merzlikin 2014]. Окремих дрібних нетопирів постійно спостерігають у сутінках над новою територією поблизу с. Великі Луки, а одного самця нетопира пігмея (*Pipistrellus pygmaeus*) знайдено 23.08.2020 у льосі на садибі офісу заповідника у цьому селі. Пошуки дуплистих дерев з колоніями кажанів у лісосмугах заповідника поки результатів не дали.

Таким чином, кількість видів степового ядра зменшилася до чотирьох (а, можливо, і до трьох) видів, одночасно зменшилася кількість хижаків і збільшилася кількість лісових і гідрофільних видів (рис. 10). Наразі зі степових видів не викликає тривогу лише доля сліпака східного (*Spalax microphthalmus*), який зустрічається і на прилеглих до заповідника полях, хоча вже В. Вайсфельд та А. Тишков (1982) відмічали зниження чисельності у заповіднику і його більшу щільність на прилеглих до «Михайлівської цілини» територіях. Ми також відмічали низьку його чисельність на історичній території, особливо на ділянці АЗС.

Хом'як звичайний і хом'ячок сірий (*Cricetus cricetus* & *Cricetulus migratorius*), хоч і не в великій кількості, але також нещодавно відмічені на новій території заповідника. Цікаво, що на новій території заповідника сірий хом'ячок досі був зустрінутий лише на полі кукурудзи, яке тимчасово було розташоване на новій території.

Вплив деревно-чагарникової рослинності на ссавців. Проникнення і розростання чагарникової і деревної рослинності на степові ділянки призводить до проникнення туди невластивих для степу видів ссавців. Так, на території абсолютно заповідного степу у 1995, 2003 і 2008 рр. було зловлено 12 видів дрібних ссавців: мідія мала (0,3 %), мідія звичайна (16,5 %), мишівка степова (2,3 %), хом'як звичайний (2,0 %), нориця руда (5,3 %), полівка лучна (29,8 %), шапарка сибірська (12,3 %), мишка лучна (0,8 %), житник пасистий (24,5 %), мишак лісовий (0,3 %), мишак уральський (2,5 %), миша хатня (3,5 %). Сумарна відносна чисельність за всі ці роки склала 6,8 особин на 100 п.-діб [Merzlikin 2012b].

Проте в залежності від наявності чагарникової рослинності видовий склад і чисельність окремих видів мікромамалій суттєво розрізнялися. Так, далеко від тернин було здобуто звірків 10 видів. Відносна чисельність склала 10,1 ос. на 100 п.-діб. Чисельно переважали три види: шапарка сибірська (49,3 %), полівка лучна і житник пасистий (по 15,9 %).

По краям тернин було здобуто 9 видів. Відносна чисельність звірків склала 11,6 ос. на 100 п.-діб. Серед них переважали три види: житник пасистий (34,0 %), нориця руда (30,0 %) і шапарка сибірська — 11,4 %. Тут не відмічено полівку лучну; вочевидь, її витісняють з цих місць проживання нориця руда і шапарка сибірська.

Вплив різного режиму заповідання на мікромамалій

Боротьба з мезофікацією степових ділянок, яка проводилася шляхом викошування з різною періодичністю (кожного п'ятого року) певним чином впливала на мешкаючі там дрібних ссавців. Так, на некошених більше року ділянках ПВС було зловлено 44 особини 8 видів мікромамалій: мідія звичайна (2,3 %), хом'як сірий (2,3 %), полівка руда (2,3 %), полівка лучна (18,2 %), шапарка сибірська (2,3 %), мишка лучна (4,5 %), житник пасистий (47,7 %), мишак уральський (20,9 %). Чисельність звірків за всі роки досліджень була вищою порівняно з АЗС і склала 7,7 особин на 100 п.-діб [Merzlikin 2012b].

На нещодавно викошених ділянках ПВС здобуто 16 особин 5 видів мікромамалій: мишівка степова (6,3 %), полівка лучна (62,5 %), нориця руда (6,3 %), шапарка сибірська (12,6 %), житник пасистий (6,3 %) і один екземпляр невизначеного виду, утягнутий хижак (6,3 %). Середня відносна чисельність за всі роки досліджень склала 2,0 особин на 100 п.-діб.

Із п'яти видів звірів, зловлених тут, чотири (мишівка темна, житник пасистий, нориця руда і шапарка сибірська), не мали умов для мешкання, бо трава мала висоту до 5 см, і тут було здобуто тільки мігруючих особин цих видів. З «місцевих» видів полівка лучна з часом вимушена шукати більш кормні місця і з кращими захисними умовами. Жилі нори хом'яка звичайного, розташовані на ПВС, після сінокосіння виявилися покинутими.

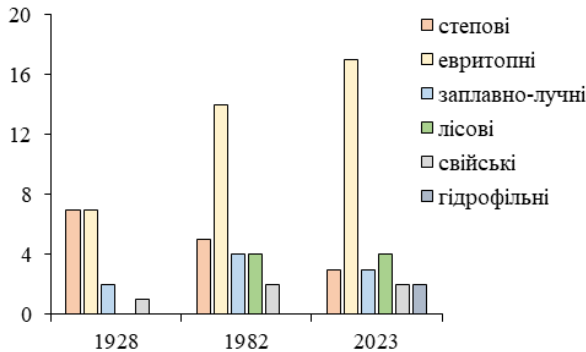


Рис. 10. Співвідношення видів ссавців різних екологічних груп у різні роки існування природного заповідника «Михайлівська цілина».

Fig. 10. Ratio of mammal species of different ecological groups in different years of the existence of the Mykhailivska Tsilyna Nature Reserve.

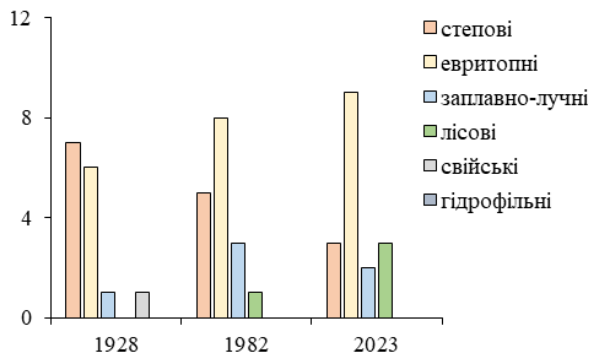


Рис. 11. Співвідношення видів ссавців різних екологічних груп на степовій ділянці природного заповідника «Михайлівська цілина» у різні роки.

Fig. 11. Ratio of mammal species of different ecological groups in the steppe area of the Mykhailivska Tsilyna Nature Reserve in different years.

Викошувана ділянка характеризувалася майже повною відсутністю рослинності, за винятком деяких не повністю скошених смужок полеглої трави. Як правило, саме до цих місць тяжіють звірки, що залишилися на викошених ділянках [Merzlikin 2012b].

Спостерігається подальший підйом чисельності нориці рудої і активне освоєння степових ділянок. До 2008 р. її частка в уловах на АЗС складала 5,3 %, причому по краях тернин частка сягала 30,2 %, а на трав'янистих ділянках — 2,8 % [Merzlikin 2012b].

На нових територіях нориця руда також активно освоює самосійні гайки ясенів звичайного та пенсільванського.

Зміни фауни в умовах режиму заповідання

Вплив режиму заповідання. В результаті введення заповідного режиму з території заповідника зникли тушкан великий і ховрах крапчастий, бо вони не змогли жити у густій і високій траві. Подальша мезофітизація рослинності призвела до проникнення на цілину мідиць звичайної та малої, шапарки сибірської, а заростання АЗС деревами і кущами — до появи там нориці рудої, мишака уральського і мишака лісового.

Викошування степу як вже було показано вище тимчасово скорочує кількість видів та чисельність мікромамалій. Але вже наступною весною з початком вегетації рослин, коли знов відновлюється кормова база і захисні умови, ці ділянки знову заселяються дрібними ссавцями. Негативно впливає на їхню чисельність і на чисельність крота європейського та сліпака східного ущільнення ґрунту через щорічне викошування рослинності важкими тракторами і вивіз скошеного сіна «КАМАЗами» [Merzlikin 2012b]. Проте постійне викошування протипожежних смуг і періодичне викошування степових ділянок явно позитивно впливало на чисельність сліпаків. Так, ще В. Файсфельд і А. Тишков (ВТ82) відзначали, що на АЗС щільність сліпаків найменша. Це ж саме ми спостерігали і навесні та влітку 2023 р.

Вплив «домашніх хижаків». Слід зазначити, що як тільки «Михайлівська цілина» опинилася у щільному кільці населених пунктів, які його оточували і деякі з них підходили майже впритул до меж заповідника, на населення хребетних тварин (і крупних безхребетних — комах, у т. ч. денних і нічних метеликів, жуків та ін.) став чинитися вплив від хижацтва до-

машніх котів та псів. Причому це були не тільки тварини, які заходили туди з прилеглих сіл, але й ті, які мешкали на території заповідника у працівників цієї установи.

Так, впродовж багатьох років на садибі заповідника постійно жили кішка і невеличкий пес, які щоденно полювали на навколишній території. Про цю проблему на Михайлівській цілині і у інших заповідниках вже повідомлялось раніше [Merzlikin 2003, 2012; Merzlikin & Lebed 2003b]. З епізодичних спостережень, які проводилися у різні роки з 1978 по 2002 рр. з'ясувалося, що жертвами домашніх котів стали 17 видів хребетних: 11 видів ссавців, два види птахів, два види плазунів і два види земноводних. Звичайно, що це явно занижений список. Серед жертв котів значилися такі достатньо рідкісні та не чисельні (деякі вже зниклі) у заповіднику види, як ховрах крапчастий, хом'як звичайний, сліпак східний, ласка, вуж звичайний (*Natrix natrix*). Звертає на себе увагу той факт, що за даними М. Вайсфелда і А. Тишкова (ВТ82), серед п'яти знайдених ними залишків ховрашків, один став жертвою горностаю, два — лисиці і два — свійської кішки. Після того, як садиба згоріла, і там перестали постійно мешкати домашні хижаки, то на історичній (тобто на старій) ділянці заповідника егері періодично приносили кішку, яка жила в господарській будівлі у теплий період року. Один з них і зараз приходить на своє чергування зі своїм псом, що безперечно створює загрозу для дрібних мешканців заповідника, особливо такого невеликого, як «Михайлівська цілина». Проте незважаючи на те, що ця проблема досить давня, до сих пір не всі заповідники включають у склад фауни заповідника домашніх псів і котів.

Причини зміни фауни

Зміни, які відбулися у фауні заповідника пояснюються в першу чергу зміною природокористування, тобто введенням природоохоронного режиму і невдалим подальшим менеджментом цієї території, малими розмірами «нового» і тим більше «старого» заповідника, його острівним положенням, а також господарською діяльністю на його землях і навколо. І як результат всього цього — суттєвою зміною характеру рослинності. Крім того, до цього додається і загальний стан популяції окремих видів в цілому в регіоні.

Так, ховрах крапчастий і тушкан великий зникли через ізоляцію їхніх поселень та загальної депресії популяцій в регіоні. Зникнення цих видів прямо пов'язано із збільшення площ високого травостою, значним пресом хижаків і неможливості притока нових особин в ці ізоляти. Заростання степу негативно впливає і на підземні види. Так, середню чисельність сліпака східного на «Михайлівській цілині» в 1981–1982 рр. визначали у 30–40 особин. Причому вже в той період було відмічено, що звірки концентруються на постійно (протипожежні смуги) та періодично викошуваних ділянках. Спостереження, проведені цими дослідниками за межами заповідника показали, що щільність цих тварин по узбіччям доріг, межах і узліссях лісосмуг була вище, ніж у заповіднику.

Крім названих вище ховраха крапчастого і тушкана великого, погіршення загального стану популяцій у регіоні спостерігається і у низки інших степових (хом'ячок сірий, мишівка темна, і не тільки степових видів. Так, з-за комплексу факторів (кліматичні зміни та потужний прес браконьєрства) в Україні відбувається зменшення популяції лося і скорочення меж його популяції, що призвело до припинення зустрічей цих тварин у заповіднику.

Такі ближні інвайдери як ондатра, водяна полівка, чорний тхір і горностаї, які проникли на «Михайлівську цілину» до 1980-х років і пізніше, згодом зникли з її території.

Слід зазначити, що вирішальним фактором для зміни фауни ссавців на «Михайлівській цілині» стала діяльність людини навколо заповідника. Так, суцільне розорювання степів навкруги заповідника перетворило його у острівцець серед величезних просторів ланів. Це різко обмежило, а то і унеможливило приток і обмін степовими видами цієї і навколишніх територій. За згадками старожилів у 1950–1960-ті роки у цій місцевості мешкало «безліч» тушканчиків, ховрахів і хом'яків. Тушканчики мешкали вздовж степових доріг, на вигонах і по балкам, а останній два види взагалі були серйозними шкідниками. Тушканчиків діти ловили для розваг у сутінках, а ховрахів і хом'яків цілеспрямовано знищували.

Таблиця 2. Оцінки таксономічного багатства ссавців заповідника «Михайлівської цілини» за окремими складовими та розрахунки індексів фактичних змін фауни

Table 2. Estimates of the taxonomic richness of mammals of the Mykhailivska Tsilyna Nature Reserve by various components and calculations of indices of faunal change

Показники	Позначення та зміст показника	1928	1980–1982	2020–2022
Normal	N — типові аборигенні види	16	11	9
Aliens	A — акліматизовані та інвазивні види	—	14	11
Rare	R — види з Червоної книги України	0	4	2
Extinct	E — аборигени, що зникли	1	2	2
Total	T = N+A — повний список	16	31	31
Base	B = N — базовий склад	16	11	9
Changes	C = A+E — обсяг змін фауни	2	16	13
Index	I = (C/2) / B — індекс змін фауни %	0,06	0,7	0,7

Зміна характеру вирощувальних сільськогосподарських культур навкруги заповідника також вплинуло на його фауну ссавців, у тому числі і на появу диких свиней. Наразі заповідник оточують поля, які засіяні суцільно кукурудзою, яку збирають не восени, як раніше, а влітку наступного року. Це створило чудову кормову базу і захисні умови для цих тварин. І якщо у 1980–1981 рр. відмічалися тільки їх окремі заходи, то наразі кабани постійно відвідують заповідник для водопою, купання у грязі і відпочинку у затінку дерев і кущів, особливо у спекотні дні. Вони навіть почали тут народжувати дитинчат.

Створення цілої мережі лісосмуг, які тягнуться вздовж доріг і якими були обсажені балки спрямувало потужний потік ближніх інвайдерів на території заповідника, в першу чергу лісових і євритопних видів. Збільшення території заповідника також посприяло розширенню списку видів ссавців, які там зустрічаються. Так, на новій території заповідника опинилися три нових стави, і як результат включення одного постійного мешканця — бобра і одного виду-відвідувача — видри. В окремих випадках зміни у списку ссавців заповіднику пояснюються змінами в систематиці або взагалі в уявленнях про види. Так, *Sylvaemus uralensis* — відбулася зміна таксономії та виокремлення зі складу виду *S. sylvaticus*, який також присутній у фауни регіону і заповідника.

Прогнози і сподівання

Нинішня ситуація з фауною ссавців (а також і птахів) заповідника не є чимось несподіваним і цьому є низка пояснень. Більшість степових видів, які мешкали на цій території були приречені вже з перших днів утворення заповідника. І причиною цього були, в першу чергу, крихітні розміри цієї ділянки (202,2 га) і її острівне розташування серед величезних площ полів. Популяції «степняків» виявилися ізольованими. Про проблеми острівного положення заповідників та їх фрагментації існує достатньо публікацій [Quinn & Harrison 1988; Araújo *et al.* 2002; Zagorodniuk & Kondratenko 2006; Lu *et al.* 2012 та ін.].

Зрозуміло, що їх зникнення було лише питанням часу. Дуже важливим чинником, який значно пришвидшив вимирання деяких степових видів (ховраха крапчастого і земляного зайця, а слідом за ними і тхора степового) став саме «заповідний режим» і припинення випасання коней. Саме він призвів до мезофікації і заростання степу. І вимушений захід у вигляді періодичного викошування степових ділянок трохи загальмував, але не вирішив проблему. Тим більше, що й періодичне викошування було скасовано ще у 2011 р.

Слід пам'ятати, що безлісся на Михайлівській цілині практично є наслідком постійних або регулярних надмірних зовнішніх впливів [Tkachenko 2005]. Тому якщо менеджмент заповідником не буде змінено і все буде продовжуватися так і далі, то АЗС вже у недалекому майбутньому перетвориться у ліс, а нові ділянки та колись періодично викошуваний степ буде заростати деревами, кущами та інвазивними рослинами. Степові види ссавців звичайно з часом зникнуть і остаточно запанує «сіра» біота.

Висновки

Майже всі види ссавців, які нині зустрічаються на території «Михайлівської цілини» є ближні інвайдери, які відносяться до евритопних, лісових, заплавно-лучних та гідрофільних видів. Види степового ядра виявилися найбільш вразливими і вдвічі скоротили свою чисельність, натомість збільшилася чисельність адвентивних видів.

Спостерігається активне наростання різноманітності екологічних груп ссавців, що свідчить про зникнення зональності екологічної системи. Відбувається розчинення степового комплексу як зонального явища і це є очікуваним для пограничної природної зони.

У заповіднику домінує «сіра» біота. Необхідні термінові заходи для управління степовою екосистемою заповідника і збереження та відтворення популяцій притаманних їй ссавців.

Подяки

Автор висловлює щиру подяку в. о. директора природного заповідника «Михайлівська цілина» Г. Дудченку за допомогу в організації наукових досліджень, егерям заповідника А. Нестеренку, Ю. Пилипенку, М. Лахтарині та О. Сіробабі за надану інформацію про зустрічі ссавців. Особлива подяка І. Загороднюку за цінні зауваження та різнобічну допомогу у написанні статті. Автор дякує О. Сіробабі за особисті повідомлення важливих фактів, згаданих у тексті. Щира подяка Р. І. Підопригорі за надані матеріали обліків мікромамалій, Г. Шевердюковій та А. Мішті за спільно проведені дослідження, а також студенткам Г. Синячкіній, Е. Козачук, Б. Ждаміровій і К. Полонській за участь в обліках дрібних ссавців.

References

- Araújo, M. B., P. H. Williams, R. J. Fuller. 2002. Dynamics of extinction and the selection of nature reserves. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **269**: 1971–1980. [CrossRef](#)
- Barkaszi, Z., N. Koval. 2019. Small mammals of Uzhanskyi National Park (Ukrainian Carpathians) and its vicinities: a preliminary analysis. *Theriologia Ukrainica*, **17**: 28–35. [CrossRef](#)
- Bilyk, G. I. 1957. Vegetation of the Mykhailivsky virgin steppe reservation and its alteration under the influence of human economic activity. *Ukrainian Botanical Journal*, **14** (4): 26–39. [In Ukrainian]
- Bozhko M. P. 1953. Fauna of aphids (Aphididae) of the meadow Mykhailivsky steppe of Sumy region. *Proceedings of the Kharkiv Research Institute of Biology of Kharkiv University*, **18**: 163–169. [In Russian]
- Fedotov, A. 1923. *Horse Breeding and Horse Breeding in Ukraine*. Publishing department of the NKZ, Kharkov, 1–28. [In Russian]
- Kharkiv... 1869. *Kharkiv province*. Central Statistical Committee of the Ministry of Internal Affairs. Saint Petersburg. XVCVI [=96], 1–209. (Series: List of inhabited places according to the reports of 1864; vol. 46). [In Russian]
- 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. 2022. Dynamics of spatial distribution, burrowing activity, and foraging of the greater blind mole rat (*Spalax microphthalmus*). *Theriologia Ukrainica*, **23**: 110–129. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Kunets, V. V. 2009. From the history of horse breeding in Ukraine: Mykhailivsky horse farm in the 20s of the twentieth century. *Sumska Starovyna [Sumy antiquity]*, **28–29**: 152–155. [In Ukrainian]
- Larionov, M. S. 2022. Modern threats to the vegetation cover of the Mykhailivska Tsilyna Nature Reserve. *Population Ecology of Plants: Current State, Growth Points*. Materials of the Second International Symposium. Sumy, 72–78. [In Ukrainian]
- Lavrenko, E., I. Zoz. 1928. Vegetation of the virgin soil of the Mykhailivsky horse farm (formerly Kapnista), Sumy district. In: *Protection of Natural Monuments in Ukraine. Collection 2*. Kharkiv, 3–16. [In Ukrainian]
- Lu, N., C.-X. Jia, H. Lloyd, Y.-H. Sun. 2012. Species-specific habitat fragmentation assessment, considering the ecological niche requirements and dispersal capability. *Biological Conservation*, **152**: 102–109. [CrossRef](#)
- Lysenko, H. N., I. A. Korotchenko. 2006. Syntaxonomic changes in the plant cover of meadow steppe in the «Mikhailovska tsilyna» reserve (Sumy region, Ukraine). *Vegetation of Russia. Volume 9*. St. Petersburg, 43–57. [In Russian] [CrossRef](#)
- Merzlikin, I. R. 2003. Domestic cat in the Mikhailivska Tsilyna Nature Reserve. In: *Problems of Conservation of Landscape, Coenotic and Species Diversity of the Dnipro Basin*. Collection of scientific papers. Sumy State Pedagogical University, Sumy, 139–143. [In Russian]
- Merzlikin, I. R., E. O. Lebid 1998. Notes on bats of Sumy region. In: *European Bat Night '98 in Ukraine* (Collection of scientific works). OMEGA-L, Kyiv, 124–128. (Series: Proceedings of the Theriological School; Vol. 1). [In Ukrainian]
- Merzlikin, I. R., E. A. Lebed. 2003a. Current state of the mammalian fauna of the Mykhailivska Tsilyna Reserve. In: *Problems of Conservation of Landscape, Coenotic and Species Diversity of the Dnipro Basin*. (Collection of scientific works). Sumy A. S. Makarenko State Pedagogical University, Sumy, 126–131. [In Russian]
- Merzlikin, I. R., E. A. Lebed. 2003b. Amphibians and reptiles of the Mykhailivska Tsilyna Reserve. *Nature Reserve in Ukraine*, **9** (1): 58–60. [In Russian]
- Merzlikin, I. R., E. A. Lebed. 2003c. On the need to expand the territory of the Mykhailivska Tsilyna (the view of a zoologist). In: *Problems of Conservation of Landscape, Coenotic and Species Diversity of the Dnipro Basin*. Collection of scientific papers. Sumy State Pedagogical University, Sumy, 131–139. [In Russian]
- Merzlikin, I. R., E. A. Lebed, R. I. Podoprighora. 2003. Mammals of the Mykhailivska Tsilyna Reserve. In: *The Role of Protected Areas in Maintaining Biodiversity* (Proceedings of the International Conference). Kaniv, 246–247. [In Russian]

- Merzlikin, I. R., R. I. Podoprygora. 2004. Dynamics of small mammals in Mykhailivska Tsilyna Natural Reserve. *Arid ecosystems*, **10** (21): 41–45. [In Russian]
- Merzlikin, I. 2012a. Small mammals of steppe areas of the reserve 'Mykhailivska Tsilyna' and the impact of different reserve regimes on them. In *Dynamics of Biodiversity* (Materials of scientific conference). Luhansk, 19–21.04.2012. Luhansk University, Luhansk, 133–136. [In Ukrainian]
- Merzlikin, I. R. 2012b. Mammals in the prey of domestic cat (*Felis catus*). In: *Theriofauna of Protected Areas and Conservation of Mammals*. Ukrainian Theriological Society, Gola Prystan, 29. (Series: Novitates Theriologicae; Pars 8). [In Russian]
- Merzlikin, I. 2014. Ecological and Faunal Research of Mammals in the Natural Reserve «Mykhailivska Tsilyna» (Sumy Region). *Proceedings of the Theriological School*, **12**: 26–37. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Osychniuk, V. V. 1979. Some peculiarities of the reserve regime in the branches of the Ukrainian State Steppe Reserve. *Ukrainian Botanical Journal*, **36** (4): 344–352. [In Ukrainian]
- Quinn, J. F., S. P. Harrison. 1988. Effect of habitat fragmentation and isolation on species richness: evidence from biogeographic patterns. *Oecologia (Berlin)*, **75**: 132–140. [CrossRef](#)
- Shapiro, D. S. 1952. Fauna of fleas (*Helicinae*) of the Mykhailivsky steppe of the Sumy region. *Entomological Review*, **32** (15): 219–225. [In Russian]
- Shiryayev, G. I. 1907. Materials to the flora of Lebedyn district of Kharkiv province. *Proceedings of the Society of Nature Experimenters at Kharkov University (on 1906–1906)*, **40** (2): 233–268. [In Russian]
- Shiryayev, G. I. 1910. Flora of the valley of the river Psla, Lebedyn district, Kharkiv province. *Proceedings of the Society of Nature Experimenters at Kharkov University (on 1909)*, **43**: 348–403. [In Russian]
- Stetsula, N. 2017. Algorithm of small mammals accounting by trap lines in different types of forest ecosystems. *Mammal Census: Data Collection and Processing: collection of scientific articles*. Ed. by I. Zagorodniuk. Ukrainian Theriological Society, National Museum of Natural History, NAS of Ukraine. Kyiv. 133–141. (Series: Novitates Theriologicae; Pars 10). [In Ukrainian]
- Stetsula, N., Z. Barkasi, I. Zagorodniuk. 2016. Diversity of Muroid rodent communities in key habitats of the Skole Beskids (Eastern Carpathians). *Proceedings of the Theriological School*, **14**: 139–146. [CrossRef](#)
- Taliev, B. S. 1918. Sketch of vegetation. Nature and population of Slobidska Ukraine. *Kharkov province. Manual on local history*. Soyuz Publishing House, Kharkov, 91–154. [In Russian]
- Tkachenko, V. S. 2005. Features of self-development of the meadow steppe Mykhailivska Tsilyna in differently protected areas. *News of the Askania-Nova Biosphere Reserve*, **7**: 18–31. [In Ukrainian]
- Tupikova, N. V. 1947. Ecology of the house mouse of the middle zone of the USSR. *Fauna and Ecology of Rodents*. Moscow State University, Moscow, **2**: 5–68. [In Russian]
- Weisfeld, M. A. 1985. The fox. In: *Arctic Fox. Fox. Raccoon Dog*. Nauka, Moskva, 73–116. [In Russian]
- Volchanetsky, I. B. 1954. To the bird fauna of North-Eastern Ukraine. *Trudy of the Research Institute of Biology and Biological Faculty of the Kharkiv University*, **20**: 47–64. (Series: Academic Notes; Vol. 52). [In Russian]
- Volokh A. M. 2009. Ermine. *Mustela erminea* (Linnaeus, 1758). *Red Data Book of Ukraine. Fauna*. Globalconsulting Publishing House, Kyiv, 539. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. V. 1993. Identification of Eastern European forms of *Sylvemus sylvaticus* (Rodentia) and their geographical distribution. *Vestnik zoologii*, **27** (6): 37–47. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. V. 1999. Steppe fauna hearth of Eastern Europe: its structure and prospects of preservation. *Reports of the National Academy of Sciences of Ukraine*, **5**: 203–210. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I., O. Kondratenko. 2006. Biotope differentiation of species as a basis for existence of high level of species diversity of the fauna. In: *Theriofauna of the East of Ukraine*. Luhansk, 139–148. (Series: Proceedings of the Theriological School; Vol. 7). [In Ukrainian] <https://shorturl.at/kqCKW>
- Zagorodniuk, I. V. 2006. Mammals of the eastern regions of Ukraine: annotated list of species. In: *Theriofauna of the East of Ukraine*. Luhansk, 217–259. (Series: Proceedings of the Theriological School; Vol. 7). [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. V. 2007. Small mammals of the natural reserve Kamiani Mohyly: analysis of fauna composition and historical changes of communities. *Visnyk of Lviv University. Biology series*, **44**: 71–79. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. 2010. Cryptic diversity and changes of views on mammal fauna composition. *Proceedings of the Theriological School*, **10**: 13–27. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Zagorodniuk, I., G. Emelyanov. 2012. Taxonomy and nomenclature of mammals of Ukraine. *Proceedings of the National Museum of Natural History*, **10**: 5–30. [In Ukrainian]
- Zoz, I. 1933. Vegetation of the Mykhailivska virgin soil in the Sumy region. *Journal of the Bio-Botanical Cycle of the VUAN*, No. 5–6: 157–165. [In Ukrainian]



HIBERNATING BAT SPECIES OF BELARUS: RESULTS OF THE WORK OF THE MINSK BAT CONTACT CENTRE 'KAZHANAPOLIS' (2018–2022)

Aliaksei Shpak 

Key words

bats, hibernation, distribution,
Minsk Bat contact centre 'Kazhanapolis', Belarus

doi

<http://doi.org/10.53452/TU2506>

Article info

submitted 16.06.2023

revised 30.06.2023

accepted 30.06.2023

Language

English, Ukrainian summary

Affiliation

Scientific and Practical Centre for
Bioresources, NAS of Belarus
(Minsk, Belarus)

Correspondence

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

Abstract

Bat rehabilitation centres, in addition to their main goal, namely, animal rescue, may provide a significant scientific information, and are also sites for popular science activities. This article presents the results of the work of the Minsk Bat contact centre 'Kazhanapolis' in 2018–2022. The work of the Centre includes the rescue of animals by means of artificial hibernation with subsequent release into the wild. Species identification is carried out directly when possible, but sometimes also by photographs. During the hibernation seasons (October–March) in 2018 to 2022, 565 finds were recorded, accounting for more than 730 individuals of 10 species of bats, including *Barbastella barbastellus*, *Eptesicus nilssonii*, *E. serotinus*, *Myotis dasycneme*, *M. daubentonii*, *Nyctalus noctula*, *Pipistrellus kuhlii*, *P. pygmaeus*, *Plecotus auritus*, and *Vespertilio murinus*. Data were collected from 56 unique localities. Compared to the previous period of work (2007–2017), an increase in the number of recorded species, in the total number of individuals, as well as in the number of localities is shown. By the number of finds (55.47%), as well as recorded specimens (71.32%), *V. murinus* prevails. A significant proportion (more than 5%) of records are those of *N. noctula* (23.28% ind. and 8.31% finds), *E. serotinus* (8.9% ind. and 11.32% finds), and *E. nilssonii* (5.75% ind. and 3% finds). We consider the record of *P. pygmaeus* as accidental or migrant. Most of the finds of *V. murinus*, *E. serotinus*, *P. auritus*, *P. kuhlii*, *M. dasycneme*, and *P. pygmaeus* were represented by solitary individuals. *N. noctula*, *E. nilssonii*, *M. daubentonii*, and *B. barbastellus* are mainly recorded in colonies. The largest colony size (more than 100 ind.) was recorded for *N. noctula*. The sex ratio (M : F) ranges from 33.3 : 66.6% in *E. nilssonii* to 74.2 : 25.8% in *N. noctula*. *Plecotus auritus* and *Myotis dasycneme* are represented exclusively by females. Thus, we state the dominance in the species structure of wintering 'urban bat species' in Belarus of *V. murinus* and, at the same time, the expansion of the winter range of *N. noctula* and *P. kuhlii*. In addition, the collected data significantly contribute to our knowledge on the winter range and some hibernation traits of *B. barbastellus*, *M. dasycneme*, *E. nilssonii*, and *E. serotinus* in Belarus and Eastern Europe.

Cite as

Shpak, A. 2023. Hibernating bat species of Belarus: results of the work of the Minsk bat contact centre 'Kazhanapolis' (2018–2022). *Theriologia Ukrainica*, **25**: 55–67. [In English, with Ukrainian summary]

Зимуючі види кажанів Білорусі: результати роботи Мінського контакт-центру «Кажанополіс» (2018–2022)

Аляксей Шпак

Резюме. Реабілітаційні центри для рукокрилих, крім своєї основної цілі, а саме спасіння тварин, забезпечують збір значної кількості наукової інформації, а також є майданчиками для науково-популярної діяльності. У цій статті представлені результати роботи Мінського контакт-центру з рукокрилих «Кажанополіс» у 2018–2022 роках. Робота центру включає перетримку тварин у період глибокого сну з наступним випуском у природу. Видова ідентифікація здійснюється, по можливості, контактним, але іноді за фотографіями. За цей період протягом гібернаційних сезонів (жовтень–березень) описано 565 знахідок, що налічують понад 730 особин 10 видів рукокрилих, а саме, в алфавітному порядку: *Barbastella barbastellus*, *Eptesicus nilssonii*, *E. serotinus*, *Myotis dasycneme*, *M. daubentonii*, *Nyctalus noctula*, *Pipistrellus kuhlii*, *P. pygmaeus*, *Plecotus auritus* та *Vespertilio murinus*. Дані отримано із 56 унікальних локалітетів. Порівняно з попереднім періодом роботи (2007–2017) показано збільшення кількості зареєстрованих видів, загальної кількості особин та кількості локалітетів. За кількістю знахідок (55.47 %), а також зареєстрованих особин (71.32 %) переважає *V. murinus*. Значну частку (понад 5 %) становлять *N. noctula* (23.28 % особин та 8.31 % знахідок), *E. serotinus* (8.9 % особин та 11.32 % знахідок) та *E. nilssonii* (5.75 % особин та 3 % знахідок). Реєстрацію *P. pygmaeus* ми розглядаємо як випадкову або як мігранта. Більшість знахідок *V. murinus*, *E. serotinus*, *P. auritus*, *P. kuhlii*, *M. dasycneme* та *P. pygmaeus* були представлені одиночними особинами. Головним чином у колоніях представлені *N. noctula*, *E. nilssonii*, *M. daubentonii* та *B. barbastellus*. Найбільший розмір колонії (понад 100 особин) було відзначено для *N. noctula*. Співвідношення статей (М : F) коливається від 33.3 : 66.6 % у *E. nilssonii* до 74.2 : 25.8 % у *N. noctula*. *Plecotus auritus* та *Myotis dasycneme* представлені виключно самками. Таким чином, ми констатуємо домінування у видовій структурі зимуючих «міських видів» Білорусі *V. murinus* і, водночас, розширення зимового ареалу *N. noctula* та *P. kuhlii*. Крім того, зібрані дані роблять істотний внесок у наші знання про зимові ареали та деякі особливості зимівлі *B. barbastellus*, *M. dasycneme*, *E. nilssonii* та *E. serotinus* у Білорусі та Східній Європі.

Ключові слова: кажани, гібернація, розповсюдження, Мінський контакт-центр «Кажанополіс», Білорусь.

Introduction

This article is part of a series of works devoted to the results of the activity of the Minsk Bat contact centre ‘Kazhanapolis’ and a direct continuation of our previous work [Shpak 2018].

Bats are mammals protected in most European countries (Council Directive 92/43/EEC, Bern and Bern Conventions). In Belarus, eight species of bats are included in the national Red Data Book [2015]. To a large extent, the vulnerability of bat populations is determined by their dependence on humans [Voight *et al.* 2016]; many species use human buildings as permanent or temporary shelters, including hibernaculum. ‘Animal–human’ contacts often end in the death of animals or their expulsion from the shelter. Due to the colonial lifestyle of bats, in this case, it can lead to the death of a significant number of animals. To solve this problem, there are rehabilitation centres that, firstly, are engaged in animal rescue and, secondly, in popularisation work to improve people’s attitude towards bats. In addition, the result of the work of such centres is the accumulation of scientific information and monitoring of the bat fauna. Examples include the activities of rehabilitation centres in Ukraine [Prylutska & Vlaschenko 2013; Godlevska 2015; Drebet 2018; Prylutska *et al.* 2023], the Czech Republic [Jahelkova *et al.* 2014], Slovenia [Podgorelec *et al.* 2014], Norway [Kooij 2007], and other countries. The most complete information on the activities of European rehabilitation centres is presented in the report of the Bat Rescue and Rehabilitation IWG of EUROBATS [Report...2015].

The Minsk contact centre ‘Kazhanapolis’ was formally organised in 2018 as a result of cooperation between the National Academy of Sciences of Belarus, APB/BirdLife–Belarus and the Republican Centre for Ecology and Local History. Currently, it functions on the basis of the Lyceum of the

Belarusian State University. The main principles of the Centre's work are described by us in our previous work [Shpak 2018]. It should be noted that in the period of 2007–2017, the activities of the Centre were carried out by the author informally.

Materials and Methods

The data were collected in 56 localities of Belarus during the hibernation seasons in 2018–2022. According to the literature data [Kurskov 1981], all bats found between 1 October and 30 March were considered hibernating. However, there is a possibility that the individuals registered in the beginning of October or second half of March were migrants.

The work of the Centre is mainly to provide information support to persons, who have applied upon detection of bats. If the animals could not be left in their original hibernation roost (grounded animals, found on balconies and in living quarters, during construction works, etc.), bats were accepted by the Centre for rehabilitation and artificial hibernation with subsequent release into the wild. Captured animals were examined for species identification, trauma detection and registration of basic morphometrical parameters. In some cases, species identification was done according to the provided photos. All the information received was added to the database with the following sections: species, date, sex, age, forearm length, weight, place of registration, details, further fate, name of the person applying, phone number, source of information about the Centre, and photo of the animal (if possible).

Geographical terms. 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. These units are abbreviated in the text as 'Vob.' and 'Dis.'

Used abbreviations: *ci*, contact identification; *ph*, photo identification; *gr*, found grounded outside of buildings; *ex*, found outside of buildings (e.g. on the wall).

Acronyms of bat species names, alphabetically: BBAR, *Barbastella barbastellus*; ENIL, *Eptesicus nilssonii*; ESER, *E. serotinus*; MDAS, *Myotis dasycneme*; MDAU, *M. daubentonii*; NNOC, *Nyctalus noctula*; PKUH, *Pipistrellus kuhlii*; PPYG, *P. pygmaeus*; PLAUR, *Plecotus auritus*; VMUR, *Vespertilio murinus*.

Sex and age: M, male; F, female; ?, unknown sex.

List of study localities:

- 1—Astraviec; • 2—Babrujsk; • 3—Bačejkava village, Biešankovičy dis.; • 4—Baranavičy; • 5—Barysaŭ; • 6—Biarezinski Biosphere Reserve; • 7—Biešankovičy; • 8—Brest; • 9—Dobruš; • 10—Dziaržynsk; • 11—Dziatlava; • 12—Dzinaraŭka village, Smaliavičy dis.; • 13—Homiel; • 14—Hrodna; • 15—Kalinaŭka village, Miadziel dis.; • 16—Kamianiec; • 17—Kamianiuki village, Kamianiec dis.; • 18—Klieck; • 19—Kobryn; • 20—Krychaŭ; • 21—Liachavičy; • 22—Lida; • 23—Mahilioŭ; • 24—Maladziečna; • 25—Maržina Horka; • 26—Mazyr; • 27—Minsk; • 28—Moladzi village, Lahojk dis.; • 29—Navahrudak; • 30—Navapolack; • 31—Navickavičy village, Kamianiec dis.; • 32—Orša; • 33—Parachonsk village, Pinsk dis.; • 34—Pinsk; • 35—Polack; • 36—Rečyca; • 37—Salihorsk; • 38—Ščučyn; • 39—Sianno; • 40—Slabodka village, Stoŭbcy dis.; • 41—Slonim; • 42—Smaliavičy; • 43—Smolki village, Haradok dis.; • 44—Starajeľnia village, Dziatlava dis.; • 45—Staryja Darohi; • 46—Stoŭbcy; • 47—Svislač; • 48—Turec-Bajary village, Maladziečna dis.; • 49—Vaŭkavysk; • 50—Viciebsk; • 51—Vierciališki village, Hrodna dis.; • 52—Viliejka; • 53—Vuhliany village, Kamianiec dis.; • 54—Zaslaŭje; • 55—Ždanovičy; • 55—Žlobin; • 56—Žodzina.

Thus, each find is described as follows: Number of locality—date of registration (dd.mm.yy): number of individuals, sex, type of identification (*ci* or *ph*), and details. It should be noted that we distinguish 'find' and 'record.' 'Record' is one specimen. 'Find' may include multiple 'records.' For example, the 'find' of one colony includes 'records' of all individuals.

Results and Discussion

During the hibernation seasons of 2018–2022, for the territory of Belarus ‘Kazhanapolis’ recorded over 730 individuals (565 finds) of 10 bat species, namely *Barbastella barbastellus* (Schreber, 1774), *Eptesicus nilssonii* (Keyserling and Blasius, 1839), *Eptesicus serotinus* (Schreber, 1774), *Myotis dasycneme* (Boie, 1825), *Myotis daubentonii* (Kuhl, 1817), *Nyctalus noctula* (Schreber, 1774), *Pipistrellus kuhlii* (Kuhl, 1817), *Pipistrellus pygmaeus* (Leach, 1825), *Plecotus auritus* (Linnaeus, 1758), and *Vespertilio murinus* Linnaeus, 1758. Most of the finds (556 ind.) were represented by single specimens; more than 174 individuals were found in 11 colonies.

The data are presented as species essays listed alphabetically. Each essay contains a description of the species status in Belarus, an overview of previous finds described in the literature, as well as a list of own records. A full description is provided for *B. barbastellus*, *M. dasycneme*, *M. daubentonii* and *P. pygmaeus*. For *E. nilssonii*, *E. serotinus*, *N. noctula*, *P. kuhlii*, *P. auritus*, and *V. murinus*, a detailed account including literature analysis and our own data for the period of ‘Kazhanapolis’ activity in 2007–2017 was published in our previous work [Shpak 2018] and therefore is presented here in brief.

***Barbastella barbastellus* (Schreber, 1774).** The western barbastelle is a rare species in Belarus [Serzhanin 1961; Kurskov 1981], included in the Red Data Book of Belarus (RDB) [1981]. Currently [Red... 2015], its status is assessed as Endangered (EN). Until 2020, the hibernation was recorded exclusively in the Brest vob. [Serzhanin 1961; Kurskov 1981; Demianchyk & Demianchyk 2008]. In 2020, as a result of bat winter census in underground hibernacula of Belarus, the species was recorded in all voblascs of Belarus, with the exception of Viciebsk vob. [Godlevska et al. 2023]. During the hibernation period, we recorded more than four specimens of *B. barbastellus* in two localities of Hrodna vob.

• 38—02.12.21: 1? ph, ex; • 49—01.02.20: 3+? ph, in.

***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). We recorded more than 42 individuals of *E. nilssonii* in eight localities of four voblascs: Brest, Homiel, Minsk, and Viciebsk. Thirteen individuals were recorded solitary and over 29 in four colonies. The number of recorded individuals in one colony ranged from 3 to 18. Colonies were found in former military bunkers, under the floor and in the attic of private houses.

• 3—26.12.21: 1?, ph, flew into the house; • 4—15.12.19: 1?, ph, in; • 15—27.03.21: 1?, ph, in; • 26—15.12.19: 1M, ci, in; • 27—24.11.19: 1F, ci, in; 28.12.20: 1M, ci, in; 23.11.20: 1?, ph, in; 02.01.21: 1?, ph, in; 03.12.21: colony: 5F, ci, under the floor of a private house; 22.03.22: 1M, ci, in; 23.03.22: 1F, ci, in; 29.11.22: 3?+, ph, in a bunker; 18.12.22: 3?+, ph, in a bunker; • 28—10.11.20: 1?, ph, in; 02.12.22: 1M, ci, in; • 52—08.02.21: 1F (colony (17 ind.) in the attic of a private house, the remaining individuals froze), ci, in; • 56—02.11.20: 1?, ph, in.

***Eptesicus serotinus* (Schreber, 1774).** The species is included in the Annotated list of species of the RDB of Belarus [2004] with the DD (Data deficient) category. ‘Kazhanapolis’ recorded more than 65 individuals of *E. serotinus* in 19 localities of all voblascs except for Viciebsk. Almost all finds (63 ind.) were represented by solitary specimens, but one small group (2 ind.) was recorded in a former military bunker.

• 2—03.02.20: 1?, ph, in • 8—09.11.21: 1?, ph, in; 15.02.22: 1?, ph, gr; • 13—20.01.21: 1?, ph, in; 02.03.21: 1?, ph, in; 14.03.21: 1?, ph, in; 20.10.21: 1?, ph, in; 12.11.21: 1?, ph, ex; 08.02.22: 1?, ph, in; • 14—05.11.21: 1?, ph, in; 09.12.21: 1?, ph, in; • 16—19.12.22: 1?, ph, in; • 17—14.12.21: 1?, ph, in; • 24—22.12.21, 1?, ph, in; • 26—20.02.21: 1?, ph, in; • 27—27.02.18: 1M, ci, in; 07.12.18: 1M, ci, in; 15.12.18: 1F, ci, in; 17.12.18: 1M, ci, in; 20.12.18: 1M, ci, in; 30.12.18: 1F, ci, in; 10.01.19: 1M, ci, in; 21.10.19: 1?, ph, in; 01.12.19: 1M, ci, in; 09.02.20: 1F, ci, gr; 07.03.20: 1?, ph, in; 09.12.20: 1M, ci, in; 14.12.20: 1F, ci, in; 29.12.20: 1M, ci, in; 15.01.21: 1M, ci, in; 20.01.21: 1?, ph, in; 30.01.21: 1?, ph, in; 30.01.21: 1F, ci, in; 22.02.21: 1F, ci, in; 22.02.21: 1F, ci, in; 26.02.21: 1M, ci, in; 26.03.21: 1F, ci, gr; ; 27.03.21: 1?, ph, ex; 29.10.21: 1?, ph, gr;

25.11.21: 1M, ci, gr; 03.12.21: 1?, ph, in; 08.12.21: 1M, ci, in; 11.12.21: 1F, ci, in; 16.12.21: 1F, ci, in; 24.01.22: 1F, ci, in; 25.01.22: 2?+, ph, in a bunker; 07.02.22: 1F, ci, in; 04.10.22: 1?, ph, in; 05.10.22: 1F, ci, in; 08.10.22: 1?, ph, in; 14.11.22: 1?, ph, in; 30.11.22: 1F, ci, in; 30.11.22: 1M, ci, in; 10.12.22: 1F, ci, in; • 29—13.02.22: 1M, ci, under the porch of a private house in a woodpile; • 34—29.12.21: 1?, ph, in; 17.01.22: 1?, ph, in; • 36—21.12.19: 1?, ph, in; • 37—14.12.20: 1?, ph, in; • 40—05.03.20: 3?, ph, in; • 41—15.02.21: 1?, ph, in; • 45—16.12.19: 1?, ph, in; • 47—16.11.19: 1?, ph, gr; • 55—18.02.21: 1?, ph, in; 24.11.21: 1?, ph, in; • 56—30.12.20: 1?, ph, in.

***Myotis dasycneme* (Boie, 1825).** The pond bat is a rare species in Belarus [Serzhanin 1961; Kurskov 1981], included in the Red Book of Belarus [1981]. Currently [Red... 2015] its status is assessed as Endangered (EN). Hibernation of solitary individuals has been recorded in Belarus since the mid-1990s, exclusively in the south-west of Brest vob. [Demianchyk & Demianchyk 2000], where the share of *M. dasycneme* in the total structure of hibernating species was estimated at 0.18% [Demianchyk *et al.* 2012]. All finds described earlier have used the basements of the Brest Fortress casemates as hibernacula. We recorded one hibernating female of *M. dasycneme* in Viciebsk city. It should be noted that this is the only record of the pond bat for the entire period of 'Kazanapolis' activity (2007–2022) and the first outside of Brest vob.

• 50—03.12.18: 1F, ci, in, between window frames.

***Myotis daubentonii* (Kuhl, 1817).** Daubenton's bat is considered in Belarus as a relatively abundant and widespread species of the bat fauna. Until recently, documented records of hibernating *M. daubentonii* were reported exclusively from Brest vob. [Serzhanin 1961; Kurskov 1981; Demianchyk & Demianchyk 2008]. In 2020, as a result of bat winter census in underground hibernacula of Belarus, the species was recorded in all voblascs of Belarus, with the exception of Minsk and Homiel vob. [Godlevska *et al.* 2023]. In 2018–2022, we recorded 16 specimens of *M. daubentonii* in 4 localities of Minsk and Hrodna voblascs. Some of them were solitary (5 ind.) and 11 individuals were found in two colonies. The colony size ranged from two to nine specimens.

• 11—03.11.19: 1?, ph, in; • 15—29.10.20: 2?, ph, in a well; • 27—17.01.19: 1F, ci, in; 14.12.19: 1F, ci, in; 07.12.20: 1M, ci, in; 11.03.21: 1M, ci, gr; • 44—16.12.19: 9?, ph, in.

***Nyctalus noctula* (Schreber, 1774).** The noctule bat is one of the relatively abundant and widespread species of bats in Belarus [Kurskov 1981; Demianchyk & Demianchyk 2008]. We recorded more than 170 individuals of *N. noctula* in 21 localities of all Belarusian voblascs. Forty-four individuals were recorded solitary and more than 124 in three colonies. The colony size ranged from more than 10 to more than 100 ind.

• 2—14.01.20: 1?, ph, gr; • 4—12.12.19: 1?, ph, in; • 5—15.10.19: in flight, 1?, ph; 26.11.19: 1?, ph, in; 09.01.21: colony: 12M+4F, ci, in; 12.11.21: 1?, ph, in; • 6—20.10.21: in flight, 1?, ph; • 7—06.01.22: 1?, ph, in; • 8—20.01.21: 1?, ph, gr; 28.02.21: 1?, ph, gr; 31.03.21: 1?, ph, gr; 25.11.21: 1?, ph, in; 23.03.22: 1?, ph, gr; • 9—07.11.21: in flight, 1?, ph; • 14—30.11.22: colony under the balcony cladding, 100+, ph; • 16—16.03.21: 1?, ph, gr; • 19—25.03.20: 1?, ph, in; • 21—27.12.18: colony, ph, in; • 23—14.01.20: 1?, ph, in; • 24—24.03.22: 1M, ci, gr; • 25—25.12.21: 1M, ph, in; • 26—25.03.20: in flight, 1?, ph; • 27—03.12.19: 1M, ci, in; 06.12.19: 1M, ci, in; 14.01.20: 1M, ci, in; 21.01.20: 1M, ci, in; 30.10.20: 1?, ph, gr; 07.11.20: 1?, ph, in; 21.12.20: 1F, ci, gr; 27.03.21: 1M, ci, gr; • 18.10.21: 1?, ph, in; 11.11.21: 1F, ci, gr; 15.11.21: 1?, ph, in; 18.11.21: 1?, ph, gr; 19.11.21: 1?, ph, gr; 05.12.21: 1?, ph, in; 16.12.21: 1F, ci, in; 06.02.22: 1F, ci, in; 08.02.22: 1?, ph, gr; 11.02.22: 1M, ci, in; 22.03.22: 1M, ci, gr; 22.12.22: 1M, ci, in; • 36—09.12.19: 1?, ph, in; • 37—25.01.21: 1?, ph, in; • 50—24.02.22: 1?, ph, gr; • 54—30.10.21: in flight, 1?, ph; • 55—15.11.20: 1M, ci, in, in group of *V. murinus*.

***Pipistrellus kuhlii* (Kuhl, 1817).** Kuhl's pipistrelle is a new species in the Belarusian fauna. Previous rare finds were recorded in Brest [Demianchyk 2013], Homiel and Minsk voblascs [Shpak & Larchanka 2016; Shpak *et al.* 2022]. All these records were represented by single specimens. We recorded eight individuals in six localities of all voblascs of Belarus except for Hrodna. All hibernating specimens were solitary except for one small group (2 ind.).

- 13—02.12.21: 1?, ph, in; • 16—07.12.21: 1?, ph, in; • 20—06.11.19: 2?, ph, in; • 26—02.12.21: 1F, ci, in;
- 27—09.02.21: 1M, ci, in; 04.01.22: 1?, ph, in; • 50—21.01.21: 1?, ph, in.

***Pipistrellus pygmaeus* (Leach, 1825).** The species is common and widespread in Belarus [Demianchyk & Demianchyk 2008; Shpak *et al.* 2022]. We recorded one hibernating male of *P. pygmaeus* in Minsk city. It is the only record of the hibernating soprano pipistrelle for the entire period of research in Belarus.

- 27—15.10.19: 1M, ci, in.

***Plecotus auritus* (Linnaeus, 1758).** The brown long-eared bat is considered as a relatively abundant and widespread species in Belarus [Serzhanin 1961; Kurskov 1981]. We have recorded 18 individuals of *P. auritus* in 13 localities of Brest, Homiel, Minsk, and Viciebsk voblasćs. All specimens were solitary except for two groups of two individuals.

- 5—29.12.21: 1?, ph, in a basement; • 8—04.11.21: 1?, ph, in; • 12—04.12.20: 1?, ph, in; • 18—03.10.19: 1?, ph, in; • 27—25.01.20: 2F, ci, in; 06.10.21: 1?, ph, gr; • 31—05.01.22: 1?, ph, in; • 33—13.01.22: 1?, ph, in a basement; • 36—10.12.20: 1?, ph, in; • 43—21.01.18: 1?, ph, in; • 46—12.12.18: 1?, ph, in; • 48—19.01.22: 2?, ph, in a basement; • 50—18.01.19: 1?, ph, in; 08.10.21: 1?, ph, gr; 03.03.22: 1?, ph, in; • 53—25.01.20: 1?, ph, in.

***Vespertilio murinus* Linnaeus, 1758.** The parti-coloured bat is a widespread species in Belarus [Kurskov 1981; Demianchyk & Demianchyk 2008]. The species is regularly recorded in Minsk and other cities in both summer and winter [Shpak 2017; 2018]. We have recorded 405 individuals of *V. murinus* in 23 localities of all voblasćs. All recorded specimens were solitary except for one small group (3 ind.).

- 1—12.12.20: 1F, ci, in; 28.12.21: 1?, ph, in; • 2—20.01.21: 1?, ph, in; 08.12.22: 1?, ph, in; • 5—17.01.19: 1M, ci, in; 16.02.22: 1F, ci, in; • 8—12.01.19: 1?, ph, in; 15.10.22: 1?, ph, gr; 14.12.22: 1?, ci, in; • 10—14.01.22: 1?, ph, in; • 13—14.02.21: 1?, ph, in; 30.12.21: 1?, ph, in; 20.11.22: 1?, ph, in; 30.11.22: 1F, ci, in;
- 14—18.11.19: 1?, ph., in; 11.12.19: 1?, ph, gr; 07.12.20: 1?, ph, in; 13.12.20: 1?, ph., in; 09.12.21: 1?, ph., in; 26.12.21: 1?, ph., in; 26.10.22: 1?, ph, gr; • 19—21.01.19: 1?, ph., in; • 22—03.02.22: 1?, ph, in; • 23—29.11.21: 1?, ph, gr; 05.12.22: 1?, ph, in; • 24—22.02.21: 1F, ci, in; • 27—23.01.18: 1M, ci, in; 12.03.18: 1F, ci, gr; 13.03.18: 1F, ci, in; 15.11.18: 1M, ci, in; 16.11.18: 1M, ci, in; 16.11.18: 1F, ci, in; 18.11.18: 1M, ci, in; 19.11.18: 1M, ci, in; 19.11.18: 1F, ci, gr; 20.11.18: 1M, ci, in; 25.11.18: 1M, ci, in; 25.11.18: 1F, ci, in; 27.11.18: 1F, ci, in; 27.11.18: 1M, ci, in; 27.11.18: 1F, ci, in; 29.11.18: 1F, ci, in; 29.11.18: 1M, ci, in; 30.11.18: 1M, ci, in; 01.12.18: 1F, ci, in; 02.12.18: 1M, ci, in; 03.12.18: 1M, ci, in; 04.12.18: 1F, ci, in; 05.12.18: 1F, ci, in; 06.12.18: 1M, ci, in; 07.12.18: 1M, ci, in; 08.12.18: 1M, ci, in; 09.12.18: 1M, ci, in; 10.12.18: 1F, ci, in; 11.12.18: 1F, ci, in; 12.12.18: 1M, ci, in; 13.12.18: 1F, ci, in; 14.12.18: 1F, ci, in; 14.12.18: 1F, ci, in; 15.12.18: 1M, ci, in; 15.12.18: 1M, ci, in; 15.12.18: 1F, ci, in; 16.12.18: 1M, ci, in; 17.12.18: 1F, ci, in; 18.12.18: 1M, ci, in; 20.12.18: 1M, ci, in; 20.12.18: 1M, ci, in; 21.12.18: 1F, ci, in; 04.01.19: 1M, ci., in; 09.01.19: 1M, ci., in; 11.01.19: 1?, ph., in; 11.01.19: 1?, ph., gr; 12.01.19: 1F, ci., in; 14.01.19: 1F, ci., in; 16.01.19: 1F, ci., in; 18.01.19: 1M, ci., in; 19.01.19: 1F, ci., in; 03.10.19: 1M, ci, gr; 05.10.19: 1?, ph., gr; 05.10.19: 1?, ph., in; 07.10.19: 1?, ph., in; 07.10.19: 1?, ph., in; 11.10.19: 1?, ph., in; 12.10.19: 1?, ph., in; 14.10.19: 1?, ph., in; 14.10.19: 1?, ph., in; 15.10.19: 1?, ph., in; 15.10.19: 1?, ph., in; 16.10.19: 1?, ph., in; 21.10.19: 1?, ph., in; 22.10.19: 1?, ph., in; 23.10.19: 1?, ph., in; 23.10.19: 1?, ph., in; 23.10.19: 1?, ph., gr; 31.10.19: 2?, ph., in; 04.11.19: 1?, ph., in; 05.11.19: 1?, ph., in; 05.11.19: 1?, ph., in; 06.11.19: 1?, ph., in; 06.11.19: 1?, ph., in; 09.11.19: 1?, ph., in; 12.11.19: 1?, ph., in; 12.11.19: 1?, ph., in; 13.11.19: 1?, ph., in; 14.11.19: 1?, ph., in; 14.11.19: 1?, ph., in; 15.11.19: 1?, ph., in; 16.11.19: 1?, ph., in; 18.11.19: 1F, ci., in; 20.11.19: 1?, ph., in; 20.11.19: 1?, ph., gr; 21.11.19: 1F, ci., gr; 23.11.19: 1F, ci., in; 25.11.19: 1F, ci., in; 25.11.19: 1F, ci., in; 26.11.19: 1F, ci., in; 27.11.19: 1M, ci., in; 27.11.19: 1M, ci., in; 27.11.19: 1F, ci., in; 28.11.19: 1F, ci., in; 29.11.19: 1M, ci., in; 30.11.19: 1M, ci., in; 30.11.19: 1M, ci., in; 02.12.19: 1F, ci., in; 02.12.19: 1M, ci., in; 03.12.19: 1F, ci., in; 03.12.19: 1M, ci., in; 03.12.19: 1F, ci., in; 03.12.19: 1F, ci., in; 04.12.19: 1M, ci., in; 04.12.19: 1F, ci., in; • 06.12.19: 1F, ci., in; 07.12.19: 1F, ci., in; 09.12.19: 1F, ci., in; 09.12.19: 1M, ci., in; 09.12.19: 1M, ci., in; 10.12.19: 1F, ci., in; 10.12.19: 1M, ci., in; 11.12.19: 1M, ci., in; 11.12.19: 1M, ci., in; 13.12.19: 1F, ci., in; 13.12.19: 1F, ci., in; 18.12.19: 1F, ci., gr; 18.12.19: 1F, ci., in; 20.12.19: 1F, ci., in; 20.12.19: 1M, ci., in; 23.12.19: 1F, ci., in; 23.12.19: 1F, ci., in; 26.12.19: 1F, ci., in; 28.12.19: 1M, ci., in; 28.12.19: 1M, ci., in; 29.12.19: 1F, ci., in; 30.12.19: 1M, ci., in; 02.01.20: 1F, ci., gr; 03.01.20: 1M, ci., in; 04.01.20: 1F, ci., in; 09.01.20: 1F, ci., in; 18.01.20: 1F, ci., in; 20.01.20: 1M, ci., gr;

25.01.20: 1M, ci, in; 03.02.20: 1?, ph, in; 06.02.20: 1F, ci, in; 15.02.20: 1F, ci, gr; 18.02.20: 1F, ci, in; 19.02.20: 1F, ci, gr; 05.03.20: 1F, ci, in; 05.03.20: 1M, ci, in; 23.03.20: 1F, ci, in; 26.03.20: 1M, ci, gr; 28.03.20: 1?, ph, gr; 30.10.20: 1?, ph, gr; 02.11.20: 1?, ph, gr; 02.11.20: 1?, ph, in; 06.11.20: 1?, ph, in; 07.11.20: 1?, ph, in; 09.11.20: 1?, ph, in; 09.11.20: 1?, ph, gr; 09.11.20: 1?, ph, in; 18.11.20: 1?, ph, in; 19.11.20: 1?, ph, in; 21.11.20: 1?, ph, in; 23.11.20: 1?, ph, in; 24.11.20: 1?, ph, in; 24.11.20: 1?, ph, in; 28.11.20: 1M, ci, gr; 30.11.20: 1F, ci, in; 02.12.20: 1F, ci, in; 03.12.20: 1M, ci, in; 04.12.20: 1F, ci, in; 04.12.20: 1M, ci, in; 04.12.20: 1F, ci, in; 06.12.20: 1F, ci, in; 07.12.20: 1F, ci, in; 08.12.20: 1M, ci, in; 08.12.20: 1F, ci, in; 10.12.20: 1F, ci, in; 12.12.20: 1F, ci, in; 12.12.20: 1M, ci, in; 13.12.20: 2F, ci, in; 14.12.20: 1M, ci, in; 15.12.20: 1F, ci, in; 15.12.20: 1?, ph, in; 16.12.20: 1F, ci, in; 16.12.20: 1F, ci, in; 17.12.20: 1F, ci, in; 18.12.20: 1F, ci, in; 18.12.20: 1M, ci, in; 20.12.20: 1M, ci, in; 20.12.20: 1M, ci, in; 21.12.20: 1F, ci, in; 21.12.20: 1M, ci, in; 23.12.20: 1F, ci, in; 29.12.20: 1F, ci, in; 06.01.21: 1F, ci, in; 09.01.21: 1F, ci, in; 11.01.21: 1M, ci, in; 13.01.21: 1F, ci, in; 15.01.21: 1M, ci, in; 15.01.21: 1M, ci, in; 23.01.21: 1F, ci, in; 23.01.21: 1F, ci, in; 23.01.21: 1F, ci, in; 29.01.21: 1?, ph, in; 30.01.21: 1?, ph, in; 06.02.21: 1F, ci, in; 15.02.21: 1F, ci, in; 18.02.21: 1M, ci, in; 25.02.21: 1F, ci, in; 26.02.21: 1M, ci, in; 27.02.21: 1F, ci, in; 15.03.21: 1F, ci, in; 20.03.21: 1F, ci, in; 02.10.21: 1?, ph, gr; 07.10.21: 1?, ph, gr; 13.10.21: 1?, ph, in; 19.10.21: 1?, ph, in; 23.10.21: 1?, ph, in; 27.10.21: 1?, ph, gr; 28.10.21: 1?, ph, in; 29.10.21: 1?, ph, in; 30.10.21: 1?, ph, gr; 01.11.21: 1?, ph, gr; 12.11.21: 1?, ph, in; 12.11.21: 1?, ph, in; 13.11.21: 1F, ci, in; 15.11.21: 1?, ph, ex; 15.11.21: 1?, ph, in; 17.11.21: 1?, ph, in; 23.11.21: 1M, ci, in; 25.11.21: 1M, ci, in; 26.11.21: 1F, ci, in; 27.11.21: 1?, ph, in; 29.11.21: 1F, ci, in; 01.12.21: 1F, ci, in; 02.12.21: 1F, ci, in; 02.12.21: 1F, ci, in; 03.12.21: 1?, ph, in; 05.12.21: 1M, ci, in; 05.12.21: 1F, ci, in; 06.12.21: 1M, ci, in; 07.12.21: 1M, ci, in; 08.12.21: 1F, ci, in; 10.12.21: 1F, ci, in; 11.12.21: 1F, ci, in; 14.12.21: 1F, ci, in; 14.12.21: 1?, ph, in; 16.12.21: 1F, ci, in; 16.12.21: 1M, ci, in; 19.12.21: 1F, ci, in; 19.12.21: 1F, ci, in; 19.12.21: 1F, ci, in; 23.12.21: 1F, ci, gr; 30.12.21: 1?, ph, gr; 31.12.21: 1?, ph, in; 03.01.22: 1M, ci, in; 03.01.22: 1M, ci, in; 05.01.22: 1M, ci, in; 08.01.22: 1M, ci, in; 12.01.22: 1F, ci, in; 18.01.22: 1F, ci, gr; 21.01.22: 1F, ci, in; 28.01.22: 1F, ci, in; 10.02.22: 1?, ph, in; 10.02.22: 1F, ci, in; 11.02.22: 1F, ci, in; 11.02.22: 1M, ci, in; 12.02.22: 1M, ci, in; 11.02.22: 1M, ci, in; 13.03.22: 1F, ci, in; 23.03.22: 1?, ph, ex; 05.10.22: 1?, ph, gr; 05.10.22: 1?, ph, in; 08.10.22: 1?, ph, gr; 10.10.22: 1?, ph, gr; 10.10.22: 1?, ph, in; 11.10.22: 1?, ph, gr; 11.10.22: 1?, ph, gr; 18.10.22: 1?, ph, gr; 22.10.22: 1?, ph, in; 22.10.22: 1?, ph, in; 23.10.22: 1?, ph, in; 28.10.22: 1?, ph, ex; 30.10.22: 1?, ph, in; 03.11.22: 1?, ph, gr; 09.11.22: 1?, ph, in; 10.11.22: 1?, ph, ex; 17.11.22: 1?, ph, in; 17.11.22: 1?, ph, in; 18.11.22: 1M, ci, in; 19.11.22: 1F, ci, in; 20.11.22: 1M, ci, in; 20.11.22: 1F, ci, in; 22.11.22: 1F, ci, in; 22.11.22: 1F, ci, in; 22.11.22: 1F, ci, in; 23.11.22: 1F, ci, in; 23.11.22: 1M, ci, in; 24.11.22: 1F, ci, in; 24.11.22: 1F, ci, in; 24.11.22: 1M, ci, in; 25.11.22: 1M, ci, in; 25.11.22: 1F, ci, in; 26.11.22: 1M, ci, in; 27.11.22: 1M, ci, in; 27.11.22: 1M, ci, in; 28.11.22: 1M, ci, in; 28.11.22: 1M, ci, in; 28.11.22: 1F, ci, in; 28.11.22: 1M, ci, in; 29.11.22: 1F, ci, in; 30.11.22: 1F, ci, in; 01.12.22: 1F, ci, in; 01.12.22: 1F, ci, in; 02.12.22: 1M, ci, in; 03.12.22: 1M, ci, in; 05.12.22: 1M, ci, in; 06.12.22: 1?, ph, in; 06.12.22: 2 (1M+1F), ci, in; 07.12.22: 1F, ci, in; 08.12.22: 1M, ci, in; 08.12.22: 1F, ci, in; 08.12.22: 1F, ci, in; 08.12.22: 1F, ci, in; 09.12.22: 1F, ci, in; 09.12.22: 1F, ci, in; 09.12.22: 1F, ci, in; 10.12.22: 1F, ci, in; 11.12.22: 1F, ci, in; 11.12.22: 1F, ci, in; 11.12.22: 1F, ci, in; 12.12.22: 1F, ci, in; 12.12.22: 1F, ci, in; 13.12.22: 1M, ci, in; 13.12.22: 1M, ci, in; 15.12.22: 1M, ci, in; 18.12.22: 1F, ci, in; 18.12.22: 1M, ci, in; 18.12.22: 1F, ci, in; 19.12.22: 1F, ci, in; 19.12.22: 1M, ci, in; 20.12.22: 1F, ci, in; 20.12.22: 1M, ci, in; 21.12.22: 1M, ci, in; 21.12.22: 1M, ci, in; 21.12.22: 1F, ci, in; 21.12.22: 1F, ci, in; 22.12.22: 1F, ci, in; 22.12.22: 1F, ci, in; 22.12.22: 1F, ci, in; 23.12.22: 1F, ci, in; 24.12.22: 1M, ci, in; 25.12.22: 1F, ci, gr; 25.12.22: 1F, ci, in; 26.12.22: 1F, ci, in; 26.12.22: 1M, ci, in; 26.12.22: 1F, ci, in; 30.12.22: 1M, ci, in; •30—03.01.21: 1M, ci, in; •32—15.02.21: 1?, ph, in; •35—21.11.19: 1?, ph, in; 26.11.21: 1?, ph, in; 29.11.21: 1?, ph, in; •37—12.01.22: 1?, ph, in; •39—11.10.22: 1?, ph, in; •42—28.11.19: 1F, ci, in; 22.11.21: 1M, ci, in; •50—11.10.19: 1?, ph, gr; 12.10.19: 1?, ph, gr; 15.10.19: 1?, ph, gr; 18.10.19: 1?, ph, in; 02.11.20: 1?, ph, in; 06.11.21: 1M, ci, in; •51—25.01.18: 1?, ph, in; •52—29.11.22: 1?, ph, in; •55—15.11.20: 1F, 2M, ci, in; 16.11.21: 1?, ph, in; •56—27.03.21: 1?, ph, in; 29.11.21: 1?, ph, in; 26.03.22: 1F, ci, gr;

When discussing the results obtained, several important aspects of our study should be taken into account. Firstly, 'Kazhanapolis' is not engaged in a purposeful search for hibernation shelters of bats with subsequent counting of the number of individuals. All the finds described by us are accidental finds of individuals, with a few exceptions, inside or outside various types of used premises (residential, commercial, auxiliary, etc.), or on the ground. Secondly, in view of the foregoing, our data largely represent the 'urban' fauna of bats.

In total, over 730 individuals (565 finds) of 10 species of bats were recorded in 56 different localities of Belarus during the period presented. In the previous period (2007–2017), we recorded more than 113 finds of 6 species from 18 localities. Thus, there was a significant increase in all parameters, despite the shorter period of activity.

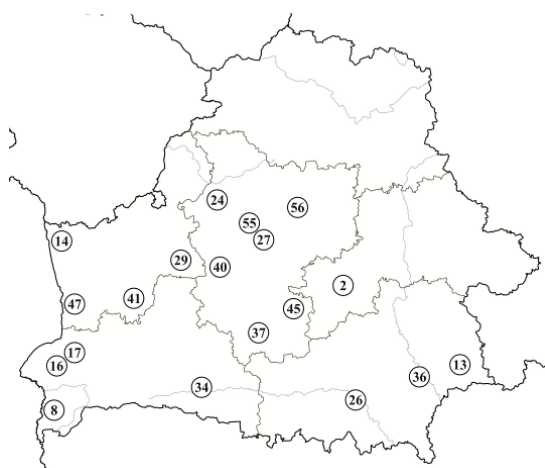
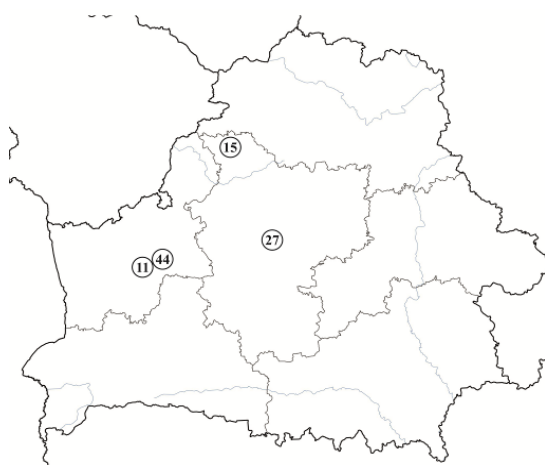
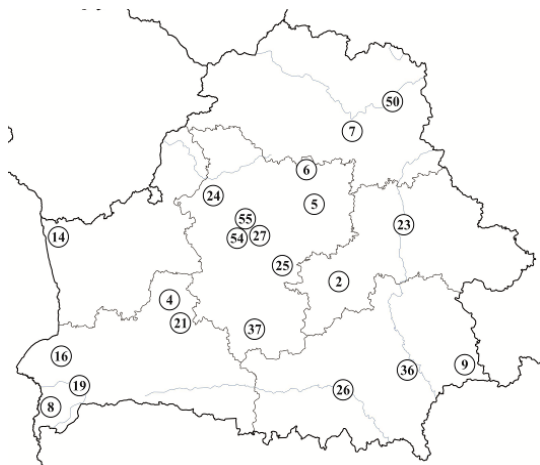
*Barbastella barbastellus**Eptesicus nilssonii**E. serotinus**Myotis dasycneme**Myotis daubentonii**Nyctalus noctula*

Fig. 1. Localities of finds of wintering bats in Belarus: *Barbastella barbastellus*, *Eptesicus nilssonii*, *E. serotinus*, *Myotis dasycneme*, *M. daubentonii*, and *Nyctalus noctula*. Numbers correspond to the list of localities in Materials and Methods.

Рис. 1. Місцезнаходження зимуючих кажанів в Білорусі: *Barbastella barbastellus*, *Eptesicus nilssonii*, *E. serotinus*, *Myotis dasycneme*, *M. daubentonii*, *Nyctalus noctula*. Номери відповідають списку локалітетів в розділі «Матеріали і методи».

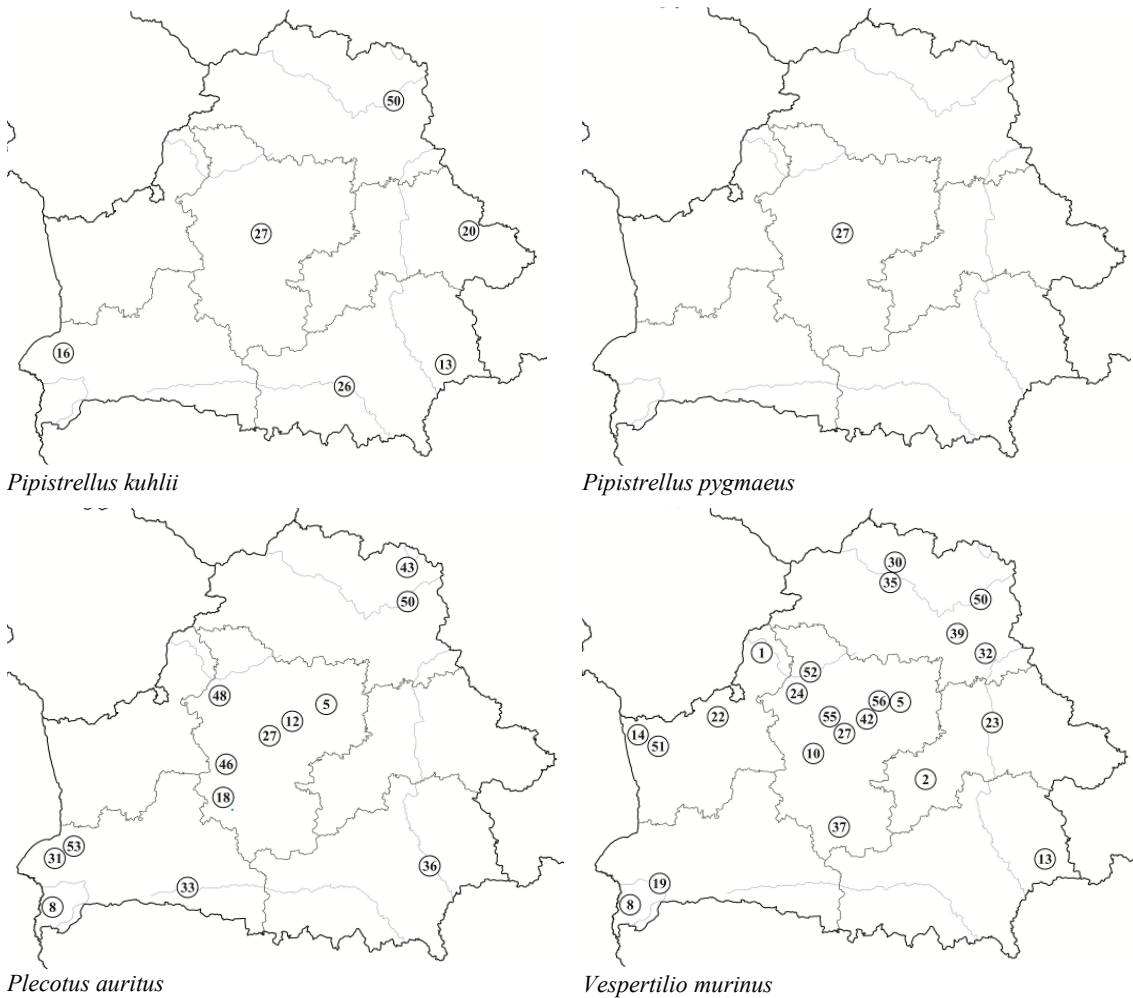


Fig. 2. Localities of finds of wintering bats in Belarus: *Pipistrellus kuhlii*, *P. pygmaeus*, *Plecotus auritus*, and *Vespertilio murinus*. Numbers correspond to the list of localities in Materials and Methods.

Рис. 2. Місцезнаходження зимуючих кажанів в Білорусі: *Pipistrellus kuhlii*, *P. pygmaeus*, *Plecotus auritus*, *Vespertilio murinus*. Номери відповідають списку локалітетів в розділі «Матеріали і методи».

In relation to the recorded species, we have found all species of the past period and, in addition, *B. barbastellus*, *M. dasycneme*, *M. daubentonii*, and *P. pygmaeus*. Thus, we recorded all bat species wintering in Belarus, with the exception of *Myotis mystacinus/Myotis brandtii*, *Myotis nattereri*, and *Plecotus austriacus*.

For the first time in Belarus, *P. pygmaeus* was recorded during the hibernation period. However, taking into account the date of record (October 15, 2019) and the single character of this find, we assume that this is either an accidental or migrating individual.

The absence of *M. nattereri*, *M. mystacinus/brandtii* complex, and *P. austriacus* among our finds can be explained by the relative rarity of these species; they are included in the Red Data Book of Belarus [2015].

In 2018–2022, there was a gradual increase in the number of finds (Fig. 3) compared to the period of 2007–2017. This is due to the growth in the information about our activities, as well as popular science activity (lectures, seminars, International Bat Nights, etc.).

By months, there is an increase in the number of finds from October ($n = 49$, Avg = 16.3) reaching an absolute maximum in December ($n = 211$, Avg = 42.2). In January, there is a significant de-

crease in the number of registrations ($n = 69$, Avg = 13.8), reaching an absolute minimum in March ($n = 32$, Avg = 8.0) (Fig. 4).

In quantitative terms, among the recorded individuals, the species are distributed in the following order: *V. murinus*, *N. noctula*, *E. serotinus*, *E. nilssonii*, *P. auritus*, *M. daubentonii*, *P. kuhlii*, *B. barbastellus*, *M. dasycneme*, and *P. pygmaeus*. It should be noted that when calculating the number of finds, the picture looks somewhat different: relatively large (8–405 ind.) in *V. murinus*, *E. serotinus*, *N. noctula*, *E. nilssonii*, *P. auritus*, and *M. daubentonii*, and relatively small (1–4 ind.) in *P. kuhlii*, *B. barbastellus*, *M. dasycneme*, and *P. pygmaeus* (Table 1).

Thus, *Vespertilio murinus* predominates among both records and finds, represented mainly by solitary individuals. The prevalence of solitary individuals is also shown for *E. serotinus*, *M. dasycneme*, and *P. pygmaeus* (although the latter two species are represented by single individuals), and, to a lesser extent, to *P. auritus* and *P. kuhlii*. In *N. noctula*, *E. nilssonii*, *M. daubentonii*, and *B. barbastellus*, most of the individuals were found in colonies of various size (Fig. 5). The largest colony size (more than 100 ind.) was recorded for *N. noctula*.

Regarding the sex ratio, the following should be noted: *P. auritus*, *M. dasycneme*, and *P. pygmaeus* were represented exclusively by females, although the latter two species are represented by single individuals. In general, for other species, there is a more or less equilibrium sex ratio, which nevertheless ranges from M: 33.3% & F: 66.6% for *E. nilssonii* to M: 74.2% & F: 25.8% for *N. noctula*. The significant male predominance in *N. noctula* in Central Europe is also confirmed by previous studies [Strelkov 1969; Lehnert et al. 2018].

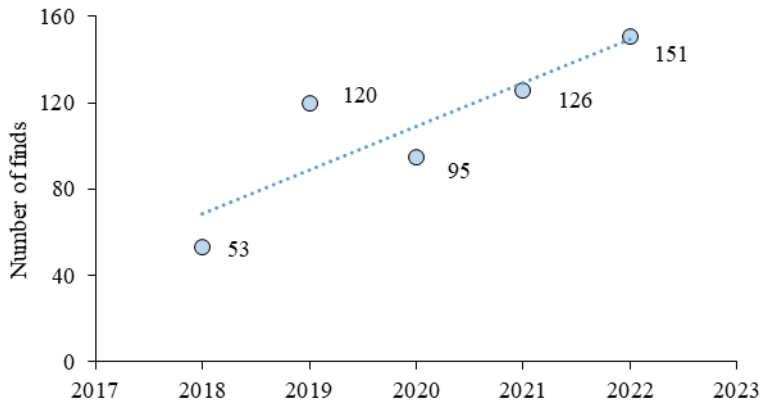


Fig. 3. Number of finds recorded by years.

Рис. 3. Кількість знахідок, зареєстрованих за роками.

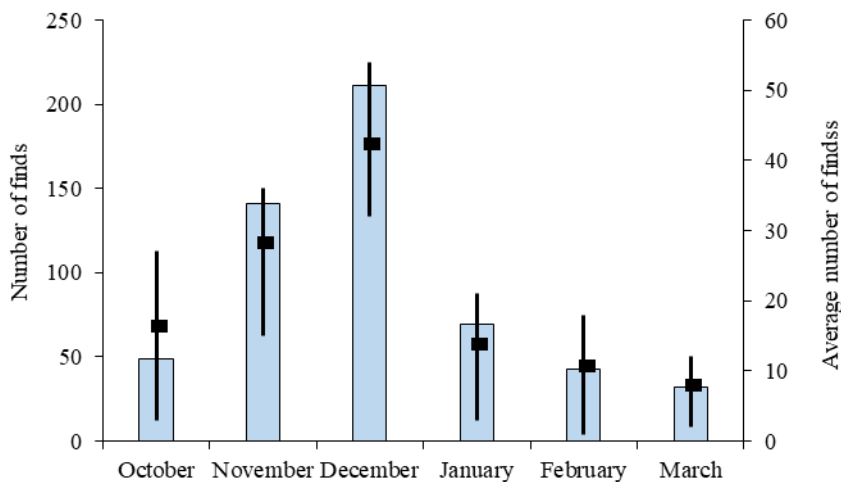


Fig. 4. Total and average number of finds recorded by years.

Рис. 4. Загальна та середня кількість знахідок, зареєстрованих за місяцями.

Table 1. The number and percentage of records and finds of bat species

Таблиця 1. Кількість та відсоткове співвідношення реєстрацій та знахідок видів кажанів

Species	Records		Finds	
	N	%	N	%
<i>Barbastella barbastellus</i>	4	0.54	2	0.35
<i>Eptesicus nilssonii</i>	42	5.75	17	3
<i>Eptesicus serotinus</i>	65	8.9	64	11.32
<i>Myotis dasycneme</i>	1	0.13	1	0.17
<i>Myotis daubentonii</i>	16	2.19	7	1.23
<i>Nyctalus noctula</i>	170	23.28	47	8.31
<i>Pipistrellus kuhlii</i>	8	1.09	7	1.23
<i>Plecotus auritus</i>	18	2.46	17	3
<i>Pipistrellus pygmaeus</i>	1	0.13	1	0.17
<i>Vespertilio murinus</i>	405	55.47	403	71.32

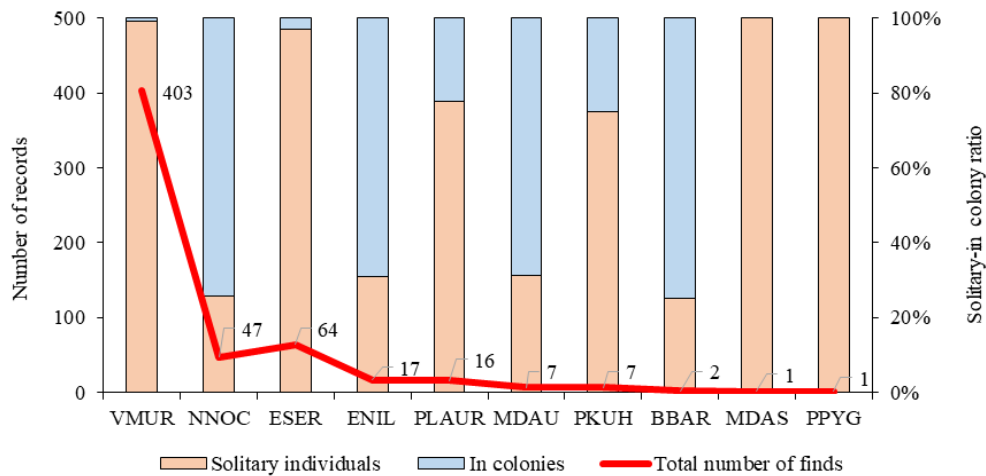


Fig. 5. Ratio of solitary/colonial individuals. The order of species is given in accordance with the number of records.

Рис. 5. Співвідношення одиночних особин та особин у складі колоній. Порядок видів наведено відповідно до кількості зареєстрованих особин.

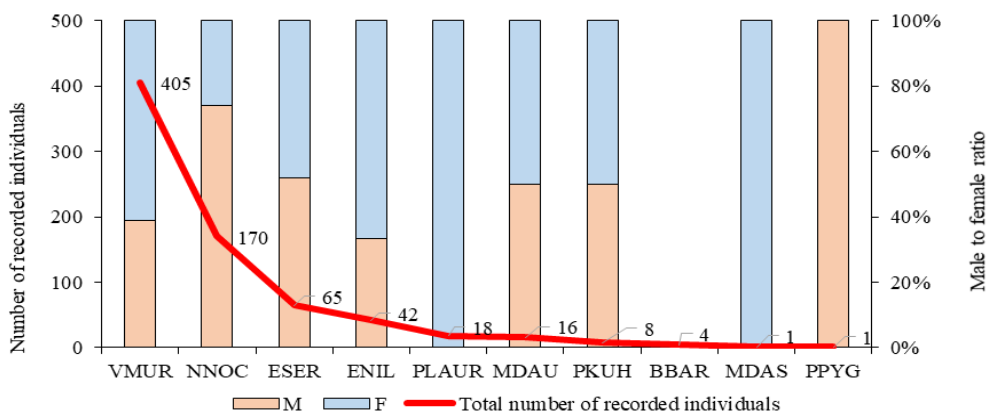


Fig. 6. Male to female ratio. The order of species is given in accordance with the number of records.

Рис. 6. Співвідношення самців та самок. Порядок видів наведено відповідно до кількості зареєстрованих особин.

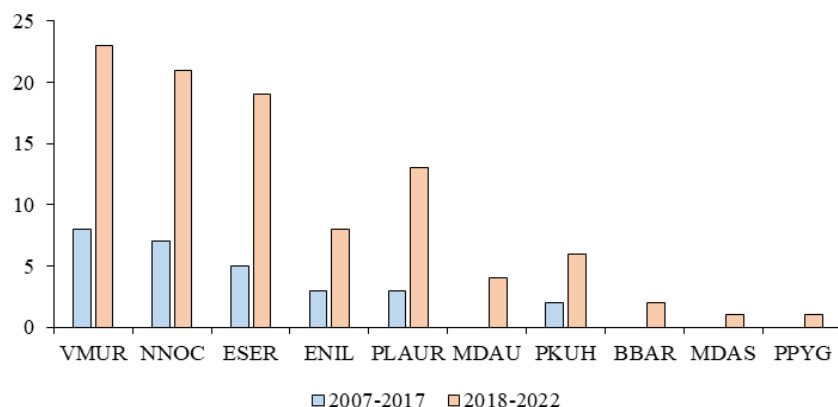


Fig. 7. Number of localities in 2007–2017 and 2018–2022. The order of species is given in accordance with the number of records.

Рис. 7. Кількість локалітетів у 2007–2017 та 2018–2022. Порядок видів наведено відповідно до кількості зареєстрованих особин.

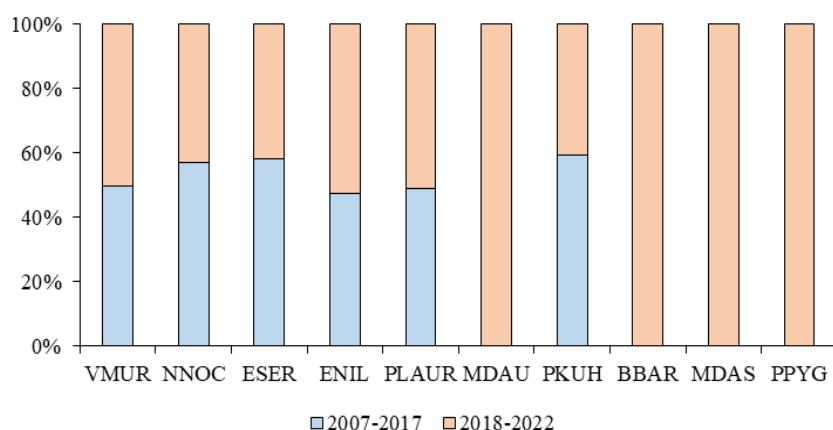


Fig. 8. Percentage of bats recorded in 2007–2017 and 2018–2022. The order of species is given in accordance with the number of records.

Рис. 8. Відсоткове співвідношення кажанів, зареєстрованих у 2007–2017 та 2018–2022. Порядок видів наведено відповідно до кількості зареєстрованих особин.

Compared to the previous period (2007–2017), there is an increase in the number of recorded localities for all species (Fig. 7). We assume there are several possible explanations for this:

- Distribution of information about the activities of ‘Kazhanapolis’ in the media and, as a result, an increase in the number of requests. This reason may be true for sedentary species (*E. serotinus*, *E. nilssonii*, *M. daubentonii*, *P. auritus*, and *M. dasycneme*);
- Further expansion of the hibernation range of *N. noctula* and *V. murinus*—species that were previously considered migratory;
- Expansion of the range of a new species for Belarus—*P. kuhlii*;
- A combination of all of the above reasons.

The percentage of finds of various species when comparing data from 2007–2017 and 2018–2022 did not change significantly (Fig. 8), with the exception of *M. daubentonii*, *B. barbastellus*, *M. dasycneme*, and *P. pygmaeus*, the number of which, however, is small. In our opinion, this comparison adequately reflects the species structure of the ‘urban’ bat fauna in Belarus, and shows the high reliability of our previous work (2007–2017) despite the small sample size presented at that time (113 finds).

Conclusion

As a result of the work of ‘Kazhanapolis’ in 2018–2022, 10 species of bats wintering in Belarus were recorded. Compared to the period of 2007–2017, an increase in the number of recorded species and in the total number of individuals and localities is shown. The largest number of individuals during the hibernation season is on average recorded in December, and the smallest in March.

For the so-called 'urban' bat fauna, a significant predominance of *V. murinus*, *N. noctula*, and *E. serotinus* is shown, while the absolute dominant is *V. murinus*, both in terms of the number of finds and individuals. For *N. noctula*, a species that until recently was considered migratory, a significant expansion of the hibernation range is shown. With regard to *E. serotinus*, it should be noted that for the entire period of activity of 'Kazhanapolis' (2007–2022), there were no records in northern Belarus.

Of considerable interest are the registrations of species included in the Red Data Book, namely *B. barbastellus*, *E. nilssonii*, and *M. dasycneme*. Our data significantly expand the understanding of the distribution of these species in Belarus. In addition, data were obtained confirming the further expansion of the *P. kuhlii* in Belarus.

Acknowledgements

We thank all volunteers for their kind help. At different times, the activity of Kazanapolis was supported by APB/BirdLife–Belarus, National Academy of Sciences of Belarus, Republican Centre for Ecology and Local History and Lyceum of Belarusian State University. We are also grateful to Lena Godlevska for her help as well as to two anonymous reviewers for their many insightful comments and suggestions.

References

- Demjanchyk, V. T., M. G. Demjanchyk. 2000. *Bats of Belarus: Handbook — Field Guide*. S. Lavrov Publishers, Brest, 1–216. [In Russian]
- Demjanchyk, M. G., V. T. Demjanchyk. 2008. *Protection of Bats in Belarus*. Alternativa, Brest, 1–112. [In Russian]
- Demjanchik, M. G., V. T. Demjanchik, V. V. Demjanchik. 2012. Chiroptera in human's ecosystems in North-west part of Polesye during climatic dynamics. *Naukovyj Visnyk Volynskogo Nacionalnogo Universitetu imeni Lesi Ukrainki*, **2** (2): 30–36. [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]
- Drebet, M. 2018. Bat fauna monitoring in urban landscapes of Podillia (Ukraine) based on results of the work of Kami-anets-Podilskyi contact centre. *Theriologia Ukrainica*, **16**: 145–148. [CrossRef](#)
- Godlevska, L. 2015. Results of the work of the Kyiv Bat contact centre in 2012–2015. *Proceedings of the Theriological School*, **13**: 11–19. [CrossRef](#)
- Godlevska, L., Shpak, A., Savchenko, M., Vorobei, P. 2023. Discovering underground bat hibernacula in lowland eastern Europe. *Turkish Journal of Zoology*, **47** (4): 253–260. [CrossRef](#)
- Jahelkova, H., Ja. Neckářová, A. Bláhová, [et al.] 2014. First record of *Hypsugo savii* in Prague and summary of winter records of *Pipistrellus nathusii* from Prague and close surroundings (Czech Republic). *Vespertilio*, **17**: 95–101.
- Kooij, J. van der. 2007. Norsk Zoologisk Forenings fl aggermussmottak — fem år har gått [The Norwegian Zoological Society's bat care centre — five years of practice]. *Fauna*, **60** (3–4): 183–189.
- Kurskov, A. N. 1981. *Bats of Belarus*. Navuka i technika, Minsk, 1–136. [In Russian]
- Lehnert, L. S., S Kramer-Schadt, T. Teige, [et al.] 2018. Variability and repeatability of noctule bat migration in Central Europe: evidence for partial and differential migration. *Proc R Soc B* **285** (1893): 20182174 [CrossRef](#)
- National System of Geographic Names Transmission into Roman Alphabet in Belarus. 2007. Ninth United Nations Conference on the Standardization of Geographical Names. New York. Document E/CONF.98/CRP.21
- Podgorelec, M., A. Petrinjak, J. Mlakar, [et al.] 2014. Voluntary helpline provides important data on bats in Slovenia. *13th European Bat Research Symposium*. Šibenik, Croatia, 133.
- Prylutska, A., A. Vlaschenko. 2013. Material on the bat distribution on the base of results of contact-center in Kharkov (2008–2012). *Biological systems*, **5** (4): 532–537. [In Ukrainian]
- Prylutska, A., M. Yerofeieva, V. Bohodist, A. Shulenko, A. But, [et al.] 2023. The dataset of bat (Mammalia, Chiroptera) occurrences in Ukraine collected by the Ukrainian Bat Rehabilitation Center (2011–2022). *Biodiversity Data Journal*, **11**: e99243. [CrossRef](#)
- 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. 2004. Minsk, 1–320. [In Russian]
- Red Data Book of Belarus. 2015. Minsk, 1–320. [In Russian]
- Report of the IWG on Bat Rescue and Rehabilitation. 2015. *20th Meeting of the Advisory Committee of UNEP / EUROBATS*. 23–25 March 2015. Budva, Montenegro, 1–17.
- 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., A. Larchanka. 2016. Range expansion of Kuhl's Pipistrelle (*Pipistrellus kuhlii*) into Belarus. *Proceedings of the Theriological School*, **14**: 99–102. [CrossRef](#)
- Shpak, A. 2017. 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., L. Godlevska, A. Larchanka, M. Savchenko, P. Vorobei, [et al.] 2022. Data on the summer bat fauna of Belarus in 2017–2020. *Theriologia Ukrainica*, **23**: 20–30. [CrossRef](#)
- Strelkov, P. P. 1969. Migratory and stationary bats (Chiroptera) of the European part of the Soviet-Union. *Acta Zool. Cracov.*, **14**: 393–439.
- Voigt, C. C., K. L. Phelps, L. Aguirre, [et al.] 2016. Bats and buildings: the conservation of synanthropic bats. In: Voigt, C. C., T. Kingston (eds.). *Bats in the Anthropocene: Conservation of Bats in a Changing World*. Springer International AG, Cham, 427–453. [CrossRef](#)



IDENTIFICATION OF SPECIES OF THE GENUS *SYLVAEMUS* OF NORTH-EASTERN UKRAINE BY METRIC CHARACTERS

Oksana Markovska 

Key words

Sylvaemus, geographic variability, odontometry, craniometry

doi

<http://doi.org/10.53452/TU2507>

Article info

submitted 04.05.2023
revised 23.06.2023
accepted 30.06.2023

Language

English, Ukrainian summary

Abstract

The reliable identification of representatives of the genus *Sylvaemus* is complicated by the huge coincidence of external and metrical characters, as well as by the fact that in most of their range, mice are in conditions of sympatry or even syntopy. Moreover, identification is complicated by opposite clinal variability in size and geographic variability in fur colouration. The species are also similar in karyotypes, so their reliable identification is usually possible only based on biochemical or molecular analysis. The craniological collection of small mammals of O. V. Zorya and collection specimens of the Museum of Nature of V. N. Karazin Kharkiv National University were studied. In total, 436 specimens of three species of the genus *Sylvaemus* were analysed: *Sylvaemus uralensis*, *Sylvaemus sylvaticus*, and *Sylvaemus tauricus*. Analysed were 14 odontometric and 23 craniological characters. Among the metric characters, three odontometrical—width of first upper molar (WM^1), length of second lower molar (LM_2), length of lower molar row (LM_{123})—and seven craniometrical characters—length of first upper molar (LM_1), length of *foramen incisivum* (LFI), length of upper molar row (LUM), width of choana (WCH), height of skull including *bulla tympanica* (HBCB), length of lower molar row (LLM), length of mandible (LM)—made the greatest contribution to the differentiation of mice of the genus *Sylvaemus*. Width of first upper molar (WM^1), length of first lower molar (LM_1), length of second lower molar (LM_2), length of braincase (LBC), least interorbital constriction (LIOC), width of braincase (WBC), distance between incisor and M^3 (LIM_3), length of upper molar row (LUM), condylobasal length of skull (CBL), palatal length (LPP), greatest length of skull (GLS), and length of lower molar row (LLM) are the least variable metric characters. Scatterplots linking LLM/CBL, LUM/CBL, and LUM/GLS appeared to be the most suitable for differentiating the specimens, with minimal overlap of species in the morphospace. In north-eastern Ukraine, the best distribution of mice of the genus *Sylvaemus* was obtained as a result of the analysis based on both odontometrical and craniological characters, when the correctness of the classification was 100%.

Affiliations

V. N. Karazin National University of Kharkiv (Kharkiv, Ukraine)

Correspondence

Oksana Markovska; V. N. Karazin National University of Kharkiv, 4 Svobody Square, Kharkiv, 61022 Ukraine; Email: ksenia.markovskaia@gmail.com; orcid: 0000-0002-2573-4524

Cite as

Markovska, O. 2023. Identification of species of the genus *Sylvaemus* of north-eastern Ukraine by metric characters. *Theriologia Ukrainica*, 25: 68–86. [In English, with Ukrainian summary]

Ідентифікація видів роду *Sylvaemus* північного сходу України за метричними ознаками

Оксана Марковська

Резюме. Надійна ідентифікація представників роду *Sylvaemus* ускладнена величезним збігом екстер'єрних та метричних ознак, а також тим, що на більшій частині свого ареалу, мишаки перебувають в умовах симпатрії або навіть синтопії. Більш того, ідентифікація ускладнена протилежною клинальною мінливістю розмірів та географічною мінливістю забарвлення хутра. Види також схожі за каріотипами, тому їх надійна ідентифікація зазвичай можлива тільки за допомогою біохімічного чи молекулярного аналізу. Досліджено краніологічну колекцію дрібних ссавців О. В. Зорі та колекційні зразки Музею природи Харківського національного університету В. Н. Каразіна. Проаналізовано 436 екземплярів трьох видів роду *Sylvaemus*: *Sylvaemus uralensis*, *Sylvaemus sylvaticus*, *Sylvaemus tauricus*. Для аналізу використано 14 одонтометричних та 23 краніологічні ознаки. Серед метричних ознак найбільший вклад в розподіл мишаків роду *Sylvaemus* вносили три одонтометричні ознаки—ширина першого верхнього моляру (WM¹), довжина другого нижнього моляру (LM₂), довжина нижнього молярного ряду (LM₁₂₃) та сім краніологічних ознак—довжина першого верхнього моляру (LM₁), довжина піднебінного отвору (LFI), довжина верхнього молярного ряду (LUM), ширина хоан (WCH), висота черепної коробки, включаючи *bullae tympanicae* (HBCB), довжина нижнього молярного ряду (LLM), довжина нижньої щелепи (LM). До найменш мінливих метричних ознак належать ширина першого верхнього моляру (WM¹), довжина першого нижнього моляру (LM₁), довжина другого нижнього моляру (LM₂), довжина черепної коробки (LBC), міжчонаюмкова ширина (LIOC), ширина мозкової коробки (WBC), довжина верхнього зубного ряду (LIM₃), довжина верхнього молярного ряду (LUM), конділобазальна довжина (CBL), довжина піднебіння (LPP), найбільша довжина черепу (GLS), довжина нижнього молярного ряду (LLM). Графіки розсіювання, які пов'язують LLM/CBL, LUM/CBL, LUM/GLS виявилися найбільш придатним для диференціації зразків, з мінімальним перекриванням видів у морфопросторі. В північно-східній Україні, найкращий розподіл мишаків роду *Sylvaemus* отримано в результаті аналізу відразу за одонтометричними та краніологічними ознаками, коректність класифікації склала 100%.

Ключові слова: *Sylvaemus*, географічна мінливість, одонтометрія, краніометрія.

Introduction

Despite the wide distribution and high abundance of the western Palearctic group of species of the genus *Sylvaemus*, the problem of species differentiation according to morphological criteria still remains unresolved [Michaux *et al.* 2005]. This is primarily due to diagnostic problems arising from the geographic variability and karyotypic uniformity of *Sylvaemus* [Zagorodniuk & Mezhzherin 1992]. The main zone of spatial interaction of species is the territory of Eastern Europe, mainly the interfluvium of the Dnieper and Don rivers, as well as the Crimea and Ciscaucasia. The wood mice group has long been considered a taxon with very low levels of population divergence and extensive hybridisation between all known forms [Reutter *et al.* 1999]. Genetic studies have shown the presence of several discrete forms and provoked significant changes in the taxonomy of the genus. Currently, four species of *Sylvaemus* are distinguished in the fauna of Eastern Europe: *S. uralensis*, *S. sylvaticus*, *S. arianus*, and *S. tauricus* [Lashkova & Dzeverin 2002; Zagorodniuk 2005a].

The aim of this work is to analyse the variability of odontometrical and craniometrical characters of mice of the genus *Sylvaemus* from north-eastern Ukraine in order to develop reliable diagnostic methods.

Review of previous studies

The problem of identification of species of the genus *Sylvaemus* is often discussed in the taxonomy of mammals and is primarily related to the large overlap of taxonomic characteristics [Canady *et al.* 2014; Sozio *et al.* 2018]. Species of wood mice are phylogenetically and taxonomically close, their ecological characters are somewhat different, but still overlap, they are sympatric and even

syntopic throughout most of their range, and their phenotypes are often so similar that it is very difficult to distinguish them in the field [Michaux *et al.* 2005; Ancillotto *et al.* 2017]. In addition, the lack of a reliable morphological approach led to frequent misidentification of specimens, causing further confusion and misinterpretation of their taxonomy and distribution [Jojic *et al.* 2014; Sozio *et al.* 2018].

Often due to the huge overlap in size and colouration in many areas of their sympatry, reliable identification is only possible with the help of molecular markers [Reutter *et al.* 1999; Barciova & Macholan 2006]. Allozyme data suggest that individual species of *Sylvaemus* are genetically well differentiated and retain their genetic identity throughout their geographic range [Frynta *et al.* 2006]. The species are also similar in karyotypes, so their reliable identification is usually possible only with the help of biochemical or molecular analysis [Bellinvia 2004; Barciova & Macholan 2009].

Sylvaemus sylvaticus and *Sylvaemus tauricus* have similar karyotypes with 48 acrocentric chromosomes and similar G-banding patterns. Nevertheless, differences in the amount and distribution of constitutive heterochromatin (C-band) were found. While in *S. tauricus* it is located exclusively in the centromeric region, in *S. sylvaticus*, in addition to a variable number of centromeric bands, several chromosomes have additional telomeric and/or interstitial bands. Thus, the Q/C-banding method is recommended as a reliable method for differentiating between these two species. Successful identification of *S. sylvaticus* and *S. tauricus* is also possible using protein electrophoresis [Zagorodniuk & Mezhzherin 1992; Colak *et al.* 2005], standard PCR with species-specific primers [Michaux *et al.* 2001], real-time PCR using *TaqMan* probes [Sozio *et al.* 2018], sequencing of the mitochondrial region of cytochrome *b*, multilocus DNA profiles and microsatellite analysis [Jojic *et al.* 2014].

There are often difficulties in identifying the skulls of mice of the genus *Sylvaemus* obtained from pellets of owls and other birds of prey. These difficulties increase with the identification of young individuals, which differ little morphologically [Haitlinger & Ruprecht 1967]. In addition, non-geographic and geographic variability of wood mice have become the subject of many studies [Demeter & Lazar 1984]. The authors have created many identification keys, although they emphasize their local efficiency and warn against extrapolating results to other parts of the geographic range [Jojic *et al.* 2014].

Many authors point out that the problem of species identification of wood mice is more typical for the southern regions of Europe and Asia [Popov 1993; Frynta *et al.* 2006]. In particular, the similarity of *Sylvaemus sylvaticus* and *Sylvaemus tauricus* in terms of morphological and morphometrical characters has been reported in southern Italy [Panzironi *et al.* 1993], in France [Michaux *et al.* 1996], in Bulgaria [Popov 1993; Chassovnikarova & Markov 2007] and in Iran [Siaharsvie & Darvish 2008]. Reports from central Europe indicate that most adult wood mice can be identified there by the exterior, the shape of the skull and its individual structures [Ancillotto *et al.* 2017], but difficult to identify based on skull fragments commonly found in owl pellets [Demeter & Lazar 1984]. *S. sylvaticus* and *S. tauricus* can easily be identified in northern areas, but their morphological identification is complicated by the opposite clinal variation of body size from north to south, as well as other *Sylvaemus* species occurring in central, southern and south-eastern Europe [Barciova & Macholan 2009].

In southern Europe, *Sylvaemus sylvaticus* and *Sylvaemus tauricus* are characterised by opposite clinal size variability [Filippucci *et al.* 1989]. Moreover, in *S. tauricus*, there is a reduction of the collar to a chest spot, similar to *S. sylvaticus*. *S. tauricus* decreases to the south in body size and chest spot size, also expanding the ecological niche to the southeast. Whereas the body size of *S. sylvaticus* increases towards the south. The coincidence of body size and chest spot does not always allow to correctly identify the species, especially in those areas where these two species are in sympatry. Thus, there is a significant overlap in the size of the chest spot between *S. sylvaticus* and *S. tauricus* and this character cannot be used as an absolute diagnostic criterion [Popov 1993; Barciova & Macholan 2006].

Significant geographical variability of fur colouration was also revealed. The following fur characteristics are usually recorded in wood mice: back colour (usually brown or dark brown in *S. sylvaticus*, reddish-brown in *S. tauricus*), belly colour (greyish-white in *S. sylvaticus*, white in *S. tauricus*), the border between the dorsal and ventral parts of the body (not expressed in *S. sylvaticus*, expressed in *S. tauricus*), the presence and width of the chest spot (full or almost complete collar and wide spot in *S. tauricus*, elongated, reduced or completely absent spot in *S. sylvaticus*) [Filippucci *et al.* 1989]. In general, *S. tauricus* has a brighter and more contrasting colouration. However, it is worth noting that these differences are not absolute [Popov 1993].

With the help of three-colour calorimetry, the difference between the species was revealed by the brightness coefficient, that is, by the degree of lightness of the fur. However, this difference cannot be seen with the naked eye [Demeter & Lazar 1984].

Tail and hind foot length, as well as eye diameter, have traditionally been used in the field to identify sibling species of the genus *Sylvaemus*. The shorter tail and hind foot, as well as the small diameter of the eye of *Sylvaemus uralensis*, are considered to be related to the high burrowing activity of this species. Also, it was noted that the length of vibrissae is functionally related to the diameter of the studied space. Thus, underground species usually have short vibrissae, and those living in rocky terrain have long ones. The vibrissae of some species were examined and found to increase in length in the following order: *Apodemus agrarius*, *S. uralensis*, *S. sylvaticus*, *S. tauricus*, and *Apodemus mystacinus* [Kuncova & Frynta 2009].

In a similar way, sibling species can be distinguished in central and northern Europe by morphological characters and ecological parameters: *S. tauricus*—large size, with yellow-red solid colour and a wide spot on the chest, inhabits exclusively coniferous and broad-leaved forests; *S. sylvaticus*—smaller in size, with an elongated chest spot that never forms a collar, eurytopic [Popov 1993]. One of the exterior indicators—the length of the hind foot—is of the utmost importance for the differentiation of wood mice, and of the craniometrical characters, it is first of all the length of the upper and lower rows of molar teeth and the length of auditory bullae [Lashkova 2003]. Usually, in *S. sylvaticus*, the length of the head and body is greater than the length of the tail, and in *S. tauricus*, on the contrary, it is shorter [Filippucci *et al.* 1989].

At the same time, Lashkova *et al.* [2005] proposed the use of classification functions and discriminant analysis for species diagnosis, which requires accounting for a large number of variable quantitative or discrete traits. Thus, the results of the discriminant analysis of the differences between adult mice showed that it is more convenient to use three external characters for building classification functions: tail length, foot length and ear length. 93% of adults can be identified by the combination of these characters.

Other researchers proposed to identify species by the number of tail vertebrae, because this character is stable throughout the life of individuals and, unlike tail length, does not depend on measurement error [Stepankova & Vohralik 2008]. The number of vertebrae increases in the order *S. uralensis*, *S. sylvaticus*, and *S. tauricus*. However, a significant coincidence in the number of tail vertebrae does not allow reliable identification of species [Steiner 1968; Niethammer 1969; Filippucci *et al.* 1996]. Previously, relative tail length, expressed as the ratio of the sum of head and body length to tail length, was also used for identification [Heinrich 1951]. However, this relation is often affected by various circumstances, such as rigor mortis and spine injury. Therefore, some zoologists tried to express the length of the tail using the number of skin rings on the surface of the tail [Wedemeyer 1936; Heinrich 1951] and, as it turned out, this character has a large intraspecific variability and is not suitable for reliable species identification.

A bioacoustic approach that does not require killing the animals and classifies the animals based on the alarm signals they produce when they are handled has also been developed to identify the sibling species of the genus *Sylvaemus* [Ancillotto *et al.* 2017].

A morphological approach is usually insufficient for species identification, since morphological intraspecific variability can hide real patterns of variability. However, when using multidimensional craniometric methods, the samples can be successfully distinguished in most cases. These methods

require a control group—a sufficient number of individuals that are previously determined by both molecular and morphometric methods. Without a control group, unknown samples cannot be determined using these methods. Moreover, the ranges of specific measurements show more or less overlap, and no single character can be a diagnostic criterion on its own. Also, there are always specimens that can be considered intermediate between species [Bugarski-Stanojevic *et al.* 2012].

Of cranial measurements, condylobasal length of skull (CBL) and length of upper molar row (LUM) [Demeter & Lazar 1984] have the greatest influence on the distribution of species of the genus *Sylvaemus* and belong to the least variable characters [Canady & Mosansky 2015]. Length of diastema (LD) and length of *bulla tympanica* (LBUL) were also most significant for species differentiation in Switzerland, Austria, Italy, France, and Germany [Reutter *et al.* 1999]. Although Steiner & Raczyski [1976] did not include the length of *bulla tympanica* in the analysis due to the inaccuracy of measuring this cranial character.

Other important measurements that influence the distribution of specimens include greatest length of skull (GLS), length of *foramen incisivum* (LFI), width of braincase (WBC), least interorbital constriction (LIOC), depth of incisor (DI) (in samples from Hungary) [Demeter & Lazar 1984], height of rostrum (HR), width of rostrum (WR), distance between incisor and M³ (LIM3), length of lower molar row (LLM) (in samples from Slovakia) [Canady *et al.* 2014], length of first upper molar (LM1), length of mandible (LM), height of skull including *bulla tympanica* (HBCB) (in samples from Slovakia) [Canady & Mosansky 2015], length of braincase (LBC), length of rostral part (LF), palatal length (LPP), length of condyle (LCP), length of nasals (LN) (in samples from Switzerland, Austria, Italy, France, and Germany) [Reutter *et al.* 1999], width of choana (WCH), width between *bulla tympanica* (WBB) (in samples from eastern Turkey and Iran) [Frynta *et al.* 2001].

The dependence of length of hind foot on the length of upper molar row, the thickness of incisor on length of *foramen incisivum* is also used to differentiate species (in samples from southern Italy) [Gemmeke & Niethammer 1980]. The dependences of depth of incisor on length of upper molar row, width of first upper molar on length of upper molar row, length of diastema on length of *foramen incisivum* were used in studies of wood mice remains from owl pellets (in samples from Hungary) [Demeter & Lazar 1984].

Other potentially useful scatterplots relating length of upper molar row to greatest length of skull [Ammann 1965], length of upper molar row and length of *bulla tympanica* [Filippucci *et al.* 1996], length of upper molar row and condylobasal length of skull [Storch & Lutt 1989], thickness of incisor and condylobasal length of skull, length of *foramen incisivum* and distance between incisor and M³ [Gemmeke & Niethammer 1980], length of upper molar row and length of lower molar row [Panzironi *et al.* 1993], length of *bulla tympanica* and condylobasal length of skull [Mezhzhherin & Lashkova 1992], as well as indices such as [thickness of incisor + length of upper molar row] versus length of diastema [Storch & Lutt 1989] or [length of upper molar row × width of third molar], versus [condylobasal length of skull × width of zygomatic bone] [Steiner 1968] have been proposed based on the study of samples from various parts of the genus's geographic range. A scatterplot relating length of upper molar row to length of *bulla tympanica* was the most suitable for differentiating the specimens, but there was still overlap between species [Barciova & Macholan 2009].

Using the correlation between length of *foramen incisivum* and condylobasal length of skull, Niethammer [1969] and Storch & Lutt [1989] found that in all European populations the *foramen incisivum* is longer in *S. sylvaticus* than in *S. tauricus*. Tvrtkovic [1976] and Krystufek & Stojanovski [1996] used two-dimensional plots of the distance from the incisor to third upper molar as a function of length of *foramen incisivum* to differentiate these two sibling species in different European and south-western Balkan populations. Barciova & Macholan [2009] proposed an identification key that differentiates *S. sylvaticus* and *S. tauricus* with an accuracy of 98.3%. This identification key includes three cranial measurements—length of lower molar row, condylobasal length of skull, and length of *bulla tympanica* [Jojic *et al.* 2014]. Demeter & Lazar [1984] concluded that it is sufficient to examine and measure only the lower mandible to identify specimens, but emphasized that this is sufficient only for mice of the Carpathian Basin, because the characters are subject to geographic variability. Amori & Contoli [1994] note that the morphometric diversity in *S. tauricus*

was greater than in the *S. sylvaticus* population and increased in the order: allopatric < partially allopatric < sympatric.

On the other hand, Filippucci *et al.* [1984] proposed a morphometric index (MI) for the identification of *S. sylvaticus* and *S. tauricus*: $MI = (LUM + LPP + LIOC) - LFI$ (length of upper molar row (LUM), palatal length (LPP), least interorbital constriction (LIOC), length of *foramen incisivum* (LFI)). Values lower than 6.9 are common for *S. sylvaticus*, values higher than 8.0 are characteristic of *S. tauricus* [Filippucci *et al.* 1989].

Using landmark-based geometric morphometry, some differences in the shape of the lower mandible between *S. sylvaticus* and *S. tauricus* were revealed at border between the body of the lower mandible and the upper part of the ascending branch [Barciová & Macholan 2009]. The ventral skulls of *S. tauricus*, in contrast to *S. sylvaticus*, are somewhat narrower in the temporal region, with a shorter *foramen incisivum* and a narrower *foramen magnum*. In addition, the posterior foramen palatine and foramen ovale are located anteriorly in *S. tauricus* and posteriorly in *S. sylvaticus* [Jojic *et al.* 2014]. Additionally, *S. sylvaticus* has a longer incisive foramen, wider foramen magnum and larger *os parietale* and *os interparietale* than *S. tauricus* [Barciová & Macholan 2006].

In addition to cranial measurements, many researchers have studied the differentiation of wood mice species exclusively by dental measurements. Most often, length of molar row and distance between incisor and M^3 were significant. Some studies concerned the classification of species by molar tubercles and crests. The difference was found in the morphology of the tubercles on the molars: t_9 on the second upper molar (usually present in *S. sylvaticus* and absent in *S. tauricus*), t_4 and t_7 on the first upper molar (usually fused in *S. sylvaticus* and separated in *S. tauricus*) [Filippucci *et al.* 1989]. Storch & Lutt [1989] note that the average length of M^3 of *S. sylvaticus* is relatively shorter than that of *S. tauricus*.

Traditionally, molar morphometry is limited to measuring the length and width of molars, sometimes their height [Lashkova & Dzeverin 2002; Janzekovic & Krystufek 2004], in particular, length of upper molar row, length of first upper molar, length of first lower molar, width of first lower molar [Frynta *et al.* 2001], thickness of upper incisor [Haitlinger & Ruprecht 1967], distance between incisor and M^3 [Demeter & Lazar 1984], and length of lower molar row [Barciová & Macholan 2009] turned out to be significant for the distribution of species. It should be noted that the state of these measurements is not significantly affected by molar wear [Knitlova & Horacek 2017].

In order to reveal the geographical variability of characters, which does not depend on the size of the specimen, it is necessary to take into account the sex and age of the individuals [Sara & Casamento 1995]. Also, to avoid unwanted deviations due to potential asymmetry, it is necessary to measure the same side of each specimen [Canady *et al.* 2014].

For craniometrical and odontometrical analysis, individuals are usually selected from the age of five months, when they can be considered adults [Kuncova & Frynta 2009]. Jojic *et al.* [2011] included in the analysis all individuals with complete eruption of the third upper molar, because the most intensive growth occurs during the first four weeks after birth and then gradually slows down [Niethammer 1969]. In their research, Barciová & Macholan [2009] also excluded individuals without well-developed third upper molars from the morphometric analysis.

Materials and Methods

The craniological collection of small mammals of O. V. Zorya, collected in the territory of Kharkiv Oblast, Ukraine, which is deposited at the Department of Zoology and Animal Ecology of V. N. Karazin Kharkiv National University, was studied. In total, 272 specimens of three species of the genus *Sylvaemus* were selected: pygmy wood mouse (*Sylvaemus uralensis* Pallas, 1811), European wood mouse (*Sylvaemus sylvaticus* Linnaeus, 1758), and yellow-necked wood mouse (*Sylvaemus tauricus* Pallas, 1811). Only 198 specimens were suitable for odontometric analysis: *Sylvaemus uralensis*—123, *Sylvaemus sylvaticus*—68, and *Sylvaemus tauricus*—7. In total, 120 intact skulls were selected for craniological analysis: *Sylvaemus uralensis*—74, *Sylvaemus sylvaticus*—42, and *Sylvaemus tauricus*—4.

The collection was collected in 7 districts (raions) and 52 settlements of Kharkiv Oblast, Ukraine (Table 1). The specimens are dated to the periods of 1989–1996 and 1999–2012. A considerable number of specimens are dated to 1990, 2004, 2008, and 2011.

The collection of small mammals of the Museum of Nature of V. N. Karazin Kharkiv National University was also studied. In total, 238 specimens were selected for craniological analysis: *Sylvaemus uralensis*—37, *Sylvaemus sylvaticus*—109, *Sylvaemus tauricus*—92. The specimens were collected in 8 regions and 22 settlements (Table 2). The specimens are dated to 1932, 1935–1938, 1945, 1947, 1949–1959, and 1967–1968. A significant number of specimens are dated to 1936, 1952, 1957, and 1958.

The age of the selected specimens was determined using binoculars according to the method of Adamczewska-Andrzejewska [1967], which is based on the degree of molar wear. The degree of wear was determined on the left upper row of molars. It should be mentioned that the degree of wear of the occlusal surface was found to be different between the left and right upper rows of molars. Usually, the degree of wear on the right upper row is an order of magnitude lower than on the left. That is why the left upper row of molar teeth was chosen for analysis. All individuals with complete eruption of third upper molar (II, III, and IV age classes) were selected for further analysis (Table 3).

For further measurements of odontometrical characters in the collection specimens, photos of tooth rows were taken using electronic binoculars. Measurements were made in the Toup View program. The left lower and upper rows of molars were selected for taking measurements. Odontometrical characters were measured according to Lashkova & Dzeverin [2002].

Table 1. The number of specimens of mice of the genus *Sylvaemus* collected in the territory of Kharkiv Oblast from different areas

Таблиця 1. Кількість екземплярів мишаків роду *Sylvaemus*, зібраних на території Харківської області з різних місцезнаходжень*

Species/District	Kp	Kr	Khr	Bh	Iz	Chh	Lz	Total
<i>Sylvaemus uralensis</i>	23	58	11	18	22	37	3	172
<i>Sylvaemus sylvaticus</i>	1	7	24	23	23	11	1	90
<i>Sylvaemus tauricus</i>	0	2	0	2	0	4	2	10
Total	24	67	35	43	45	52	6	272

* Bohodukhiv (Bh): Volodymyrivka, Dovzhik, Kobzarivka, Kolomak, Moyka, Oleksandrivka, Oleksiyivka, Pokrovka, Stepanivka, Tetyushchine, Fesky, Sharivka; Izium (Iz): Andriivka, Barvinkove, Donetsk, Kaptyolivka, Oskil, Pidllyman, Snizhivka, Topolske; Krasnohrad (Kr): Vlasivka, Druzhba, Zarichne, Zachepylivka, Novopavlivka, Natalyne, Khrestyshche; Kupiansk (Kp): Arkadivka, Dvorichna, Kamianka, Shyshkivka; Lozova (Lz): Bratolyubivka, Bulatselivka, Yakovivka; Kharkiv (Khr): Bezlyudivka, Bobrivka, Nove, Pytomnyk, Podvirky, Prosyane, Ruska Lozova, Stara Vodolaga, Cherkaski Tyshky, Kharkiv; Chuhuiv (Chh): Vvedenka, Verkhniy Saltiv, Gaidary, Gontarivka, Zamulivka, Martove, Staryy Saltiv, Khotimlya.

Table 2. The number of specimens of mice of the genus *Sylvaemus* from the collection of small mammals of the Museum of Nature from different areas

Таблиця 2. Кількість екземплярів мишаків роду *Sylvaemus* з колекції дрібних ссавців Музею природи з різних місцезнаходжень*

Species/Oblast	ARCr	Dts	Zp	Lh	Od	Sm	Khr	Khs	Total
<i>Sylvaemus uralensis</i>	–	7	14	2	–	–	14	–	37
<i>Sylvaemus sylvaticus</i>	–	10	46	2	13	–	37	1	109
<i>Sylvaemus tauricus</i>	14	–	–	3	1	1	73	–	92
Total	14	17	60	7	14	1	124	1	238

* Autonomous Republic of Crimea (ARCr): Alushta, Dzhankoi, Novostepove, Yalta; Donetsk (Dts): Volnovakha, Mariupol; Zaporizka (Zp): Berdiansk, Voznesenka, Melitopol, Novopylypivka, Tykhonivka; Luhansk (Lh): Dovzhansk, Svatove; Odesa (Od): Volodymyrivka; Sumy (Sm): Lebedyn; Kharkiv (Khr): Gaidary, Hut, Pechenihy, Staryy Saltiv, Cherkas'ka Lozova, Kharkiv; Kherson (Khs): Partyzany.

Table 3. Age groups of collection specimens of *Sylvaemus* determined by the degree of molar wearТаблиця 3. Вікові групи колекційних зразків *Sylvaemus*, визначені за ступенем стирання кутніх зубів

Species/Age group	II	III	IV	Total
<i>Sylvaemus uralensis</i>	0	17	106	123
<i>Sylvaemus sylvaticus</i>	5	17	46	68
<i>Sylvaemus tauricus</i>	1	2	4	7
Total	6	36	156	198

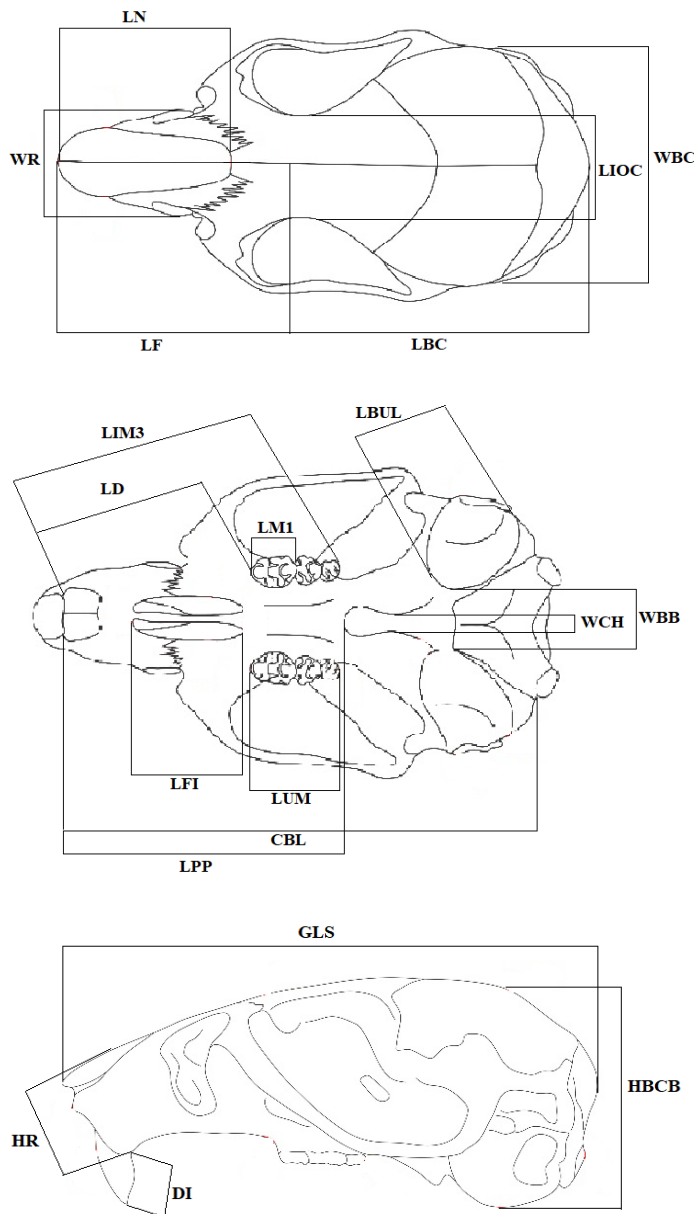


Fig. 1. Craniometrical characters analysed: LN, length of nasals; WR, width of rostrum; LF, length of rostral part; LBC, length of braincase; LIOC, least interorbital constriction; WBC, width of braincase; LIM3, distance between incisor and M³; LD, length of diastema; LM1, length of first upper molar; LBUL, length of *bulla tympanica*; LFI, length of *foramen incisivum*; LUM, length of upper molar row; CBL, condylobasal length of skull; LPP, palatal length; WCH, width of choana; WBB, width between *bulla tympanica*; GLS, greatest length of skull; HBCB, height of skull including *bulla tympanica*; HR, height of rostrum; DI, depth of incisor; LLM, length of lower molar row; LCP, length of condyle; LM, length of mandible. Scheme of measurements after Barkaszi [2019] with modifications.

Рис. 1. Ознаки для краніометричного аналізу: LN, довжина носових кісток; WR, ширина роstrumu; LF, довжина лицьового відділу; LBC, довжина черепної коробки; LIOC, міжочномкова ширина; WBC, ширина мозкової коробки; LIM3, довжина верхнього зубного ряду; LD, довжина діастеми; LM1, довжина першого верхнього моляру; LBUL, довжина *bulla tympanica*;

LFI, довжина піднебінного отвору; LUM, довжина верхнього молярного ряду; CBL, конділобазальна довжина; LPP, довжина піднебіння; WCH, ширина хоан; WBB, ширина між *bulla tympanica*; GLS, найбільша довжина черепа; HBCB, висота черепної коробки, включаючи *bulla tympanica*; HR, висота роstrumu; DI, глибина різця; LLM, довжина нижнього молярного ряду; LCP, довжина виростку; LM, довжина нижньої щелепи. Схема промірів за Barkaszi [2019] зі змінами.

Thus, the following odontometrical measurements were taken for analysis: LM^1 , LM^2 , and LM^3 —length of first, second, and third upper molars; WM^1 , WM^2 , and WM^3 —width of first, second, and third upper molars; LM^{123} —length of upper molar row; LM_1 , LM_2 , and LM_3 —length of first, second, and third lower molars; WM_1 , WM_2 , and WM_3 —width of first, second, and third lower molars; LM_{123} —length of lower molar row. The largest width and length of the molars were measured. For collection specimens from the Museum of Nature, age determination by the degree of molar wear and odontometric analysis were not performed.

Based on literature data, 23 characters were selected for craniometrical analysis (Fig. 1). Cranial characters were measured using an electronic calliper (0.01 mm). Discriminant and canonical analyses were used for data analysis.

Results

Usually, a number of exterior and metric characters are used to determine the species of mice of the genus *Sylvaemus* in the field. To clarify the identification, a number of analyses are carried out, which are based on measurements of craniological and odontometric characters.

Differentiation of species by odontometrical characters

The distribution of mice of the genus *Sylvaemus* according to odontometrical characters (Fig. 2) does not have a clear character, the morphospaces of the species overlap. The correctness of the classification of specimens according to the odontometrical characters selected in the analysis is 98%. All odontometrical characters contribute almost equally to the distribution, but width of first upper molar (WM^1), length of second lower molar (LM_2), and length of lower molar row (LM_{123}) make the largest contribution (Table 4). The ranges of variability of absolute values of odontometrical characters of different species also overlap (Table 5).

The least variable odontometrical characters were width of first upper molar (WM^1), length of upper molar row (LM^{123}), length of first lower molar (LM_1), length of second lower molar (LM_2) and length of lower molar row (LM_{123}). According to the χ^2 criterion, no statistically significant difference was found between the variability of the absolute values of odontometrical characters compared to the same values in Lashkova & Dzeverin [2002].

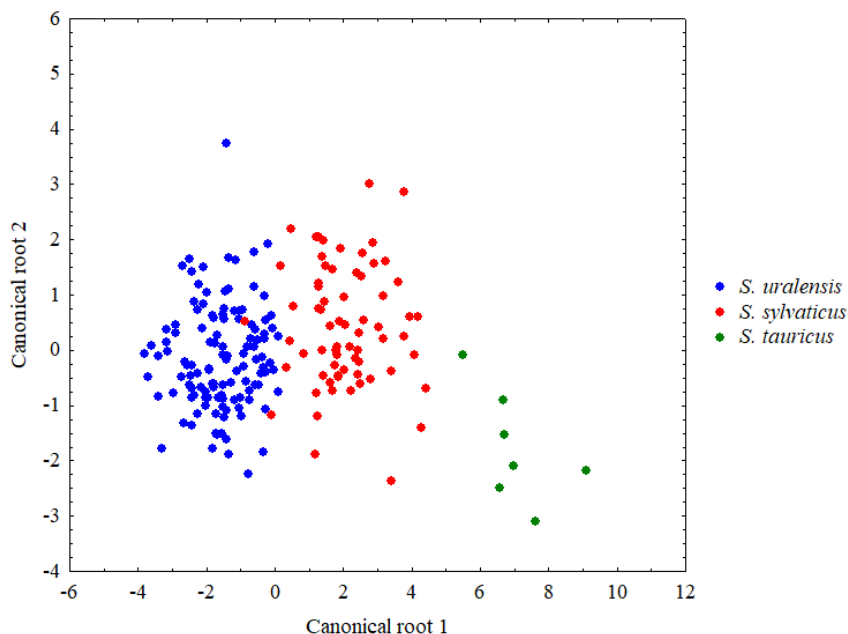


Fig. 2. Distribution of wood mice of the genus *Sylvaemus* based on odontometrical characters in the space of the first two canonical roots.

Рис. 2. Розподіл мишаків роду *Sylvaemus* за одонтометричними ознаками у просторі значень першої і другої канонічних змінних.

Table 4. Values of Wilks' lambda and factor loadings of odontometrical characters on the canonical variables

Таблиця 4. Значення лямбди Уїлкса та факторні навантаження одонтометричних ознак на канонічні змінні

Character	Wilks' Lambda	Root 1	Root 2
Length of first upper molar (LM ¹)	0.146	0.612	-0.066
Length of second upper molar (LM ²)	0.150	0.321	-0.343
Length of third upper molar (LM ³)	0.148	0.234	-0.294
Width of first upper molar (WM ¹)	0.156	0.575	0.368
Width of second upper molar (WM ²)	0.149	0.458	-0.112
Width of third upper molar (WM ³)	0.147	0.359	-0.301
Length of upper molar row (LM ¹²³)	0.148	0.696	-0.163
Length of first lower molar (LM ₁)	0.147	0.716	0.059
Length of second lower molar (LM ₂)	0.151	0.645	-0.301
Length of third lower molar (LM ₃)	0.148	0.487	-0.234
Width of first lower molar (WM ₁)	0.146	0.435	0.204
Width of second lower molar (WM ₂)	0.147	0.524	0.286
Width of third lower molar (WM ₃)	0.148	0.433	0.108
Length of lower molar row (LM ₁₂₃)	0.151	0.889	-0.054

Table 5. Variability of absolute values of odontometrical characters of mice of the genus *Sylvaemus* (min–max, ave, c.v.)Таблиця 5. Мінливість абсолютних значень одонтометричних ознак мишаків роду *Sylvaemus* (min–max, ave, c.v.)

Character	<i>S. uralensis</i>	<i>S. sylvaticus</i>	<i>S. tauricus</i>
Length of first upper molar (LM ¹)	1.26–1.81 1.62 (6.12%)	1.52–2.06 1.83 (5.28%)	2.07–2.23 2.14 (2.98%)
Length of second upper molar (LM ²)	0.88–1.26 1.10 (6.89%)	1.01–1.40 1.18 (6.83%)	1.04–1.48 1.37 (11.13%)
Length of third upper molar (LM ³)	0.67–1.03 0.84 (7.96%)	0.63–1.06 0.88 (8.88%)	0.94–1.07 1.01 (4.12%)
Width of first upper molar (WM ¹)	0.70–0.96 0.86 (4.76%)	0.84–1.06 0.96 (4.69%)	1.00–1.07 1.04 (2.44%)
Width of second upper molar (WM ²)	0.63–0.91 0.81 (5.57%)	0.73–0.98 0.88 (5.34%)	0.93–1.04 0.99 (3.71%)
Width of third upper molar (WM ³)	0.45–0.71 0.59 (8.18%)	0.52–0.78 0.64 (7.25%)	0.68–0.83 0.76 (6.62%)
Length of upper molar row (LM ¹²³)	2.93–3.70 3.36 (4.68%)	3.23–4.09 3.74 (4.21%)	4.03–4.47 4.33 (3.36%)
Length of first lower molar (LM ₁)	1.42–1.72 1.58 (4.20%)	1.54–1.92 1.77 (4.43%)	1.95–2.20 2.01 (4.18%)
Length of second lower molar (LM ₂)	0.90–1.19 1.07 (4.45%)	1.02–1.29 1.18 (4.51%)	1.33–1.45 1.37 (3.07%)
Length of third lower molar (LM ₃)	0.79–1.05 0.88 (5.96%)	0.83–1.09 0.97 (5.59%)	1.02–1.21 1.13 (6.13%)
Width of first lower molar (WM ₁)	0.70–0.89 0.76 (4.57%)	0.70–1.01 0.83 (5.67%)	0.81–0.96 0.90 (5.28%)
Width of second lower molar (WM ₂)	0.69–0.88 0.76 (4.89%)	0.70–0.93 0.85 (5.38%)	0.87–0.97 0.92 (3.30%)
Width of third lower molar (WM ₃)	0.56–0.79 0.64 (6.70%)	0.59–0.82 0.71 (7.21%)	0.71–0.86 0.80 (5.83%)
Length of lower molar row (LM ₁₂₃)	3.14–3.69 3.46 (3.25%)	3.50–4.13 3.85 (3.55%)	4.18–4.72 4.41 (3.83%)

Identification of species by craniological characters

For craniometrical analysis, specimens from the collection of O. V. Zorya and specimens from the Museum of Nature, which were collected in the territory of Kharkiv Oblast, were combined. In total, 244 intact skulls were selected: *Sylvaemus uralensis*—88, *Sylvaemus sylvaticus*—79, *Sylvaemus tauricus*—77. The morphospaces of the samples, according to the distribution by craniological characters, overlap (Fig. 3), especially in the *uralensis*—*sylvaticus* pair. The correctness of the classification of specimens according to the craniological characters selected in the analysis is 93%. All craniological characters contribute almost equally to the distribution, but the largest contribution is made by length of first upper molar (LM1), length of *foramen incisivum* (LFI), length of upper molar row (LUM), width of choana (WCH), height of skull including *bullae tympanicae* (HBCB), length of lower molar row (LLM), and length of mandible (LM) (Table 6).

The variability of absolute values of craniological characters was calculated for each species (Table 7). The least variable of the craniological characters were length of braincase (LBC), least interorbital constriction (LIOC), width of braincase (WBC), distance between incisor and M³ (LIM3), length of upper molar row (LUM), condylobasal length of skull (CBL), palatal length (LPP), greatest length of skull (GLS), and length of lower molar row (LLM).

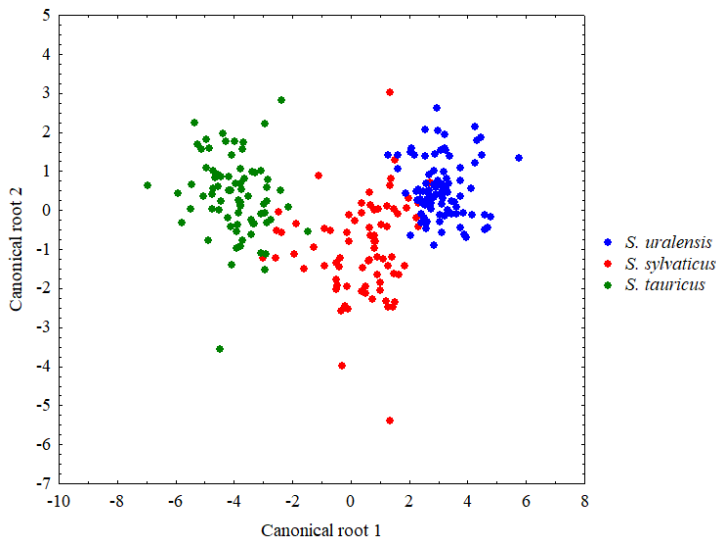


Fig. 3. Distribution of wood mice of the genus *Sylvaemus* based on all selected craniometrical characters in the space of the first two canonical roots.

Рис. 3. Розподіл мишаків роду *Sylvaemus* за всіма обраними краніологічними ознаками у просторі значень першої і другої канонічних змінних.

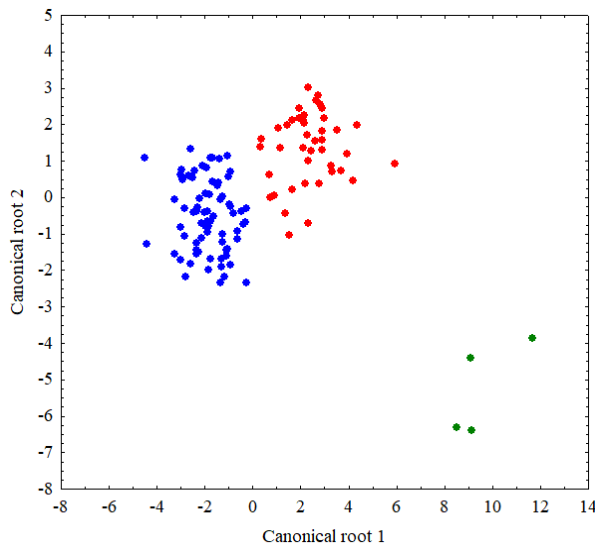


Fig. 4. Distribution of wood mice of the genus *Sylvaemus* based on odontometrical and craniometrical characters in the space of the first two canonical roots.

Рис. 4. Розподіл мишаків роду *Sylvaemus* за одонтометричними та краніологічними ознаками у просторі значень першої і другої канонічних змінних.

For specimens from the craniological collection of small mammals of O. V. Zorya, analysis was carried out according to both odontometrical and craniological characters. In total, 120 intact skulls were selected: *Sylvaemus uralensis*—74, *Sylvaemus sylvaticus*—42, *Sylvaemus tauricus*—4. The clearest distribution of species ranges was obtained, no overlap between species was observed (Fig. 4). The correctness of the classification of specimens according to the odontometrical and craniological characters selected in the analysis is 100%. The characters that make the greatest contribution to the distribution were length of *foramen incisivum* (LFI), width of choana (WCH), and length of mandible (LM) (Table 8).

Potentially useful scatterplots that can be used to differentiate specimens were also tested—dependence of depth of incisor (DI) on length of upper molar row (LUM), length of diastema (LD) on length of *foramen incisivum* (LFI) [Demeter & Lazar 1984], length of upper molar row (LUM) on greatest length of skull (GLS) [Amtmann 1965], length of upper molar row (LUM) on length of *bulla tympanica* (LBUL) [Filippucci *et al.* 1996], length of upper molar row (LUM) on condylobasal length of skull (CBL) [Storch & Lutt 1989], length of *foramen incisivum* (LFI) on distance between incisor and M³ (LIM3) [Gemmeke & Niethammer 1980], length of upper molar row (LUM) on length of lower molar row (LLM) [Panzironi *et al.* 1993], length of *bulla tympanica* (LBUL) on condylobasal length of skull (CBL) [Mezhzherin & Lashkova 1992], length of *foramen incisivum* (LFI) on condylobasal length of skull (CBL) [Niethammer 1969], length of lower molar row (LLM) on condylobasal length of skull (CBL) [Barciová & Macholan 2009], length of upper molar row (LUM) on width of braincase (WBC), length of upper molar row (LUM) on length of nasals (LN), length of upper molar row (LUM) on height of rostrum (HR) [Barkaszi 2018].

Table 6. Values of Wilks' lambda and factor loadings of craniometrical characters on the canonical variables

Таблиця 6. Значення лямбди Уїлкса та факторні навантаження краніологічних ознак на канонічні змінні

Character	Wilks' Lambda	Root 1	Root 2
Length of nasals (LN)	0.072	-0.353	0.206
Width of rostrum (WR)	0.071	-0.413	0.048
Length of rostral part (LF)	0.071	-0.418	0.126
Length of braincase (LBC)	0.072	-0.460	0.224
Least interorbital constriction (LIOC)	0.071	-0.320	0.069
Width of braincase (WBC)	0.071	-0.456	0.101
Distance between incisor and M ³ (LIM3)	0.071	-0.570	0.211
Length of diastema (LD)	0.072	-0.348	0.261
Length of first upper molar (LM1)	0.073	-0.547	-0.305
Length of <i>bulla tympanica</i> (LBUL)	0.072	-0.541	0.272
Length of <i>foramen incisivum</i> (LFI)	0.080	-0.350	-0.313
Length of upper molar row (LUM)	0.073	-0.795	-0.078
Condylobasal length of skull (CBL)	0.071	-0.549	0.236
Palatal length (LPP)	0.071	-0.541	0.191
Width of choana (WCH)	0.074	-0.153	0.206
Width between <i>bulla tympanica</i> (WBB)	0.071	-0.087	-0.049
Greatest length of skull (GLS)	0.071	-0.525	0.191
Height of skull including <i>bulla tympanica</i> (HBCB)	0.074	-0.474	-0.233
Height of rostrum (HR)	0.072	-0.441	0.192
Depth of incisor (DI)	0.072	-0.179	0.232
Length of lower molar row (LLM)	0.077	-0.780	-0.072
Length of condyle (LCP)	0.071	-0.287	0.185
Length of mandible (LM)	0.075	-0.408	0.439

Table 7. Variability of absolute values of craniometrical characters of mice of the genus *Sylvaemus* (min–max, ave, c.v.)Таблиця 7. Мінливість абсолютних значень краніометричних ознак мишаків роду *Sylvaemus* (min–max, ave, c.v.)

Character	<i>S. uralensis</i>	<i>S. sylvaticus</i>	<i>S. tauricus</i>
Length of nasals (LN)	6.87–9.97 8.41 (6.52%)	7.79–11.41 8.87 (6.88%)	7.71–11.95 10.16 (9.15%)
Width of rostrum (WR)	3.35–4.55 3.92 (5.98%)	3.55–5.05 4.21 (5.74%)	4.08–5.74 4.71 (7.10%)
Length of rostral part (LF)	3.85–10.58 9.23 (8.31%)	8.59–12.20 9.97 (6.44%)	8.80–13.74 11.53 (8.02%)
Length of braincase (LBC)	13.23–16.59 15.07 (3.69%)	14.00–17.28 15.71 (3.87%)	15.24–19.58 17.34 (5.31%)
Least interorbital constriction (LIOC)	3.62–4.37 3.92 (3.83%)	3.25–4.73 4.07 (4.83%)	3.86–5.28 4.36 (5.26%)
Width of braincase (WBC)	10.20–11.63 10.95 (2.67%)	10.51–12.34 11.34 (3.31%)	11.04–13.48 12.12 (3.47%)
Distance between incisor and M ³ (LIM3)	9.61–11.96 11.31 (3.53%)	11.09–13.21 11.97 (4.07%)	11.81–15.52 13.47 (5.29%)
Length of diastema (LD)	6.33–8.44 7.72 (4.92%)	7.11–9.09 8.00 (5.23%)	7.68–10.90 8.97 (7.88%)
Length of first upper molar (LM1)	1.24–1.63 1.47 (5.49%)	1.43–2.20 1.69 (8.62%)	1.60–2.15 1.91 (5.12%)
Length of <i>bulla tympanica</i> (LBUL)	3.59–4.52 4.06 (5.20%)	3.78–5.28 4.33 (6.76%)	4.45–5.49 5.03 (5.31%)
Length of <i>foramen incisivum</i> (LFI)	3.19–4.75 4.09 (6.98%)	3.49–5.48 4.63 (9.24%)	3.85–5.78 5.03 (7.96%)
Length of upper molar row (LUM)	2.96–3.70 3.39 (4.08%)	3.35–4.40 3.77 (5.51%)	3.98–4.72 4.33 (3.54%)
Condylbasal length of skull (CBL)	17.70–21.86 20.41 (3.54%)	19.76–24.40 21.55 (3.78%)	21.12–28.52 24.29 (5.77%)
Palatal length (LPP)	10.00–12.38 11.59 (3.57%)	10.86–13.79 12.34 (4.22%)	12.02–16.46 14.01 (6.46%)
Width of choana (WCH)	0.52–1.26 0.99 (13.13%)	0.66–1.42 1.01 (18.06%)	0.80–1.77 1.15 (13.20%)
Width between <i>bulla tympanica</i> (WBB)	1.52–2.48 1.93 (10.29%)	1.55–2.50 2.00 (10.20%)	1.50–2.87 2.08 (14.74%)
Greatest length of skull (GLS)	19.90–25.14 23.30 (3.46%)	22.56–28.59 24.59 (3.88%)	22.40–31.01 27.50 (5.72%)
Height of skull including <i>bulla tympanica</i> (HBCB)	6.96–8.78 8.06 (3.73%)	7.57–10.11 8.79 (5.34%)	8.31–12.15 9.56 (5.68%)
Height of rostrum (HR)	3.18–4.14 3.69 (4.97%)	2.98–4.58 3.93 (6.67%)	3.52–5.19 4.50 (7.38%)
Depth of incisor (DI)	1.72–3.01 2.24 (9.93%)	1.84–3.01 2.28 (11.68%)	1.86–4.83 2.62 (16.40%)
Length of lower molar row (LLM)	2.32–3.61 3.34 (4.54%)	3.35–4.44 3.75 (6.25%)	3.85–4.74 4.34 (3.38%)
Length of condyle (LCP)	2.64–4.02 3.47 (7.47%)	2.84–4.39 3.62 (8.38%)	3.28–5.24 4.09 (9.05%)
Length of mandible (LM)	7.88–9.67 9.00 (3.77%)	3.81–11.66 9.26 (8.94%)	9.33–11.96 10.73 (5.62%)

Table 8. Values of Wilks' lambda and factor loadings of studied characters on the canonical variables

Таблиця 8. Значення лямбди Уїлкса та факторні навантаження досліджених ознак на канонічні змінні

Character	Wilks' Lambda	Root 1	Root 2
Length of first upper molar (LM ¹)	0.044	0.505	0.032
Length of second upper molar (LM ²)	0.046	0.262	-0.166
Length of third upper molar (LM ³)	0.044	0.185	-0.154
Width of first upper molar (WM ¹)	0.046	0.450	0.169
Width of second upper molar (WM ²)	0.045	0.426	0.044
Width of third upper molar (WM ³)	0.045	0.321	-0.072
Length of upper molar row (LM ¹²³)	0.044	0.563	-0.028
Length of first lower molar (LM ₁)	0.045	0.552	0.088
Length of second lower molar (LM ₂)	0.046	0.560	-0.051
Length of third lower molar (LM ₃)	0.045	0.440	-0.111
Width of first lower molar (WM ₁)	0.044	0.350	0.067
Width of second lower molar (WM ₂)	0.045	0.420	0.128
Width of third lower molar (WM ₃)	0.046	0.378	-0.003
Length of lower molar row (LM ₁₂₃)	0.046	0.759	0.016
Length of nasals (LN)	0.046	0.252	-0.178
Width of rostrum (WR)	0.045	0.252	0.022
Length of rostral part (LF)	0.044	0.316	-0.163
Length of braincase (LBC)	0.044	0.332	-0.117
Least interorbital constriction (LIOC)	0.044	0.138	-0.029
Width of braincase (WBC)	0.044	0.257	-0.045
Distance between incisor and M ³ (LIM ₃)	0.045	0.385	-0.133
Length of diastema (LD)	0.046	0.214	-0.173
Length of first upper molar (LM ₁)	0.044	0.426	-0.003
Length of <i>bulla tympanica</i> (LBUL)	0.045	0.284	-0.179
Length of <i>foramen incisivum</i> (LFI)	0.051	0.361	0.232
Length of upper molar row (LUM)	0.044	0.610	-0.042
Condylbasal length of skull (CBL)	0.044	0.395	-0.151
Palatal length (LPP)	0.046	0.433	-0.106
Width of choana (WCH)	0.048	0.005	-0.228
Width between <i>bulla tympanica</i> (WBB)	0.044	0.066	0.101
Greatest length of skull (GLS)	0.044	0.423	-0.147
Height of skull including <i>bulla tympanica</i> (HBCB)	0.044	0.469	-0.026
Height of rostrum (HR)	0.044	0.282	-0.104
Depth of incisor (DI)	0.044	0.125	-0.177
Length of lower molar row (LLM)	0.044	0.569	-0.059
Length of condyle (LCP)	0.044	0.216	-0.052
Length of mandible (LM)	0.050	0.296	-0.355

Among the selected odontometrical and craniological characters, length of upper (LUM) and lower (LLM) molar rows has the largest factor loading on the canonical variables (Table 8). The scatterplot linking these two craniological characters does not give a clear distribution, the morphospaces of the species overlap to a large extent. Scatterplots relating length of lower molar row (LLM) and condylbasal length of skull (CBL) (Fig. 5), length of upper molar row (LUM) and condylbasal length of skull (CBL), length of upper molar row (LUM) and greatest length of skull (GLS) appeared to be the most suitable for differentiating specimens, but overlap between species morphospaces was still present. Scatterplots combined with length of *foramen incisivum* (LFI) and length of *bulla tympanica* (LBUL) turned out to be the least suitable for differentiating the samples.

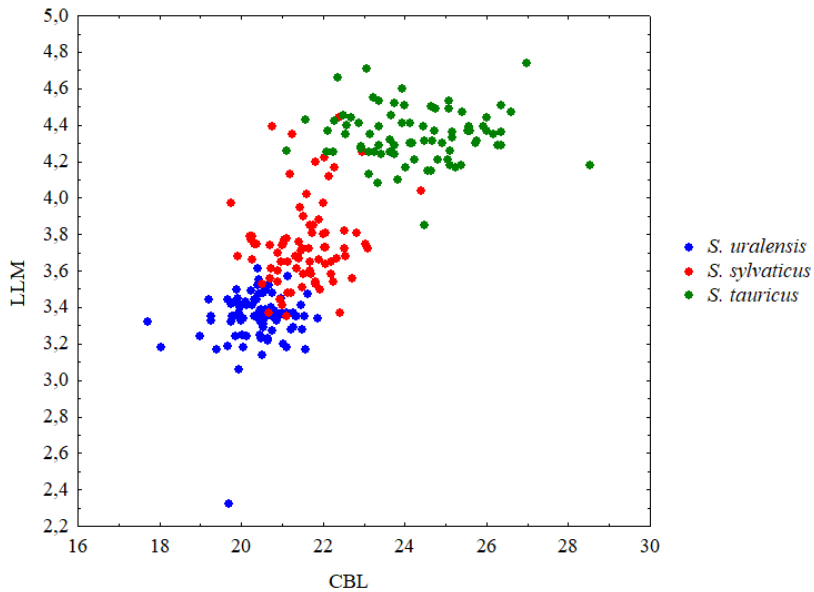


Fig. 5. The relation between the length of lower molar row (LLM) and condylobasal length of skull (CBL).

Рис. 5. Залежність довжини нижнього молярного ряду (LLM) від конділобазальної довжини (CBL).

Demonstrations of geographic variability in mice of the genus Sylvaemus

The distribution of all studied craniological specimens of mice of the genus *Sylvaemus* from the Museum of Nature according to craniological characters is presented in Fig. 6. Specimens from eight, mostly eastern and southern, regions of Ukraine were selected for analysis (see: Table 2). The morphospaces of the samples strongly overlap, especially in the pair *uralensis*—*sylvaticus*. The correctness of the classification of specimens according to the craniological characters selected in the analysis is only 83%. However, if craniometrical analysis is performed only for specimens from Kharkiv Oblast, the distribution improves, the level of overlap decreases (Fig. 7), and the correctness of classification of the specimens increases to 92%.

When considering the variation of specimens from specific regions on the example of a single species—*Sylvaemus sylvaticus* (Fig. 8), it can be seen that within the morphospace of the samples, the specimens form separate clusters, which, of course, overlap. For example, the specimens of *S. sylvaticus* that overlap the most with *S. uralensis* were collected in Odesa and Donetsk oblasts. This is rather interesting, because according to opposite clinal variability, *S. sylvaticus* should have larger body size in the south and be closer in variation *S. tauricus*.

Discussion

During the revision of the craniological collection of small mammals by O. V. Zorya, 8% of the specimens were re-identified, confusion generally arose due to the disorganisation of the collection and incomplete data on the labels. In the collection from the Museum of Nature, 13% of specimens were re-identified. Problems with species identification generally occurred in *uralensis*—*sylvaticus* pairs, between large *uralensis* specimens and small *sylvaticus* specimens with a weak chest spot, and in the *sylvaticus*—*tauricus* pair, between large *sylvaticus* specimens and *tauricus* specimens with a small chest spot or incomplete collar. It should be noted that the dimensional characters of the species increase in the row of *uralensis* < *sylvaticus* < *tauricus* [Zagorodniuk & Fedorchenko 1993]. Therefore, often the main metric diagnostic characters, especially the length of hind foot, overlap and should be used in conjunction with other external characters such as fur colouration and presence, size, and shape of the chest spot.

Erroneous identification also depends on the syntopy and the level of sympatry between the species. In the Kharkiv samples, confusion occurred more often in the *sylvaticus*—*tauricus* pair caught in terrestrial and floodplain oak forests, where quite large specimens of *sylvaticus* occur. In

the steppe part, there are more doubts about the *uralensis*–*sylvaticus* pair, where large specimens of *uralensis* and small specimens of *sylvaticus* with a weakly expressed chest spot are found.

In the case of the odontometrical and craniometrical analyses, the problems of identification based on craniological material occur more often in the pair *uralensis*–*sylvaticus*, the values of the craniological characters of these two species overlap more than in the pair *sylvaticus*–*tauricus*.

Another significant factor affecting the reliability of species identification is the geographical variability of wood mice. Due to the coincidence of body size and chest spot, as well as the overlap of ecological niches, there is confusion in the identification of species [Zagorodniuk 2005b]. Therefore, most authors emphasise the importance to study local populations and warn against extrapolating the results to other parts of the range.

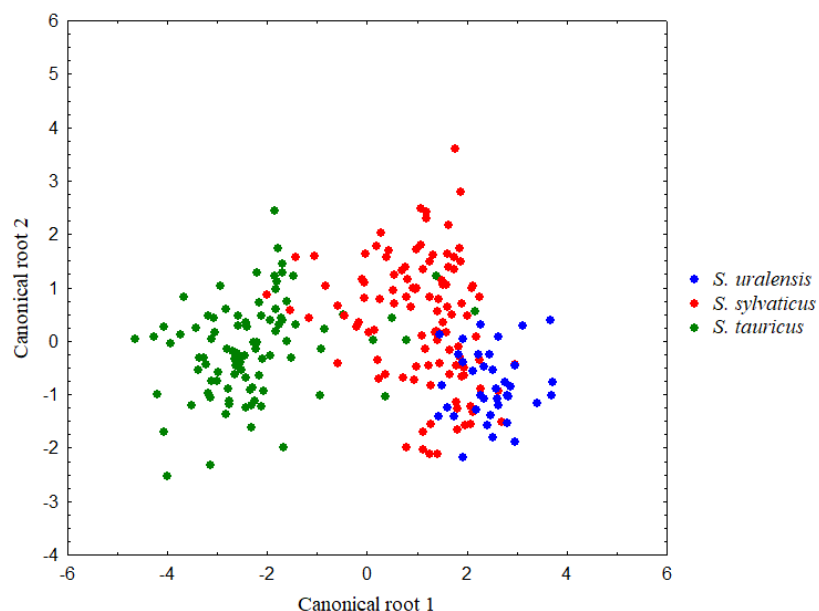


Fig. 6. Distribution of all collection specimens of mice of the genus *Sylvaemus* from the Museum of Nature based on craniometrical characters in the space of the first two canonical roots.

Рис. 6. Розподіл всіх колекційних зразків мишаків роду *Sylvaemus* з Музею природи за краніологічними ознаками у просторі значень першої і другої канонічних змінних.

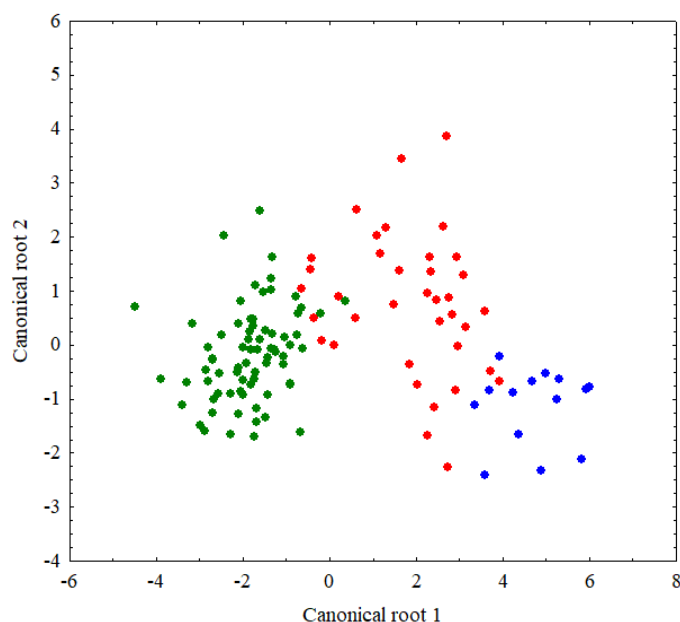


Fig. 7. Distribution of mice of the genus *Sylvaemus* from the Museum of Nature, collected in the territory of Kharkiv Oblast based on craniometrical characters in the space of the first two canonical roots.

Рис. 7. Розподіл мишаків роду *Sylvaemus* з Музею природи, зібраних на території Харківської області, за краніологічними ознаками у просторі значень першої і другої канонічних змінних.

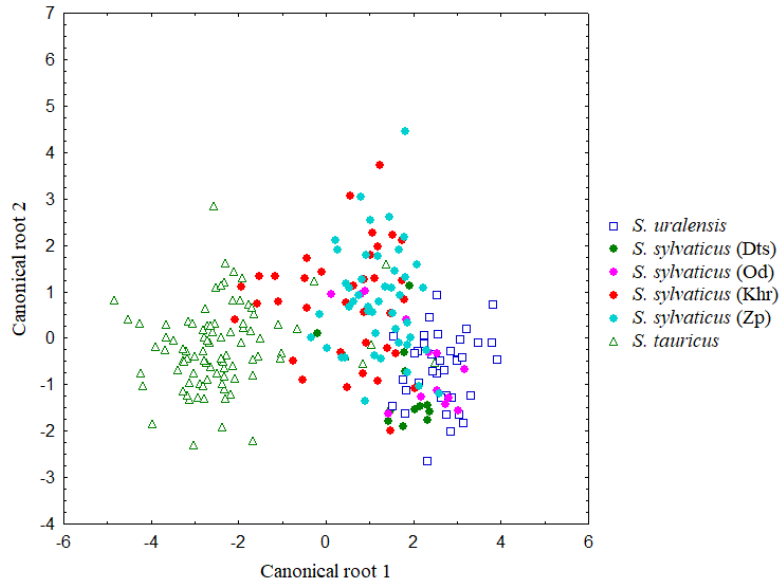


Fig. 8. Distribution of all collection specimens of mice of the genus *Sylvaemus* from the Museum of Nature based on craniometrical characters in the space of the first two canonical roots. *S. sylvaticus* specimens were divided into geographical samples: Donetsk (Dts), Odesa (Od), Kharkiv (Khr), and Zaporizhzhya (Zp).

Рис. 8. Розподіл всіх колекційних зразків мишаків роду *Sylvaemus* з Музею природи за краніологічними ознаками у просторі значень першої і другої канонічних змінних. Зразки *S. sylvaticus* поділено на географічні вибірки: Донецька (Dts), Одеська (Od), Харківська (Khr), Запорізька (Zp).

Conclusions

1. Among the metric characters, three odontometrical—width of first upper molar (WM^1), length of second lower molar (LM_2), length of lower molar row (LM_{123})—and seven craniometrical characters—length of first upper molar (LM_1), length of *foramen incisivum* (LFI), length of upper molar row (LUM), width of choana (WCH), height of skull including *bulla tympanica* (HBCB), length of lower molar row (LLM), and length of mandible (LM)—made the greatest contribution to the differentiation of mice of the genus *Sylvaemus*.

2. Width of first upper molar (WM^1), length of first lower molar (LM_1), length of second lower molar (LM_2), length of braincase (LBC), least interorbital constriction (LIOC), width of braincase (WBC), distance between incisor and M^3 (LIM_3), length of upper molar row (LUM), condylobasal length of skull (CBL), palatal length (LPP), greatest length of skull (GLS), and length of lower molar row (LLM) are the least variable metric characters.

3. Scatterplots relating length of lower molar row (LLM) and condylobasal length of skull (CBL), length of upper molar row (LUM) and condylobasal length of skull (CBL), length of upper molar row (LUM), and greatest length of skull (GLS) appeared to be the most suitable for the discrimination of specimens, with minimal overlap of species in the morphospace.

4. The best distribution of mice of the genus *Sylvaemus* was obtained as a result of the analysis based on both odontometrical and craniological characters, the correctness of the classification was 100%.

Acknowledgements

I sincerely thank the zoologists of the Kharkiv Regional Sanitary and Epidemiological Station O. V. Zorya, V. O. Naglov and G. E. Tkach for the opportunity to use their craniological collection of small mammals in this study. This study was carried out as part of the doctoral research project ‘Peculiarities of relationships and the problem of determining the species affiliation of representatives of the genus *Sylvaemus* in conditions of sympatry.’

References

- Adamczewska-Andrzejewska, K. A. 1967. Age reference model for *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834). *Ekologia Polska, Seria A*, **15** (41): 787–790.
- Amori, G., L. Contoli. 1994. Morphotypic, craniometric and genotypic diversification in *Apodemus flavicollis* and *Apodemus sylvaticus*. *Italian Journal of Zoology*, **61** (4): 353–357. [CrossRef](#)
- Amtmann, E. 1965. Biometrische untersuchungen zur introgressiven hybridisation der waldmaus (*Apodemus sylvaticus* Linné, 1758) und der gelbhalsmaus (*Apodemus tauricus* Pallas, 1811). *Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, **3**: 103–156. [CrossRef](#)

- Ancillotto, L., E. Mori, G. Sozio, E. Solano, S. Bertolino, D. Russo. 2017. A novel approach to field identification of cryptic Apodemus wood mice: calls differ more than morphology. *Mammal review*, **47** (1): 6–10. [CrossRef](#)
- Barciovă, L., M. Macholan. 2006. Morphometric study of two species of wood mice *Apodemus sylvaticus* and *A. flavicollis* (Rodentia: Muridae): traditional and geometric morphometric approach. *Acta Theriologica*, **51** (1): 15–27. [CrossRef](#)
- Barciovă, L., M. Macholan. 2009. Morphometric key for the discrimination of two wood mice species, *Apodemus sylvaticus* and *A. flavicollis*. *Acta zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, **55** (1): 31–38.
- Barkaszi, Z. 2018. Sibling mice species of the genus *Sylvaemus* Ognev, 1924 (Mammalia, Rodentia) in the Ukrainian Carpathians. *The Journal of V. N. Karazin Kharkiv National University. Series Biology*, **31**: 59–71. [CrossRef](#)
- Bellinvia, E. 2004. A phylogenetic study of the genus *Apodemus* by sequencing the mitochondrial DNA control region. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, **42**: 289–297. [CrossRef](#)
- Bugarski-Stanojević, V., J. Blagojević, T. Adnadević, V. Jovanović, M. Vujosević. 2012. Identification of the sibling species *Apodemus sylvaticus* and *Apodemus flavicollis* (Rodentia, Muridae)—Comparison of molecular methods. *Zoologischer Anzeiger*, **252** (4): 579–587. [CrossRef](#)
- Canady, A., L. Mosansky, M. Hybelova, P. Pavelkova. 2014. Morphometric variability of *Apodemus uralensis* in Slovakia (Rodentia: Muridae). *Lynx, n. s. (Praha)*, **45**: 5–14.
- Canady, A., L. Mosansky. 2015. Craniometric data of *Apodemus sylvaticus* in Slovakia. *Biologia*, **70** (7): 974–981. <https://doi.org/10.1515/biolog-2015-0105>
- Chassovnikarova, T., G. Markov. 2007. Wood mice (*Apodemus sylvaticus* Linnaeus, 1758 and *Apodemus flavicollis* Melchior, 1834) from Bulgaria: craniometric characteristics and species discrimination. *Forest Science*, **3**: 39–52.
- Colak, R., E. Colak, N. Yigit. 2005. Morphometric, karyotypic and electrophoretic analysis of the genus *Apodemus* Kaup, 1826 (Mammalia: Rodentia) in Thrace. *Turkish Journal of Zoology*, **29**: 147–153.
- Demeter, A., P. Lazar. 1984. Morphometric analysis of field mice *Apodemus*: character selection for routine identification (Mammalia). *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici*, Budapest, **76**: 297–322.
- Filippucci, M. G., M. Cristaldi, L. Tizi, L. Contoli. 1984. Dati morfologici e morfometrici in popolazioni di *Apodemus* (*Sylvaemus*) dell'Italia centro-meridionale determinati elettroforeticamente. *Supplemento alle ricerche di biologia della selvaggina*, **9**: 85–126.
- Filippucci, M. G., S. Simson, E. Nevo. 1989. Evolutionary biology of the genus *Apodemus* Kaup, 1829 in Israel. Allozymic and biometric analyses with description of a new species: *Apodemus hermonensis* (Rodentia, Muridae). *Italian Journal of Zoology*, **56** (4): 361–376. [CrossRef](#)
- Filippucci, M. G., G. Storch, M. Macholan. 1996. Taxonomy of genus *Sylvaemus* in western Anatolia—morphological and electrophoretic evidence (Mammalia: Rodentia: Muridae). *Senckenbergiana biologica*, **75**: 1–14.
- Frynta, D., P. Mikulova, E. Suchomelova, J. Sadlova. 2001. Discriminant analysis of morphometric characters in four species of *Apodemus* (Muridae: Rodentia) from eastern Turkey and Iran. *Israel journal of zoology*, **47** (3): 243–258. [CrossRef](#)
- Frynta, D., P. Mikulova, V. Vohralik. 2006. Skull shape in the genus *Apodemus*: phylogenetic conservatism and/or adaptation to local conditions. *Acta Theriologica*, **51** (2): 139–153. [CrossRef](#)
- Gemmeke, H., J. Niethammer. 1980. Die waldmäuse *Apodemus sylvaticus* und *A. flavicollis* vom Monte Gargano (Süditalien). *Mammalian Biology*, **46**: 162–168.
- Haitlinger, R., A. L. Ruprecht. 1967. The taxonomic value of teeth measurements in the subgenus *Sylvaemus* Ognev & Vorobiev, 1923. *Acta Theriologica*, **12**: 180–187. [CrossRef](#)
- Heinrich, G. 1951. Die deutschen waldmäuse. *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik*, **80**: 99–122.
- Janzekovic, F., B. Krystufek. 2004. Geometric morphometry of the upper molars in European wood mice *Apodemus*. *Folia Zoologica*, **53** (1): 47–55.
- Jojic, V., J. Blagojević, M. Vujosević. 2011. B chromosomes and cranial variability in yellow-necked field mice (*Apodemus flavicollis*). *Journal of Mammalogy*, **92** (2): 396–406. [CrossRef](#)
- Jojic, V., V. Bugarski-Stanojević, J. Blagojević, M. Vujosević. 2014. Discrimination of the sibling species *Apodemus flavicollis* and *A. sylvaticus* (Rodentia, Muridae). *Zoologischer Anzeiger*, **253**: 261–269. [CrossRef](#)
- Knitlova, M., I. Horacek. 2017. Late Pleistocene-Holocene paleobiogeography of the genus *Apodemus* in Central Europe. *PLOS One*, **12** (3): 1–23. [CrossRef](#)
- Krystufek, B., L. Stojanovski. 1996. *Apodemus sylvaticus* stan-kovici is a synonym of *Apodemus flavicollis*. *Folia Zoologica*, **45**: 1–7.
- Kuncova, P., D. Frynta. 2009. Interspecific morphometric variation in the postcranial skeleton in the genus *Apodemus*. *Belgian Journal of Zoology*, **139** (2): 133–146.
- Lashkova, E. I., I. I. Dzeverin. 2002. Odontometric variation and species identification of wood mice *Sylvaemus* (Muridae, Rodentia) from Ukraine fauna. *Vestnik zoologii*, **36** (3): 25–33. [In Russian]
- Lashkova, E. I. 2003. Morphometric variability of wood mice, *Sylvaemus* (Muridae), fauna of Ukraine. *Vestnik zoologii*, **37** (3): 31–41. [In Russian]
- Lashkova, E. I., S. V. Mezhrzherin, I. I. Dzeverin. 2005. Identification of wood mice species of Ukrainian fauna using external and cranial characters by the multivariate analyses. *Vestnik zoologii*, **39** (3): 23–28. [In Russian]
- Mezhrzherin, S. V., E. I. Lashkova. 1992. Diagnostics, geographic variation and distribution of two closely related mice species—*Sylvaemus sylvaticus* and *S. flavicollis* (Rodentia, Muridae) in an area of their overlapping occurrence. *Vestnik zoologii*, **3**: 33–41. [In Russian]
- Michaux, J. R., M. G. Filippucci, R. M. Libois, R. Fons, R. F. Matagnes. 1996. Biogeography and taxonomy of *Apodemus sylvaticus* (the woodmouse) in the Tyrrhenian region: enzymatic variations and mitochondrial DNA restriction pattern analysis. *Heredity*, **76**: 267–277. [CrossRef](#)
- Michaux, J. R., S. Kinet, M. G. Filippucci, R. Libois, A. Besnard, F. Catzefflis. 2001. Molecular identification of three sympatric species of wood mice (*Apodemus sylvaticus*, *A. flavicollis*, *A. alpicola*) in western Europe (Muridae: Rodentia). *Molecular Ecology Notes*, **1**: 260–263. [CrossRef](#)
- Michaux, J. R., R. Libois, M. G. Filippucci. 2005. So close and so different: comparative phylogeography of two small mammal species, the yellow-necked fieldmouse (*Apodemus flavicollis*) and the woodmouse (*Apodemus sylvaticus*) in the Western Palearctic region. *Heredity*, **94**: 52–63. [CrossRef](#)
- Niethammer, J. 1969. Zur frage der introgression bei den waldmäusen *Apodemus sylvaticus* und *A. flavicollis* (Mammalia, Rodentia). *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, **7**: 77–127. [CrossRef](#)
- Panzironi, C., G. Cerone, M. Cristaldi, G. Amori. 1993. A method for the morphometric identification of southern Italian populations of *Apodemus* (*Sylvaemus*). *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, **5** (1-2): 1–16.
- Popov, V. V. 1993. Discriminant criteria and comparative study

- on morphology and habitat selection of *Apodemus sylvaticus* (Linnaeus, 1758) and *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834) (Mammalia, Rodentia, Muridae) in Bulgaria. *Acta Zoologica Bulgarica*, **46**: 100–111.
- Reutter, B. A., J. Hausser, P. Vogel. 1999. Discriminant analysis of skull morphometric characters in *Apodemus sylvaticus*, *A. flavicollis*, and *A. alpicola* (Mammalia; Rodentia) from the Alps. *Acta Theriologica*, **44** (3): 299–308. [CrossRef](#)
- Sara, M., G. Casamento. 1995. Morphometrics of the wood mouse (*Apodemus sylvaticus*, Mammalia, Rodentia) in the Mediterranean. *Italian Journal of Zoology*, **62** (3): 313–320. [CrossRef](#)
- Siahsarvie, R., J. Darvish. 2008. Geometric morphometric analysis of Iranian wood mice of the genus *Apodemus* (Rodentia, Muridae). *Mammalia*, **72**: 109–115. [CrossRef](#)
- Sozio, G., V. Curini, I. Pascucci, C. Camma, M. Di Domenico. 2018. A new fast real-time PCR method for the identification of three sibling *Apodemus* species (*A. sylvaticus*, *A. flavicollis*, and *A. alpicola*) in Italy. *Ecology and evolution*, **8**: 4807–4814. [CrossRef](#)
- Steiner, H. M. 1968. Untersuchungen über die variabilität und bionomie der gattung *Apodemus* (Muridae, Mammalia) der Donau-Auen von Stockerau (Niederösterreich). *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, **177**: 1–96.
- Steiner, H. M., J. Raczynski. 1976. Wiederholbarkeit von messungen und individueller messfehler bei craniometrischen untersuchungen an *Apodemus*. *Acta Theriologica*, **21**: 535–541. [CrossRef](#)
- Stepankova, J., V. Vohralik. 2008. Variability in the number of tail vertebrae in four species of field mice (Rodentia: Muridae: *Apodemus*). *Lynx, n. s. (Praha)*, **39** (1): 143–151.
- Storch, G., O. Lutt. 1989. Artstatus der alpenwaldmaus, *Apodemus alpicola* Heinrich, 1952. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, **54**: 337–346.
- Tvrtkovic, N. 1976. The variability of the postero-external supplemental tubercle (T12) on the first and second upper molars in the species *Apodemus sylvaticus* (Linné, 1758) and *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834) from western Yugoslavia. *Periodicum biologorum*, **78** (2): 91–100.
- Wedemeyer, K. O. 1936. Zahl der schwanzringe bei *Apodemus sylvaticus* L. und *A. flavicollis* Melchior als artmerkmal. *Zoologischer Anzeiger*, **113**: 206–207.
- Zagorodniuk, I. V., S. V. Mezhzherin. 1992. Diagnostics and distributions of *Terricola* and *Sylvaemus* in Baltic Region. *Acta et Comment. Univ. Tartuensis*, Tartu, Tartu Univ. Press, **955**: 70–80. [In Russian]
- Zagorodniuk, I. V., A. A. Fedorchenko. 1993. Mice of the genus *Sylvaemus* in the Lower Danube Region. Communication 1. Taxonomy and diagnostics. *Vestnik zoologii*, **27** (3): 41–49. [In Russian]
- Zagorodniuk, I. 2005a. Biogeography of mammals' cryptic species in the Eastern Europe. *Scientific Bulletin of the Uzhgorod University, Series Biology*, **17**: 5–27. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. V. 2005b. Regularities of the development of a geographical variation in sibling complexes of mammals (by the example of genus *Sylvaemus*). *Reports Natl. Acad. Sci. Ukr.*, **9**: 171–180. [In Ukrainian]



GENETIC DIVERSITY OF mtDNA IN THE GREY WOLF POPULATION OF BELARUS THREATENED BY WOLF-DOG ADMIXTURE

Vladislav Molchan , Kanstantsin Homel , Arseni Valnisty , Mikhael Nikiforov ,
Ekaterina Kheidorova

Key words

wolf, dog, D-loop, mtDNA, hybridisation, genetic diversity, Belarus

doi

<http://doi.org/10.53452/TU2508>

Article info

submitted 21.05.2023
revised 22.06.2023
accepted 30.06.2023

Language

English, Ukrainian summary

Affiliations

Scientific and Practical Center for
Bioresources, NAS of Belarus
(Minsk, Belarus)

Correspondence

Kanstantsin Homel, Scientific
and Practical Center for Biore-
sources, NAS of Belarus;
27 Akademičnaja Street,
Minsk, 220072 Belarus;
e-mail: homelkv@gmail.com;
orcid: 0000-0002-2396-1387

Abstract

Hybridisation with domestic species is one of the prominent threats to conservation of numerous valuable species in Belarus, in particular the grey wolf (*Canis lupus* Linnaeus, 1758), the population of which has previously shown unusually divergent genotypes, indicating a possible admixture with free-ranging dogs (*Canis lupus familiaris* Linnaeus, 1758). Such admixture could threaten the future of the species already weakened by anthropogenic pressure. Reports of hybrids in Belarus based on morphological characteristics have been steadily increasing in frequency since 2010, which can be tied with a growing food availability for feral dogs and low population density of grey wolf facilitating hybridisation. A limited number of genetic studies with sampling that partially covered Belarus did not detect any traces of hybridisation. Here we report our estimate of genetic diversity in the Belarusian population of grey wolf according to control region (D-loop) mtDNA sequence analysis. We analysed tissue samples from 35 specimens harvested during legal hunts across 25 administrative districts from all 6 regions of Belarus between 2009 and 2022, with 9 of the specimens reported to have morphological characteristics of wolf–dog hybrids. We detected 6 haplotypes among those 35 specimens, 4 of which were found among the likely wolf–dog hybrids. Clade analysis of the obtained sequences with 100 confirmed sequences of wolves, dogs, and their hybrids from the NCBI Genbank database has shown the presence of possible wolf–dog hybrids in our sample. The Belarusian wolf population has shown a low nucleotide and a relatively high haplotype diversity. The discovered genetic diversity data of the Belarusian wolf population is mostly in line with studies of similar wolf populations across Europe. The persistence of large wolf metapopulations across Eastern Europe and Russia, combined with the high mobility of the animal, seems to be the probable cause of genetic diversity of wolf populations in Belarus, but some degree of wolf–dog hybridisation could also explain the observed genetic heterogeneity, which invites further research based on nuclear markers.

Cite as

Molchan, V., K. Homel, A. Valnisty, M. Nikiforov, E. Kheidorova. 2023. Genetic diversity of mtDNA in the grey wolf population of Belarus threatened by wolf–dog admixture. *Theriologia Ukrainica*, 25: 87–99. [In English]

Генетичне різноманіття популяції вовка у Білорусі за даними мтДНК в умовах гібридизації зі псами

Владислав Молчан, Костянтин Гомель, Арсеній Волністий,
Михайл Никифоров, Катерина Хейдорова

Резюме. Мета цього дослідження — оцінка генетичного розмаїття в популяції вовка (*Canis lupus* Linnaeus, 1758) на сучасному етапі та характеристика можливих гібридів зі псами (*Canis lupus familiaris* Linnaeus, 1758) у Білорусі на основі аналізу мінливості контрольного регіону (D-loop) мітохондріальної ДНК. Зразки біоматеріалу з білоруської популяції вовка, що використані в цьому дослідженні, отримані протягом 2009–2022 рр. Для проведення дослідження відібрано 35 зразків фрагментів м'язової тканини вовків, здобутих із 25 адміністративних районів, розташованих на території Брестської, Вітебської, Гомельської, Гродненської, Мінської та Могильовської областей Білорусі. При цьому 9 із 35 зразків отримані від особин, що мали виражені морфологічні ознаки вовко-псових гібридів. У порівняльному аналізі використано 100 нуклеотидних послідовностей контрольного регіону мтДНК вовків і псів, а також один зразок гібридної особини з бази даних нуклеотидних послідовностей NCBI. Загалом у вибірці вовка з Білорусі виявлено 6 гаплотипів контрольного регіону мтДНК. Характеризуючи рівень генетичної різноманітності білоруської популяції вовка, можна відзначити низьку нуклеотидну різноманітність і відносно високу гаплотипну різноманітність. Дев'ять особин, що можливо є вовко-псовими гібридами, представлені 4 гаплотипами з 6 виявлених для дослідженої вибірки. Отримані дані щодо генетичної різноманітності вовка в Білорусі узгоджуються з даними з наявних робіт зі схожої проблематики для європейських популяцій вовка. Високий ступінь мобільності вовка, збереження великих метапопуляцій виду в північно-східній Європі та в Росії всупереч високому ступеню антропогенного навантаження, а також певний рівень вовчої-псової гібридизації можуть виступати можливими причинами виявленої генетичної різноманітності у білоруській популяції вовка. Для отримання повнішої картини щодо генетичної різноманітності, так само, як і щодо ступеню і рівня гібридизації з безпритульними псами у білоруській популяції вовка необхідні подальші дослідження із залученням ядерних маркерів.

Ключові слова: вовк, собака, D-loop, мтДНК, гібридизація, генетичне різноманіття, Білорусь.

Introduction

The grey wolf (*Canis lupus* L., 1758) is one of the most widespread mammalian species in the world, with a range covering most of Eurasia and North America. Its numbers in Europe have significantly dwindled due to continuous human hunting efforts [Bibikov 1985], which also led to a diminished genetic diversity within populations, as well as a limit gene flow between them. In Belarus, the grey wolf is one of the most widespread large predators with significant presence across the country. Huge forested areas and low population density compared to Western and Central Europe create favourable conditions for wolf habitation. A 2013 study on the genetic structure of wolf populations across Europe reported the outcome of an SNP analysis of 177 wolves from 11 European countries, supplemented by mtDNA and microsatellite data [Stronen *et al.* 2013]. The analysis has shown anomalously high genetic diversity for the part of the sample originating from Belarus. As pointed out by the authors, the origin of this genetic diversity is unclear and requires further study [Stronen *et al.* 2013]. As no study into the genetics of Belarusian wolves has taken place since then, despite the species holding a crucial role in local ecosystems, we consider that this population requires more investigation into its genetic characteristics.

Among the significant threats to the conservation of the grey wolf in Europe is hybridisation with free-ranging dogs, as continuous gene introgression from dog can lead to a loss of wild variant genotype, endangering the long-term survival of the population [Gompert 2016]. While natural hybridisation can be associated with multiple positive evolutionary and conservational outcomes, such as genetic rescue [Brennan *et al.* 2014] or speciation [Lavrenchenko & Bulatova 2016], anthropogenic hybridisation is widely considered a threat to species conservation. Anthropogenic hybridisation is usually defined as hybridisation caused by deliberate or accidental human interference, such

as destruction of barriers between interfertile populations of different species, synanthropic invasions, introductions or migration directed by anthropogenic habitat loss, and can lead to loss of adaptational fitness in the emergent hybrid population [Rhymer & Simberloff 1996].

The issue of wolf–dog hybridisation threatening the fitness of wild wolf populations has been raised for many regions across Europe, including Portugal [Torres *et al.* 2017], Bulgaria [Moura *et al.* 2014], Latvia [Andersone *et al.* 2002], Italy and others [Randi *et al.* 2000]. Timely detection and estimation of hybridisation levels in wolf populations increasingly becomes a vital instrument for conservation and management of this canid predator. For this purpose, hybrid detection based on molecular genetic data, such as STR markers or full genome sequences are currently the most effective and reliable, as shown by such studies conducted in Italy [Dolf *et al.* 2000] and Fennoscandia [Smeds *et al.* 2021]. Among the recent studies on the subject it is vital to point out a 2022 inquiry into the genetics of the Italian wolf population by Lorenzini and colleagues [Lorenzini *et al.* 2022], in which the authors proposed a novel method for wolf–dog hybrid identification based on Bayesian analysis of 22 STR loci amplified in a multiplex PCR reaction. The method allows reliable hybrid identification, including classification of hybrids by generation, and we currently work on adopting this approach into research on wolf–dog hybridisation in Belarus.

Quantitative estimations of the degree and rate of wolf-dog hybridization in wild wolf populations are yet scarce. Such studies have been conducted in Bulgaria [Moura *et al.* 2014], Portugal [Torres *et al.* 2017], Latvia [Andersone *et al.* 2002], and the Iberian Peninsula [Ramirez *et al.* 2006; Godinho *et al.* 2011; Vilà & Wayne 1999], with results reporting hybrid presence with frequencies between 0% and 10.9% of the studied sample. In Belarus, the issue is particularly understudied. Probable cases of wolf–dog hybridisation based on morphological characteristics of animals have been since the 1980s, but limited genetic studies that partially covered Belarus did not detect any traces of hybridisation [Stronen *et al.* 2014]. In any case, reports of hybrids based on morphological characteristics have been steadily increasing in frequency since 2010, which can be tied with a growing food availability for feral dogs and low population density of the grey wolf facilitating hybridisation [Sidorovich & Rotenko 2019]. The situation invites a more thorough investigation of the hybridisation issue in Belarus.

In the present study, we conduct an estimation of genetic diversity of the Belarusian grey wolf population as well as a preliminary investigation into the possible signs of wolf–dog hybridization according to mtDNA control region (D-loop) sequence polymorphism.

Materials and Methods

Tissue samples used in the present study were harvested from 35 animals killed in legal hunts or traffic accidents between 2009 and 2022 (Supplementary material, Table S1). We used soft tissues harvested with sterile tools and stored in ethanol under cryogenic conditions. The sampling area included all six administrative regions (oblasts) and 25 administrative districts (rayons) (Fig. 1).

Additionally, nine of the samples were taken from specimens possessing atypical morphological characteristics, possibly indicating mixed wolf–dog ancestry (Supplementary material, Table S1, Fig. S1). No animals were harmed or killed specifically for the purpose of sampling.

For the clade analysis, we assembled a selection of 100 wolf mtDNA control region sequences for specimens harvested across Europe and adjacent regions, as well as one sequence of a confirmed wolf–dog hybrid (JN182126). The sequences were grouped into 8 regions—Eastern Europe, Northern Europe, Western Europe, Southern Europe, Eastern Asia, Central Asia, Western Asia, and the Caucasus—according to their place of origin (Fig. 2).

For DNA extraction, we used ‘Animal and Fungi DNA Preparation Kit’ (Jena Bioscience, Germany) following the manufacturer’s protocol. Obtained DNA isolates were measured for DNA concentration using NanoPhotometer P 330UV/Vis (IMPLEN, Germany) nanospectrophotometer and stored at -20°C for further use. We then amplified the control region’s HV1 fragment using primers L16462 (CATACTAACGTGGGGGTTAC) and H222 (AAACTATATGTCCTGAAACC) [Vilà *et al.* 1997] in standard 25 µl reactions with *Taq* polymerase using the following protocol: 1 cycle of

4 minutes at 94 °C; 29 cycles of 30 seconds at 94 °C, 45 seconds at 48 °C, 1 minute at 72 °C; and 1 final cycle of 5 minutes at 72 °C.

Amplifications were carried out with a Bio-rad C1000 Touch (USA) thermo cycler. The obtained amplicons were examined for undesirable byproducts via gel electrophoresis in a 1.4 % agarose gel using a 15 cm MiniGel chamber (Bio-rad, USA) and Gel Doc™ XR+ gel documentation system (Bio-rad, USA). Sanger dideoxy sequencing of the amplified fragments was carried out using on base of the Institute of Bioorganic Chemistry of the NAS of Belarus. Amplicons were electrophoretically separated in 0.8% agarose gel, target fragments were cut out from the gel and purified with NucleoSpin Gel and PCR Clean-up (Macherey Nagel, Germany). Purified DNA fragments were then used in a sequencing reaction utilising BrilliantDye3.1 kit (Nimagen, Netherlands). Products were purified by ethanol/EDTA precipitation and separated with ABI3130 Genetic Analyzer (Thermo Fisher Scientific, USA). We then interpreted the obtained activity graphs into FASTA format sequences and aligned them with ClustalW algorithm using MEGA X v10.2.4. [Kumar *et al.* 2018].

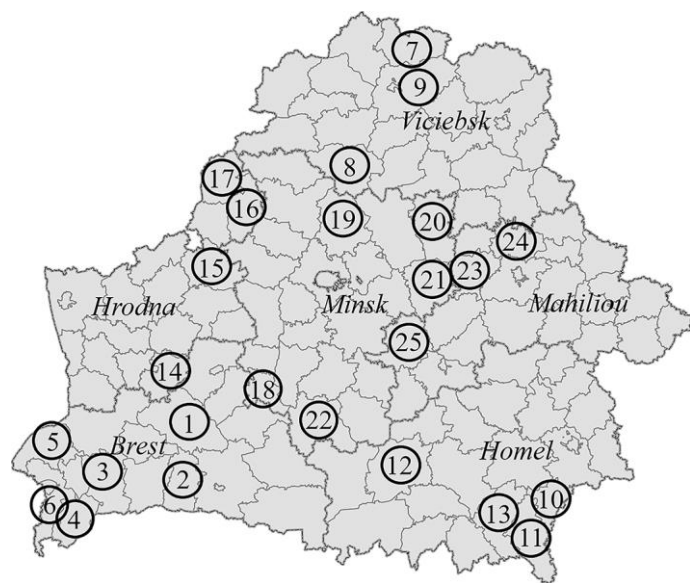


Fig. 1. Distribution of wolf sampling localities across administrative districts of Belarus. Black circles indicate that samples harvested in that district were used in the present study. Numbers within the circle correspond to location numbers Table S1 (column 'Location #').

Рис. 1. Розподіл місць збору вовка за адміністративними районами Білорусі. Чорні кола вказують на те, що зразки, зібрані в цьому районі, були використані в даному дослідженні. Числа всередині кола відповідають номерам пунктів у Таблиці S1 (колонка «Номер пункту»).

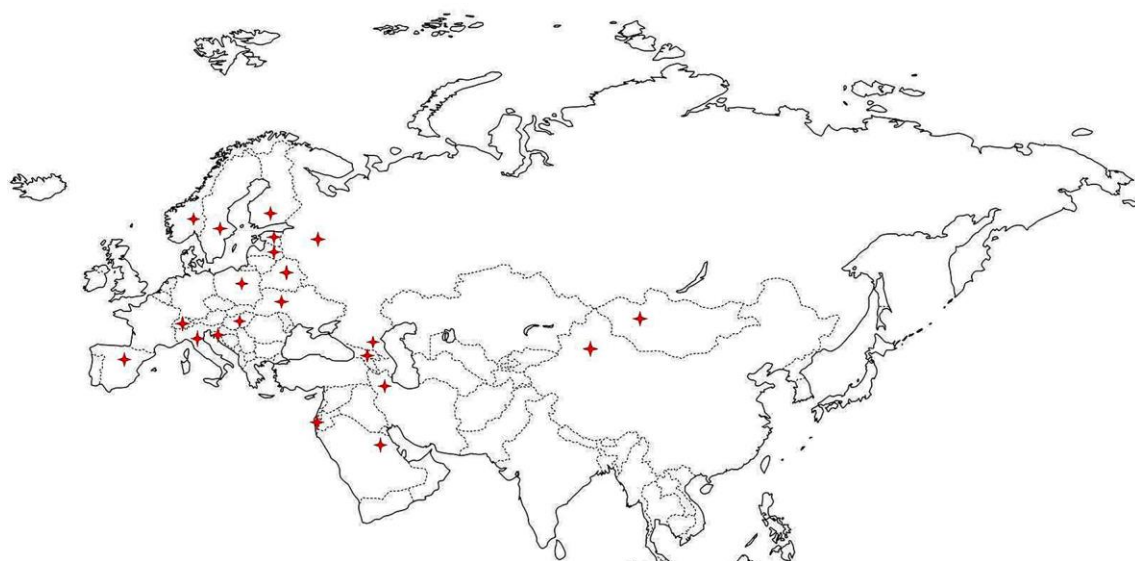


Fig. 2. Map showing locations from which wolf mtDNA D-loop region sequences from NCBI were taken.

Рис. 2. Карта, що показує місця, з яких були взяті послідовності області D-петлі мтДНК вовка з NCBI.

We used the same software to determine the number of polymorphic and parsimoniously informative sites in the obtained alignment. Estimation of genetic diversity indicators—nucleotide diversity (π), number of haplotypes (h), average number of nucleotide differences (k), and haplotype diversity (H_d)—was carried out in DnaSP ver. 6.12.03 [Rozas *et al.* 2017].

For the clade analysis, we aligned 100 wolf mtDNA control region sequences for specimens harvested across Europe and adjacent regions (Fig. 2) with the 35 sequences we obtained for the present study, and used this alignment to build a phylogenetic tree with MrBayes v3.2.7 [Huelsenbeck & Ronquist 2001]. We used the Hasegawa-Kishino-Yano model with Gamma distribution and invariant sites. Tree searches were conducted with 4 Markov chains (3 heated and 1 cold chain) with 2 million generations, sampling every 500 generations and with 25% of burn-in trees discarded. We then visualised this tree with FigTree v1.4.4¹. We also built a haplotype network from the same alignment using median joining algorithm in Network 4.6.1.1 [Bandelt *et al.* 1999].

Fu's F_s , Tajima's D demographic tests were calculated in Arlequin ver. 3.5.2.2 [Excoffier & Lischer 2010], and Ramos-Onsins' and Roza's R_2 in DnaSP ver. 6.12.03 [Rozas *et al.* 2017]. Significant low values of R_2 and negative values of F_s and D indicate population expansion in the past [Ramos-Onsins & Rozas 2002]. P-values for R_2 was determined via coalescent simulation in DnaSP. Raggedness index (quantitative assessment of the smoothness of the mismatch distribution for the demographic scenarios of population expansion and stability in the past) and the sum of squared deviations (SSD) from the sudden expansion model [Rogers & Harpending 1992; Harpending 1994] were calculated in Arlequin by generating 10 000 simulated samples [Excoffier & Lischer 2010]. The abovementioned demographics tests included a sample of 32 wolf specimens, excluding the 3 most probable wolf-dog hybrids.

Results and Discussion

We managed to obtain control region sequence fragments for all 35 *C. lupus* specimens, with an aligned length of 302 base pairs. The alignment contained 9 polymorphic sites, 7 of which were parsimoniously informative. The sample presented six haplotypes. The nucleotide diversity index has shown a low value, while the haplotype diversity can be characterised as relatively high (Table 1). Table 2 presents a selection of estimates of genetic diversity in wolf populations from a number of similar studies.

As a main conclusion, the level of genetic diversity for the Belarusian wolf population is consistent with similar data from earlier studies of the wolf populations in Europe and can be characterised as moderately high.

Table 1. Genetic diversity and demographic history estimates for the Belarusian wolf population according mtDNA control region polymorphism

Таблиця 1. Оцінка генетичного різноманіття та демографічної історії білоруської популяції вовка за поліморфізмом контрольної ділянки мтДНК

Metric	Value	Metric	Value
N	35	Fu's F_s	2.497 NS
h	6	Tajima's D	1.59 NS
$H_d \pm SD$	0.745 $\pm$ 0.038	SSD	0.071 *
$\pi \pm SD$	0.00977 $\pm$ 0.00075	Hri	0.163 NS
k	2.931	Ramos-Onsins's and Roza's, R_2	0.1893 NS

Note. N—sample size; h—number of haplotypes; k—average number of nucleotide differences; SD—standard deviation; Fu's F_s , Tajima's D , Ramos-Onsins and Rozas, R_2 —population demography tests; SSD—sum of squared deviations from the sudden expansion model [Rogers & Harpending 1992]; Hri—Harpending's Raggedness index (r) [Harpending's 1994]; NS—statistically insignificant; *— $p < 0.05$.

¹ <https://github.com/rambaut/figtree/releases>

Table 2. A comparison of genetic diversity estimates for European wolf populations according to mtDNA control region polymorphism

Таблиця 2. Порівняння оцінок генетичного різноманіття європейських популяцій вовка за поліморфізмом контрольної ділянки мтДНК

N	Metric			Source
	h	Hd $\pm$ SD	$\pi \pm$ SD	
947	27	0.88	0.022	[Pilot <i>et al.</i> 2010]
192	6	0.775 $\pm$ 0.014	0.020 $\pm$ 0.011	[Djan <i>et al.</i> 2014]
643	1–11	0–0.84	0.017 $\pm$ 0.009	[Pilot <i>et al.</i> 2006]
91	4	0.711 $\pm$ 0.018	0.018 $\pm$ 0.0096	[Gomerčić <i>et al.</i> 2010]
259	34	–	0.026 $\pm$ 0.014	[Vilà & Wayne 1999]
11	7	0.88	0.014	[Osman <i>et al.</i> 2016]
43 (Caucasus)	9	0.87	0.012	[Pilot <i>et al.</i> 2014]
74 (Bulgaria)	11	0.87	0.016	[Pilot <i>et al.</i> 2014]
7 (Spain)	2	0.29	0.004	[Pilot <i>et al.</i> 2014]

Note. N—sample size; h—number of haplotypes; Hd—haplotype diversity; π —nucleotide diversity; SD—standard deviation.

Analysis of the continental-scale Bayesian phylogenetic tree has revealed two main clades (Fig. 3). The first clade included mostly confirmed wolf specimens, with two dogs from Poland (GenBank: HM007199 and HM007196) and a confirmed wolf–dog hybrid from Estonia (JN182126), while the second clade was made up mostly from confirmed dogs, plus wolves from Mongolia (KU696392, KU696394, KU696395, and KU696396). All 35 Belarusian specimens obtained in this study ended up in the first clade, with mostly wolves, with 8 of those being specimens reported as likely hybrids due to morphological characteristics. One Belarusian specimen (CL87), also a morphologically likely hybrid, was assigned to clade 2. Two of our Belarusian specimens (CL54 and CL83) were also confirmed as wolf–hybrids by microsatellite analysis data (unpublished data). We see the distribution of Belarusian specimens across the tree as an indicator of high genetic heterogeneity of mtDNA lineages in the Belarusian grey wolf population, and a likely mixed origin of the population. The clade position of specimen CL87 also suggests the presence of rare wolf–dog hybridisation with matrilineal dog ancestry [Hindrikson *et al.* 2016].

Overall, the clade analysis seemingly indicates heterogeneous ancestry of the Belarusian wolves, as well as likely hybridisation. But due to inherent limitations of mtDNA data, we suggest that a more thorough inquiry utilising nuclear markers is required in order to resolve the issue of hybridisation in the studied population, as well as to model its genetic structure with sufficient accuracy and resolution for conservation purposes.

Our analysis of haplotype diversity shows the presence of 6 haplotypes among the 35 sampled specimens (Fig. 4, Supplementary material, Table S2), which largely agrees with earlier studies of mtDNA haplotype diversity in European wolf populations [Pilot *et al.* 2010]. The most common of those were haplotypes H1 (frequency of 37%), H6 (28%), and H8 (23%), while all the remaining haplotypes had occurrence rates between 3% and 6%. The three common haplotypes are encountered across most of Belarus, while the rare haplotypes H2 and H11 were only present in the south-eastern and south-western parts of the country, respectively, and haplotype H9 was detected in two localities. The limited sample size does not allow considering the presented variety and distribution of haplotypes complete for the studied region, but it does indicate a high degree of diversity and probably lack of structuring in the population of the species.

The alleged hybrids according to morphological characteristics belonged to four of the discovered haplotypes: H6, H8, H9, and H11 (Fig. 4). The distribution of the latter haplotypes is mainly tied to the central part of Belarus, but it hardly shows real presence of hybrid animals and rather reflects the data about possible wolf–dog hybrids based on information provided by hunters.

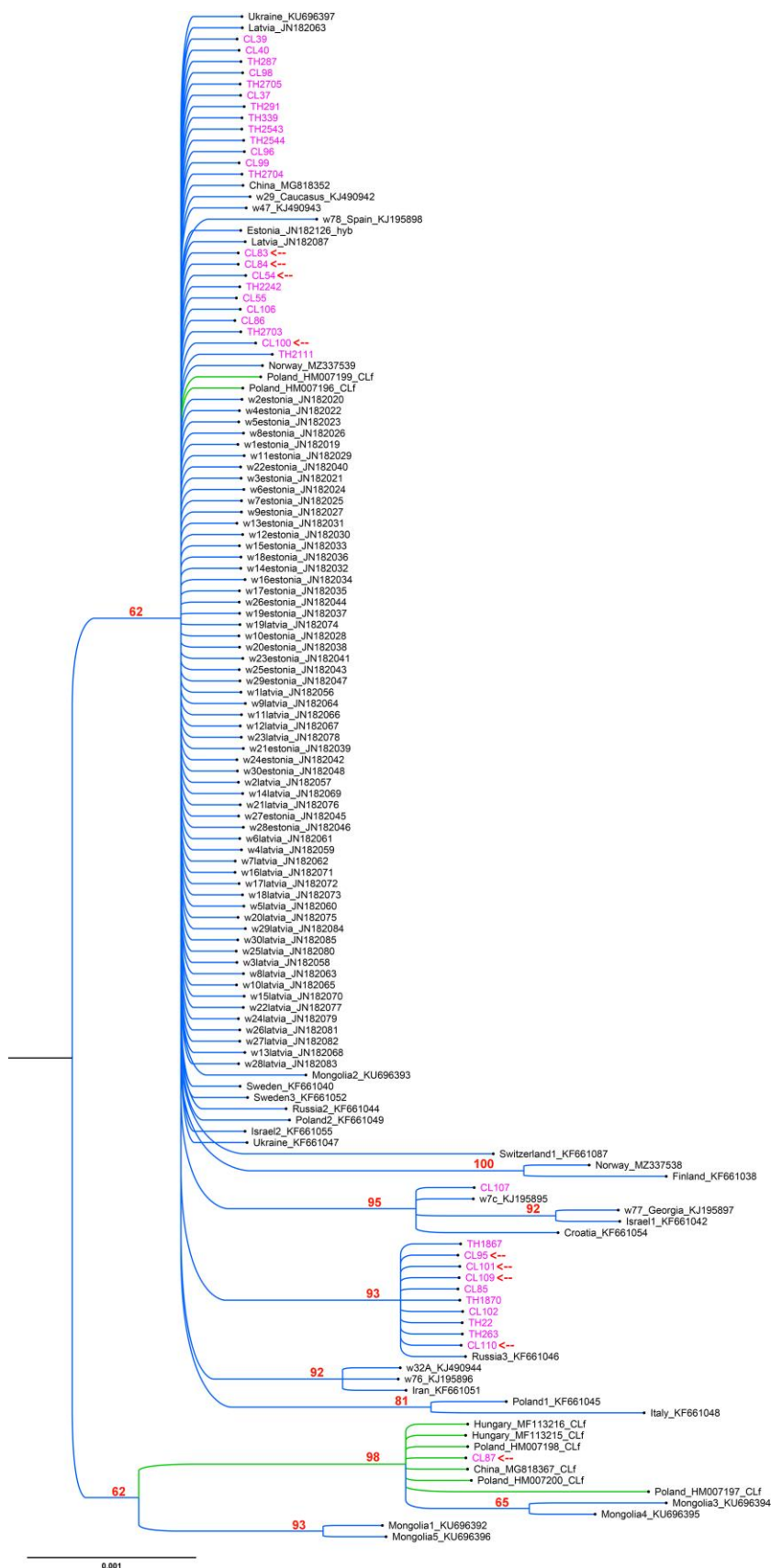


Fig. 3 (◀). Bayesian phylogenetic tree of wolves, dogs, and potential wolf-dog hybrids based on the analysis of mtDNA control region sequences.

Colours:

green—dogs, blue—wolves, red arrows—potential hybrids based on morphological features; purple labels—samples from this study.

Рис. 3 (◀). Байєсівське філогенетичне дерево вовків, псів та потенційних вовкопсових гібридів на основі аналізу послідовностей контрольних ділянок мтДНК.

Кольори:

зелений — пси, синій — вовки, червоні стрілки — потенційні гібриди за морфологічними ознаками, фіолетові мітки — зразки з цього дослідження.

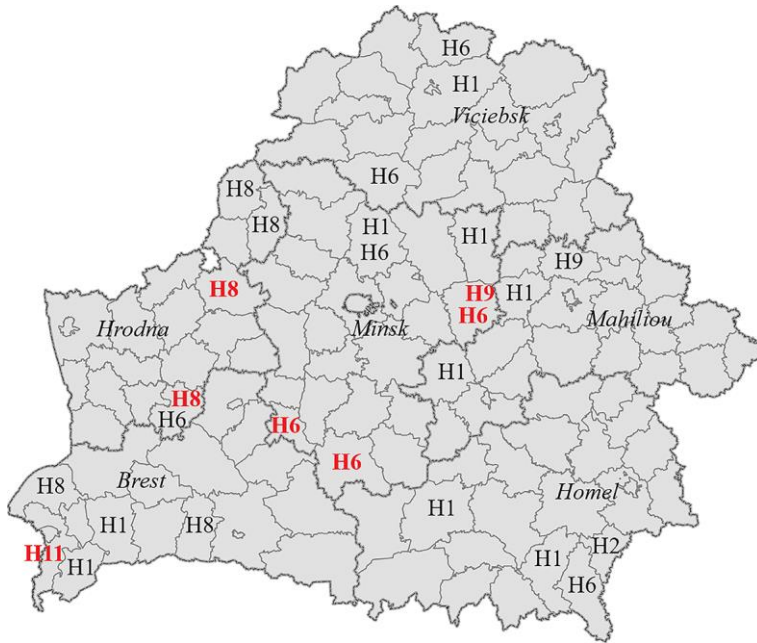


Fig. 4. Distribution of wolf and alleged hybrid haplotypes by sampling localities. Probable hybrids have their haplotypes given in bold red.

Рис. 4. Розподіл гаплотипів вовка та ймовірних гібридів за місцями збору. Гаплотипи ймовірних гібридів виділені жирним червоним кольором.

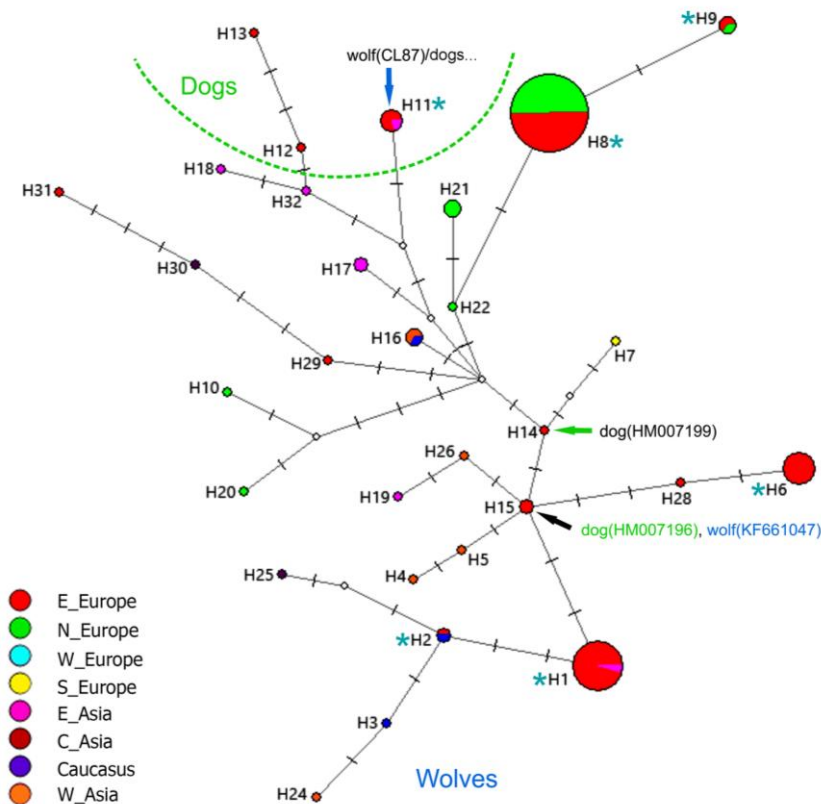


Fig. 5. A median joining network of haplotypes built from an alignment of 135 wolf and dog control region sequences.

Nodes correspond to haplotypes and are accompanied by haplotype names. Node size corresponds to the number of sequences assigned to the haplotype. Node colour denotes the geographic origin of samples assigned to the haplotype. Arrows indicate ambiguous haplotypes. Turquoise asterisk points out the haplotypes with samples from Belarus. Dashed green line isolates haplotypes found mostly in samples assigned to dogs.

Рис. 5. Медіанна мережа з'єднання гаплотипів, побудована на основі вирівнювання 135 послідовностей контрольних ділянок вовків і псів. Вузли відповідають гаплотипам і супроводжуються назвами гаплотипів. Розмір вузла відповідає кількості послідовностей, що відповідають гаплотипу. Колір вузла вказує на географічне походження зразків, віднесених до гаплотипу. Стрілками позначено неоднозначні гаплотипи. Бірюзовою зірочкою виділено гаплотипи зі зразками з Білорусі. Пунктирною зеленою лінією виділено гаплотипи, що зустрічаються переважно у зразках, які належать псам.

The analysis of the expanded alignment augmented by a continental selection of *C. lupus* mtDNA control region sequences obtained from NCBI Genbank database has shown a haplotype distribution similar to one shown in earlier studies of grey wolf phylogeography [Ersmark *et al* 2016]. We have observed 32 haplotypes in the alignment, with 19 of them being limited to Europe, 10 to Asia, and 3 being present in both regions (Fig. 5, Supplementary material, Table S2). Similar to the phylogenetic tree, the haplotype network created from the alignment does not indicate any clear ancestral structure for Belarusian grey wolves, or Eastern European wolves in general, as most haplotypes in question were spread across multiple regions. We interpret this as another indicator of mixed ancestry of the Belarusian wolf population.

Results of demographic tests for the Belarusian wolf population conclusively show the absence of drastic population growth events in the past, as indicated by non-significant test values of Fu's *F*, Tajima's *D* and *R*₂, and a significant deviation for the sudden expansion model (Table 1), agreeing with the structure of the obtained network of haplotypes.

We suggest that the modern Belarusian population of *C. lupus* originating in gradual admixture from multiple sources serves as the most likely explanation for the presented characteristics. Moreover, while large metapopulations of *C. lupus* inhabiting the neighbouring regions might be the main source of this admixture, our data does not exclude the possibility of feral dogs contributing a significant portion of contemporary grey wolf gene pool in Belarus. In fact, even the limited conclusions that can be drawn from mtDNA data seem to support the possibility of significant wolf–dog hybridisation occurring in Belarus. Further studies utilising nuclear markers would serve to decisively conclude on the degree of hybridisation in the population and on the severity of the issue. Increasing anthropogenic pressure on the wolf population and habitat fragmentation make dog admixture and its threat to the stability of the wolf population more probable with time. In this light, efficient management of the grey wolf in Eastern Europe is going to require a greater degree of genetic monitoring in order to retain the species' current degree of fitness and diversity.

Acknowledgements

The authors would like to thank all hunters who provided us with wolf samples, especially Professor Dr. Vadim Sidorovich for sharing with us his own wolf samples. We also thank the two anonymous referees for their important comments, Igor Zagorodniuk for editing and Zoltán Barkaszi for proofreading the article. The study was supported by the National Academy of Sciences of Belarus as a part of V. Molchan PhD dissertation 'Assessment of the genetic structure of the grey wolf (*Canis lupus*) population, occurrence and distribution of wolf-dog hybrids in Belarus'.

Author Contributions. Project administration and funding acquisition: M. Nikiforov, K. Homel, E. Kheidorova. Conceptualization and methodology: K. Homel, V. Molchan. Sample acquisition: M. Nikiforov, E. Kheidorova, V. Molchan. Sample processing and wetlab work: V. Molchan. Data analysis: V. Molchan, K. Homel, A. Valnisty. Writing: V. Molchan, K. Homel.

References

- Andersone, Ž., V. Lucchini, J. Ozoliņš. 2002. Hybridisation between wolves and dogs in Latvia as documented using mitochondrial and microsatellite DNA markers. *Mammalian Biology*, **67**: 79–90. [CrossRef](#)
- Bandelt, H. J., P. Forster, A. Rohl. 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution*, **16**: 37–48. [CrossRef](#)
- Bibikov, D.I. 1985. *The Wolf. History, Systematics, Morphology, Ecology*. Nauka, Moscow, 1–608. [In Russian]
- Brennan, A. C., G. Woodward, O. Seehausen, V. Muñoz-Fuentes, C. Moritz, [et al.]. 2014. Hybridization due to changing species distributions: adding problems or solutions to conservation of biodiversity during global change? *Evolutionary Ecology Research*, **16**: 475–491.
- Djan, M., V. Maletić, I. Trbojević, D. Popović, N. Veličković, [et al.]. 2014. Genetic diversity and structuring of the grey wolf population from the Central Balkans based on mitochondrial DNA variation. *Mammalian Biology*, **79**: 277–282. [CrossRef](#)
- Dolf, G., J. Schläpfer, C. Gaillard, E. Randi, V. Lucchini, U. Breitenmoser, N. Stahlberger-Saitbekova. 2000. Differentiation of the Italian wolf and the domestic dog based on microsatellite analysis. *Genetics Selection Evolution*, **32**: 533–541. [CrossRef](#)
- Ersmark, E., C. F. C. Klütsch, Y. L. Chan, M.-H. S. Sinding, S. R. Fain, [et al.]. 2016. From the Past to the Present: Wolf Phylogeography and Demographic History Based on the Mitochondrial Control Region. *Frontiers in Ecology and Evolution*, **4** (134): 1–10. [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.
- Godinho, R., L. Llaneza, J. C. Blanco, S. Lopes, F. Álvares, [et al.]. 2011. Genetic evidence for multiple events of hybridization between wolves and domestic dogs in the Iberian Penin-

- sula. *Molecular Ecology*, **20**: 5154–5166. [CrossRef](#)
- Gomerčić T., M. Sindičić, A. Galov, H. Arbanasić, J. Kusak, [et al.]. 2010. High genetic variability of the grey wolf (*Canis lupus* L.) population from Croatia as revealed by mitochondrial DNA control region sequences. *Zoological Studies*, **49**: 816–823.
- Gompert, Z., C. A. Buerkle. 2016. What, if anything, are hybrids: enduring truths and challenges associated with population structure and gene flow. *Evolutionary Applications*, **9**: 909–923. [CrossRef](#)
- Harpending, H. C. 1994. Signature of ancient population growth in a low-resolution mitochondrial DNA mismatch distribution. *Hum. Biol.* **66**: 591–600.
- Hindrikson, M., J. Remm, M. Pilot, R. Godinho, A. V. Stronen, [et al.]. 2017. Wolf population genetics in Europe: a systematic review, meta-analysis and suggestions for conservation and management: Wolf population genetics in Europe. *Biological Reviews*, **92**: 1601–1629. [CrossRef](#)
- Huelsenbeck, J. P., F. Ronquist. 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics*, **17**: 754–755. [CrossRef](#)
- Kumar, S., G. Stecher, M. Li, C. Knyaz, K. Tamura. 2018. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across Computing Platforms. *Molecular Biology and Evolution*, **35**: 1547–1549. [CrossRef](#)
- Lavrenchenko, L. A., N. Sh. Bulatova. 2016. The role of hybrid zones in speciation: A case study on chromosome races of the house mouse *Mus domesticus* and common shrew *Sorex araneus*. *Biology Bulletin Reviews*, **6**: 232–244. [CrossRef](#)
- Lorenzini, R., L. Attili, C. Tancredi, R. Fanelli, L. Garofalo. 2022. A validated molecular protocol to differentiate pure wolves, dogs and wolf x dog hybrids through a panel of multiplexed canine STR markers. *Diversity*, **14**: 511. [CrossRef](#)
- Moura, A. E., E. Tsingarska, M. J. Dąbrowski, S. D. Czaromska, B. Jędrzejewska, M. Pilot. 2014. Unregulated hunting and genetic recovery from a severe population decline: the cautionary case of Bulgarian wolves. *Conservation Genetics*, **15**: 405–417. [CrossRef](#)
- Osman İ., E. Aksöyek, S. Özcan, A. Ketten, T. Yorulmaz, C. Tez. 2016. Genetic analysis of the Turkish gray wolf (*Canis lupus*) based on partial mitochondrial DNA sequences. *Vertebrate zoology*, **66**: 427–435.
- Pilot, M., M. J. Dąbrowski, V. Hayrapetyan, E. G. Yavruyan, N. Kopalani, [et al.]. 2014. Genetic variability of the grey wolf *Canis lupus* in the Caucasus in comparison with Europe and the Middle East: distinct or intermediary population? *PLoS ONE*, **9**: e93828. [CrossRef](#)
- Pilot, M., W. Branicki, W. Jędrzejewski, J. Goszczyński, B. Jędrzejewska, [et al.]. 2010. Phylogeographic history of grey wolves in Europe. *BMC Evolutionary Biology*, **10**: article #100. [CrossRef](#)
- Pilot, M., W. Jędrzejewski, W. Branicki, V. E. Sidorovich, B. Jędrzejewska, [et al.]. 2006. Ecological factors influence population genetic structure of European grey wolves. *Molecular Ecology*, **15**: 4533–4553. [CrossRef](#)
- Ramirez, O., L. Altet, C. Enseñat, C. Vilà, A. Sanchez, A. Ruiz. 2006. Genetic assessment of the Iberian wolf *Canis lupus signatus* captive breeding program. *Conservation Genetics*, **7**: 861–878. [CrossRef](#)
- Ramos-Onsins, S. E., J. Rozas. 2002. Statistical properties of new neutrality tests against population growth. *Molecular Biology and Evolution*, **19**: 2092–2100.
- Randi, E., V. Lucchini, M. F. Christensen, N. Mucci, S. M. Funk, G. Dolf, V. Loeschcke. 2000. Mitochondrial DNA variability in Italian and east European wolves: detecting the consequences of small population size and hybridization. *Conservation Biology*, **14**: 464–473. [CrossRef](#)
- Rhymer, J. M., D. Simberloff. 1996. Extinction by hybridization and introgression. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **27**: 83–109. [CrossRef](#)
- Rogers, A. R., H. Harpending, 1992. Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences. *Molecular Biology and Evolution*, **9**: 552–569. [CrossRef](#)
- Rozas, J., A. Ferrer-Mata, J. C. Sánchez-DelBarrio, S. Guirao-Rico, P. Librado, [et al.]. 2017. DnaSP 6: DNA Sequence Polymorphism Analysis of Large Data Sets. *Molecular Biology and Evolution*, **34**: 3299–3302. [CrossRef](#)
- Sidorovich, V., I. Rotenko. 2019. *Reproduction biology in grey wolves Canis lupus in Belarus: Common beliefs versus reality*. Second edition, Chatyry chverci, Minsk, 1–223.
- Smeds, L., J. Aspi, J. Berglund, I. Kojola, K. Tirronen, H. Ellegren. 2021. Whole-genome analyses provide no evidence for dog introgression in Fennoscandian wolf populations. *Evolutionary Applications*, **14**: 721–734. [CrossRef](#)
- Stronen, A. V., B. Jędrzejewska, C. Pertoldi, D. Demontis, E. Randi, [et al.]. 2013. North-South Differentiation and a Region of High Diversity in European Wolves (*Canis lupus*). *PLoS ONE*, **8**: e76454. [CrossRef](#)
- Torres, R. T., E. Ferreira, R. G. Rocha, C. Fonseca. 2017. Hybridization between wolf and domestic dog: first evidence from an endangered population in central Portugal. *Mammalian Biology*, **86**: 70–74. [CrossRef](#)
- Vilà, C., P. Savolainen, J. E. Maldonado, I. R. Amorim, J. E. Rice, [et al.]. 1997. Multiple and Ancient Origins of the Domestic Dog. *Science*, **276**: 1687–1689. [CrossRef](#)
- Vilà, C., R. K. Wayne. 1999. Hybridization between wolves and dogs. *Conservation Biology*, **13**: 195–198. [CrossRef](#)

Appendix: Supplementary material

CL83



CL84



CL109



CL110



CL95

Fig. S1. Photographs of presumably wolf specimens with morphological characteristics that suggest a possible dog ancestry (see relevant records in the Table S1).

Рис. S1. Фотографії імовірно вовчих особин з морфологічними ознаками, які вказують на можливе собаче походження (див. відповідні записи в таблиці S1).

Table S1. List of wolf and alleged wolf–dog hybrid specimens obtained in the present study

Таблиця S1. Перелік зразків вовка та ймовірних гібридів вовка і пса, отриманих у цьому дослідженні

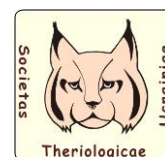
Location #	Sample ID	Harvesting date	Harvesting location	Hybridisation clues
1	TH01867	03.04.2021	Bresckaja vobl., Ivacevicki rajon, v. Vyhanašy	
2	TH02703	20.12.2021	Bresckaja vobl., Ivanaŭski rajon, v. Tyškavičy	
3	TH02704	28.12.2021	Bresckaja vobl., Kobrynski rajon, v. Haradziec	
4	TH02705	11.12.2021	Bresckaja vobl., Malarycki rajon, h. Malaryta	
5	TH02242	22.01.2018	NP Belaviežskaja pušča, Karaliova-Mastoŭskaje lias.	
6	CL87	March 2021	Bresckaja vobl., Brescki rajon	Oral suggestion from the hunter
7	TH01870	January 2021	Vitiebskaja vobl., Rassonski rajon, TC ‘Krasny Bor’	
8	TH00022	01.02.2016	Vitiebskaja vobl., Dokšycki rajon, h.p. Bjahoml’	
9	CL37	2009	Vitiebskaja vobl., Polacki rajon	
9	CL39	2009	Vitiebskaja vobl., Polacki rajon	
9	CL40	2009	Vitiebskaja vobl., Polacki rajon	
10	CL107	03.04.2022	Homelskaja vobl., Ložeŭski rajon, v. Byvaŭki	
11	TH00263	20.01.2016	Homelskaja vobl., Brahinski rajon	
12	TH00287	winter 2016	Homelskaja vobl., Petrykaŭski rajon	
12	TH00291	winter 2016–2017	Homelskaja vobl., Petrykaŭski rajon	
13	TH00339	28.11.2016	Homelskaja vobl., Chojnicki rajon, Radzinskaje lias.	
14	CL83	26.04.2021	Hrodzenskaja vobl., Slonimski rajon, v. Azaryčy	Microsatellite data (unpublished data), morphological characteristics (Fig. S1)
14	CL84	26.04.2021	Hrodzenskaja vobl., Slonimski rajon, v. Azaryčy	
14	CL85	26.04.2021	Hrodzenskaja vobl., Slonimski rajon, v. Akačy	Microsatellite data (unpublished data)
15	CL54	2016	Hrodzenskaja vobl., Iŭieŭski rajon	
15	CL55	2016	Hrodzenskaja vobl., Iŭieŭski rajon	
16	CL86	2021	Hrodzenskaja vobl., Smargoŭski rajon	
17	CL106	25.11.2020	Hrodzenskaja vobl., Astravecki rajon, v. Belaja vada	
18	CL95	03.11.2021	Minskaja vobl., Kliecki rajon	Morphological characteristics (Fig. S1)
18	CL109	02.09.2022	Minskaja vobl., Kliecki rajon	Morphological characteristics (Fig. S1)
19	CL96	02.11.2021	Minskaja vobl., Lahojski rajon, v. Plieščanicy	
19	CL102	10.10.2020	Minskaja vobl., Lahojski rajon, v. Plieščanicy	
20	CL99	24.10.2021	Minskaja vobl., Krupski rajon, h. Krupki	
21	CL100	25.02.2021	Minskaja vobl., h. Bierazino	black wolf
21	CL101	15.02.2021	Minskaja vobl., h. Bierazino	light red coat colored wolf
22	CL110	08.12.2022	Minskaja vobl., Salihorski rajon, v. Rožan	Morphological characteristics (Fig. S1)
23	CL98	24.10.2021	Mahilioŭskaja vobl., Bialynicki rajon, v. Bi-alyńczy	
24	TH02111	01.03.2021	Mahilioŭskaja vobl., Škłoŭski rajon	
25	TH02543	December 2021	Mahilioŭskaja vobl., Asipovicki rajon, Asipovickaje lias.	
25	TH02544	December 2021	Mahilioŭskaja vobl., Asipovicki rajon, Asipovickaje lias.	

Note. Alleged hybrids have their Sample IDs given in **bold**; vobl.—region; v.—village; h.—town; h.p.—urban-type village; lias.—forestry.

Table S2. List of Canidae (wolves and dogs) mitochondrial DNA control region haplotypes according to a 302 bp alignment of 135 sequences including the Belarusian specimens obtained in the present study and 100 sequences obtained from the NCBI Genbank database

Таблиця S2. Список гаплотипів контрольної ділянки мітохондріальної ДНК Canidae (вовки, собаки) за вирівнюванням 302 п.н. 135 послідовностей, включаючи білоруські зразки, отримані в цьому дослідженні, та 100 послідовностей, отриманих з бази даних NCBI Genbank

Haplotype	Number of sequences	Sequences belonging to haplotype
H1	25	Ukraine KU696397, Latvia JN182063, CL39, CL40, TH287, CL98, TH2705, CL37, TH291, TH339, TH2543, TH2544, CL96, CL99, TH2704, China MG818352, w8latvia JN182063, w10latvia JN182065, w15latvia JN182070, w22latvia JN182077, w24latvia JN182079, w26latvia JN182081, w27latvia JN182082, w13latvia JN182068, w28latvia JN182083
H2	2	CL107, w7c KJ195895
H3	1	w77 Georgia KJ195897
H4	1	w29 Israel KJ490942
H5	1	w47 KJ490943
H6	12	TH1867, CL95, CL101, CL109, CL85, TH1870, CL102, TH22, TH263, CL110, Russia2 KF661044, Poland2 KF661049
H7	1	w78 Spain KJ195898
H8	61	Estonia JN182126 hyb, Latvia JN182087, CL83, CL84, CL54, TH2242, CL55, CL106, CL86, TH2703, w2estonia JN182020, w4estonia JN182022, w5estonia JN182023, w8estonia JN182026, w1estonia JN182019, w11estonia JN182029, w22estonia JN182040, w3estonia JN182021, w6estonia JN182024, w7estonia JN182025, w9estonia JN182027, w13estonia JN182031, w12estonia JN182030, w15estonia JN182033, w18estonia JN182036, w14estonia JN182032, w16estonia JN182034, w17estonia JN182035, w26estonia JN182044, w19estonia JN182037, w19latvia JN182074, w10estonia JN182028, w20estonia JN182038, w23estonia JN182041, w25estonia JN182043, w29estonia JN182047, w1latvia JN182056, w9latvia JN182064, w11latvia JN182066, w12latvia JN182067, w23latvia JN182078, w21estonia JN182039, w24estonia JN182042, w30estonia JN182048, w2latvia JN182057, w14latvia JN182069, w21latvia JN182076, w27estonia JN182045, w28estonia JN182046, w6latvia JN182061, w4latvia JN182059, w7latvia JN182062, w16latvia JN182071, w17latvia JN182072, w18latvia JN182073, w5latvia JN182060, w20latvia JN182075, w29latvia JN182084 w30latvia JN182085, w25latvia JN182080, w3latvia JN182058
H9	3	CL100, TH2111, Norway MZ337539
H10	1	Norway MZ337538
H11	5	Hungary MF113216 CLf, Hungary MF113215 CLf, Poland HM007198 CLf, CL87, China MG818367 CLf
H12	1	Poland HM007200 CLf
H13	1	Poland HM007197 CLf
H14	1	Poland HM007199 CLf
H15	2	Poland HM007196 CLf, Ukraine KF661047
H16	3	w32A KJ490944, w76 KJ195896, Iran KF661051
H17	2	Mongolia1 KU696392, Mongolia5 KU696396
H18	1	Mongolia3 KU696394
H19	1	Mongolia2 KU696393
H20	1	Finland KF661038
H21	1	Sweden KF661040
H22	1	Sweden3 KF661052
H24	1	Israel1 KF661042
H25	1	Croatia KF661054
H26	1	Israel2 KF661055
H28	1	Russia3 KF661046
H29	1	Poland1 KF661045
H30	1	Italy KF661048
H31	1	Switzerland1 KF661087
H32	1	Mongolia4 KU696395



OSTEOLOGICAL MATERIAL AND THE POPULATION STATE OF THE SPECKLED GROUND SQUIRREL (*SPERMOPHILUS SUSLICUS*) ON THE PERIPHERY OF THE SPECIES' DISTRIBUTION (BELARUS)

Alexandr Savarin¹ , Sergey Shokalo²

Key words

Belarus, *Spermophilus suslicus*,
bird pellets, predation, bones,
pathology, threat to survival

doi

<http://doi.org/10.53452/TU2509>

Article info

submitted 29.03.2023
revised 13.06.2023
accepted 30.06.2023

Language

English, Ukrainian summary

Affiliations

¹ Gomel F. Skorina State Univer-
sity (Gomel, Belarus) ² Bara-
novichi Animal Park (Bara-
novichi, Belarus)

Correspondence

A. A. Savarin; 3a Pavlov Street,
Gomel, 246026 Belarus; Email:
gomelsavarin@gmail.com;
orcid: 0000-0001-9663-6115

Abstract

The studies were carried out in 2021 near the village of Yushevichi, Nesvizh Raion, Minsk Oblast (Belarus). The content of pellets of three bird species were analysed: *Buteo buteo*, *Buteo lagopus*, and *Corvus corax*. In total, 129 intact and about 30 destructed pellets were processed. Skeletal elements of five small mammal species belonging to five genera of two orders (Rodentia and Eulipotyphla) were found, including remains of nine speckled ground squirrels. The remains of seven of the nine ground squirrel individuals found in the pellets were found in raven pellets, however, the authors believe that this fact does not yet prove a greater influence of the raven on the local ground squirrel population. The pellets analysis and observations of feeding behaviour of the three bird species prove that the speckled ground squirrel is constantly included in the diet of both diurnal birds of prey (genus *Buteo*) and of atypical predators with a mixed nutrition (raven). Finding of intact skulls of *Spermophilus suslicus* in pellets of the mentioned bird species is unlikely, which is determined by its considerable size. This circumstance does not allow obtaining most of the craniometric characters, but does not prevent the detection of pathomorphological changes. To compare the craniological characters, we used the skulls of dead ground squirrels (n = 5) found in the field near the village of Yushevichi. These individuals had visible injuries (lacerated wounds, etc.) presumably left both by predators and fights between ground squirrels. The most striking pathomorphological changes were revealed: osteoporosis and osteolysis of dental alveoli of the upper and lower jaws and initial osteomyelitis of the cranial vault (in the parietal and frontal bones). We believe that the speckled ground squirrel's conservation status should be raised to at least Category II (according to the system of categories adopted in Belarus) for the following reasons: over the past six years, out of 12 known colonies, only four colonies have survived, two of which are practically unviable; stable for 10 years reduction in the number; and range fragmentation (single localities). According to the IUCN classification, it corresponds to category CR (critically endangered).

Cite as

Savarin, A., S. Shokalo. 2023. Osteological material and the population state of the speckled ground squirrel (*Spermophilus suslicus*) on the periphery of the species' distribution (Belarus). *Theriologia Ukrainica*, 25: 100–108. [In English, with Ukrainian summary]

Остеологічний матеріал і стан популяції ховраха крапчастого (*Spermophilus suslicus*) на периферії видового ареалу (Білорусь)

Олександр Саварін, Сергій Шокало

Резюме. Дослідження проведено у 2021 р. поблизу села Юшевичі Несвізьського району Мінської обл. Проаналізовано вміст пелеток трьох видів птахів: *Buteo buteo*, *Buteo lagopus* та *Corvus corax*. Розібрано 129 цілих та близько 30 неповних пелеток. Виявлено кістки скелета п'яти видів дрібних ссавців, що належать до 5 родів з двох рядів (Rodentia та Eulipotyphla), у т.ч. ховрахів крапчастих. Рештки семи із дев'яти виявлених у пелетках особин ховраха випадають на пелетки ворона, попри це, автори вважають, що цей факт ще не доводить більшого впливу ворона на місцеву популяцію ховраха. Аналіз вмісту пелеток та спостереження за кормовою активністю трьох видів птахів свідчать, що ховрах крапчастий входить до основного раціону як денних хижих птахів (рід *Buteo*), так і нетипових хижаків, що мають змішаний тип живлення (ворон). Знахідка цілого черепа *Spermophilus suslicus* у пелетках названих видів птахів малоймовірна, що визначається значними його розмірами. Ця обставина не дозволяє отримати більшість краніометричних характеристик, проте не заважає виявленню патоморфологічних змін. Для порівняння краніологічних характеристик використовували черепи загиблених ховрахів ($n = 5$), знайдених на полі біля Юшевичі. Ці особи мали видимі пошкодження тіла (рвані рани тощо), що передбачає вплив на їхню елімінацію травм, що отримані в результаті нападів хижаків, а також внаслідок бійок між ховрахами. Виявлено найбільш яскраві патоморфологічні зміни: остеопороз та остеоліз в області коренів зубів на верхній та нижній щелепах, ділянки склепіння черепа (у тім'яній та лобовій частках), що зазнали остеомієліту (у початковій стадії). Вважаємо, що природоохоронний статус ховраха крапчастого має бути підвищений щонайменше до II категорії (за системою категорій, прийнятих в Білорусі) з таких причин: за останні шість років, із 12-ти відомих колоній збереглося тільки чотири, з яких дві нежиттєздатні; стабільне протягом останніх 10 років скорочення чисельності; фрагментарність поширення (поодинокі локалітети). За класифікацією МСОП це відповідає категорії CR (critically endangered).

Ключові слова: Білорусь, *Spermophilus suslicus*, пелетки птахів, хижацтво, кістки, патологія, загроза виживанню.

Introduction

The speckled ground squirrel (*Spermophilus suslicus*) is one of the rare species of the Belarusian mammal fauna; it is included in the Red Data Book (category III of national environmental significance). Whereas only two or three years ago this rodent's colonial settlements were preserved in four administrative districts (Nesvizh, Stolbtsy, Baranovichy, and Kopyl) of Minsk Oblast [Abramchuk *et al.* 2021], at present they are recorded only in Kopyl and Nesvizh raions. The largest colony is on the outskirts of the village of Yushevichi, Nesvizh Raion [Shokalo & Yankevich 2022]. According to the estimates of specialists as of the spring of 2020, the total number of speckled ground squirrels in all known residential colonies of Belarus was about 5000 individuals.

The main unfavourable factors for the speckled ground squirrel colonies in the region are deep land ploughing and the overgrowth of habitats with vegetation due to the lack of cattle grazing on pastures [Shokalo & Yankevich 2022]. To preserve the species' abundance, it is important not only to conduct monitoring observations, but, above all, to identify inhabited areas. It is advisable to do this without removing the animals from their environment (using only dead animals, bird pellets, followed by small mammal craniological characteristics analysis).

Ground squirrels are part of the diet of several predatory mammals (foxes, mustelids, stray dogs and cats) and birds (western marsh and hen harriers, rough-legged buzzards, kestrel, northern goshawk, lesser spotted eagle, black kite, grey heron, and corvids) [Petrovsky 1960; Korepov 2012; Tokarsky 2014; Wojtaszyn *et al.* 2015; Shokalo 2019]. The impact of adverse factors and the elimination of individuals is especially severe in small, isolated colonies.

In the Belarusian theriological literature, there is no information on findings of speckled ground squirrel bones in pellets of birds of prey. The variability of some cranial measurements is indicated in the publications of Obolensky [1927], Mikholap [1956], Petrovsky [1960], and Serzhanin [1961]. Obolensky collected material ($n = 6$) in Slutsk Raion of Minsk Oblast, Mikholap ($n = 160$) in Minsk and Brest oblasts, Serzhanin ($n = 198$) in Nesvizh and Kopyl raions of Minsk Oblast and in Lyakhovichy Raion of Brest Oblast. Petrovsky [1961] examined 814 individuals from various regions of Belarus. His dissertation abstract does not specify the number of measured skulls, while the dissertation text itself gives the average measurements of male ($n = 63$) and female skulls ($n = 79$). Theriological monographs and guides published later in Belarus [for example, Savitsky *et al.* 2005] contain mainly information borrowed from the works of Petrovsky.

The objectives of the work are to assess the prospects of the species' conservation, to give a preliminary assessment of the trophic impact of birds on the speckled ground squirrel settlements, and to describe the skull pathologies identified in individuals that died from unknown causes and in the bone fragments found in pellets.

Materials and Methods

The collection of pellets of three bird species (*Corvus corax*, *Buteo buteo*, and *Buteo lagopus*) was carried out mainly in June 2021 (one pellet in March) near the village of Yushevichi, Nesvizh Raion, Minsk Oblast, Belarus. The study site is an agricultural land used mainly for grazing and haymaking (Fig. 1 *a*). These bird species are common in this area.

Pellets of *B. buteo* were collected under wooden poles set up along the cattle driveways where buzzards prefer to roost (Fig. 1 *b*). The collection of *B. lagopus* pellets was carried out on elevated areas and hillocks where the birds prefer to hunt.

Crow pellets were found in feeding grounds of fledglings on the low-flow canal stop-gate and around it. Adult birds flew with the caught animals to where the nestlings were and fed them. Several pellets were found under a water tower, a favourite place for butchering caught rodents by adult birds (Fig. 1 *c, d*).

In total, 129 intact pellets were analysed: 88 of the common buzzard; 23 of the rough-legged buzzard, 6 of the common and rough-legged buzzards (pellets from both species), and 12 of the crow (and additionally about 30 destructed pellets).

The age of animals found in the pellets was determined according to the pattern of exposed dentin on worn teeth of the upper jaw [Petrovsky 1961; Lobkov 1999].

To compare the craniological characteristics, we used the skulls of dead ground squirrels ($n = 5$, sex not determined) found in the field near the village of Yushevichi (Fig. 2). It is impossible to establish their exact cause of death. However, it should be noted that all of them had visible injuries on the body (lacerations, etc.), which suggests an influence of predators and fights between ground squirrels on their elimination.

Under skull pathologies, we understand morpho-anatomical changes that lead to a decrease in its mechanical strength, disrupt the function of structural elements, can cause pain syndromes, and facilitate the penetration of pathogenic microorganisms. In the pellets, the skull bones were broken to some extent, but this does not prevent the identification of structural parts with signs of pathophysiological processes [Love 2009]. Therefore, various pathology forms and their frequency analysis based on bone remains in the pellets is an effective method in assessing the population viability. This method is of particular importance in the study of rare species, including the speckled ground squirrel.

Results and Discussion

Small mammals in the diet of birds

Bones of five small mammal species belonging to two orders (Rodentia and Eulipotyphla) and five genera were found in the pellets of the common and rough-legged buzzards and raven (Table 1).



Fig. 1. Collecting locality of pellets: field near the village of Yushevichi (a), common buzzard (b) and raven (c, d) with food objects.

Рис. 1. Місце збору пелеток — поле біля с. Юшевичі (a), канюк (b) і ворон (c, d) з кормовими об'єктами.



Fig. 2. Dead individuals of the ground squirrel with varying degrees of injury.

Рис. 2. Мертві особини ховрах з різним ступенем травматизму.

Table 1. The composition and quantitative ratio of food objects of birds

Таблиця 1. Склад і кількісне співвідношення харчових об'єктів птахів

Species	<i>Buteo buteo</i> (n = 88)		<i>Buteo lagopus</i> (n = 23)		<i>Buteo</i> sp. (n = 6)		<i>Corvus corax</i> (n = 12, with crumb)	
	N	%	N	%	N	%	N	%
<i>Microtus arvalis</i>	42	91.30	35	94.59	5	71.43	5	38.46
<i>Apodemus agrarius</i>	3	6.52	1	2.70	1	14.29	–	–
<i>Rattus norvegicus</i>	–	–	–	–	–	–	1	7.69
<i>Spermophilus suslicus</i>	1	2.17	–	–	1	14.29	7	53.85
<i>Talpa europaea</i>	–	–	1	2.70	–	–	–	–

The main food item of the two *Buteo* species was the common vole (>90% of all prey). *Microtus arvalis* and *A. agrarius* are typical meadow–field species. The role of the striped field mouse and the speckled ground squirrel in the diet of these predators is secondary. It is known that buzzards are ecologically plastic and prey on dozens of vertebrate species. Certain prey type dominance in the diet is due to the landscape, hydrological, and phytocoenotic features of the predators' habitat.

It should be noted that in the territory of Ukraine, the speckled ground squirrel is also part of the diet of *B. buteo* (according to Redinov [2012], it is an accidental prey). Our observations suggest that under the conditions of the study site (a field near the village of Yushevichi), the trophic impact of these predators on the ground squirrel population may be higher due to their high abundance.

According to preliminary data, the raven exerts a stronger effect on the ground squirrel number than the *Buteo* species. This is evidenced by the fact that of the nine speckled ground squirrels found in all the pellets, seven were found in raven pellets. Considering the discovery of ground squirrel bones in one crow pellet in March 2021, that is, before the breeding season of these mammals, our assumption seems to be more reasonable. In addition, we observed crows taking small mammals from other carnivorous birds including grey herons, harriers, and rough-legged buzzards. However, the raven, unlike the typical *Buteo* predators, also picks up rodents that died for various reasons. It is possible that this circumstance influenced the preliminary data on the trophic impact of these birds on the local speckled ground squirrel population.

Speckled ground squirrel bones in the pellets

Of the large bone parts in the common and rough-legged buzzard pellets, left lower jaw and fragments of the skull roof of the speckled ground squirrel were found. In the raven pellets, the lower jaws and skull fragments with upper teeth, skull roof parts, forelimb (forearm with a hand) and pelvic bone (Fig. 3, 3–6, respectively) were found. The complete *S. suslicus* skull discovery in the pellets of the named bird species is unlikely due to its significant size (the condylobasal length is about 4 cm or more). This circumstance does not allow obtaining the majority of craniometric characters but does not interfere with the detection of pathomorphological changes.



Fig. 3. Bones in the pellets: (1, 3) lower and upper jaws; (2, 4) cranial vault fragments; (5) forelimb; (6) pelvic bone.

Рис. 3. Кістки в пелетках: (1, 3) нижня та верхня щелепи; (2, 4) фрагменти склепіння; (5) передня кінцівка; (6) тазова кістка.



Fig. 4. Dorsal (a), ventral (b) and lateral (a) views of the skull (adult): (1) condylobasal length; (2) zygomatic width; (3) interorbital width; (4) length of upper diastema; (5) length of upper cheek teeth.

Рис. 4. Дорзальна (a), вентральна (b) та латеральна (c) сторони черепа (доросла особина): (1) конділобазальна довжина; (2) вилична ширина; (3) міжорбітальна ширина; (4) довжина верхньої діастеми; (5) довжина верхнього ряду щічних зубів.

Table 2. Skull measurements of *Spermophilus suslicus* from the territory of Belarus: min–max (mean)

Таблиця 2. Проміри черепа у особин *Spermophilus suslicus* з території Білорусі: min–max (середнє)

Skull measurements	Our data (n = 5)	Obolensky 1927 (n = 6)	Petrovsky 1960 (n = 142)	Serzhanin 1961 (n = 198)
Condylobasal length	39.2–42.7 (41.0)	39.1–41.5 (40.4)	38.3–44.8 (41.4)	38.5–46.1 (–)
Zygomatic width	26.7–27.5 (27.1)	26.0–29.0 (27.0)	25.7–29.9 (27.6)	25.2–30.1 (–)
Interorbital width	8.7–9.7 (9.2)	7.3–8.3 (7.8)	7.6–10.3 (9.1)	–
Length of nasal bones	15.0–16.7 (15.7)	15.0–16.3 (15.7)	13.6–18.7 (15.9)	–
Length of upper diastema	10.8–11.5 (11.2)	9.9–11.5 (10.5)	9.3–12.9 (11.4)	9.8–12.5 (–)
Length of upper cheek teeth	8.7–9.2 (9.0)	8.7–9.9 (9.5)	8.5–10.8 (9.5)	8.3–10.2 (–)

Skull measurements of speckled ground squirrels that died from unknown causes

We measured the condylobasal length, zygomatic and interorbital width (Fig. 4, 1–3, respectively), length of nasal bones, length of upper diastema and upper cheek teeth (Fig. 4, 4–5). For comparison, the same parameters of the speckled ground squirrel given in published works [Obolensky 1927; Petrovsky 1960; Serzhanin 1961] (Table 2) were used.

The table does not include information on the variation of individual craniometric characters of the speckled ground squirrel published by Mikhola [1956]: in almost all measurements, they coincide with the results presented by Petrovsky [1960] and Serzhanin [1961].

Craniometric parameters obtained by us largely correspond to those presented by other specialists. The upper limit of condylobasal length indicated by Serzhanin [1961] and Mikhola [1956] requires discussion: 46.1 mm and 48.2 mm, respectively. In a summary based on a study of Europe-

an collections [Kryštufek & Vohralík 2012], the limits of variation of condylobasal length in *S. suslicus* are 36.8–44.2 mm. The monograph by Lobkov [1999] presents data on speckled ground squirrel populations of Odesa Oblast of Ukraine and also does not mention the detection of individuals with unusually large skull measurements. Such a condylobasal length (46.1 mm or more) is possible for individuals of the European ground squirrel (*Spermophilus citellus*), but this species has not inhabited Belarus. In further studies, it is necessary to clarify the maximum condylobasal length in adults currently occurring in the territory of Belarus, which is the periphery of the species range of the speckled ground squirrel.

It should be noted that males have larger skull measurements, especially condylobasal length [Petrovsky 1960]. These sex differences are also characteristic of other geographic populations of the speckled ground squirrel [Lobkov 1999].

The skull measurements of specimens from the territory of Belarus correspond to those in other publications on ground squirrel craniology [Sinitsa *et al.* 2019].

Craniological analysis of speckled ground squirrels caught in the territory of present-day Belarus and kept in the collections of zoological museums in Ukraine is of particular interest [Zagorodniuk *et al.* 2021]. For instance, there are 61 ground squirrel skulls from Belarus in the collection of the National Museum of Natural History, National Academy of Sciences of Ukraine (Kyiv).

Pathologies in the skull and bone fragments from pellets

In the examined material, all bone fragments belong to adults, more than one-year-old individuals. The following most striking pathomorphological changes were revealed:

1. *Osteoporosis* is rarefaction of the bone structure leading to a decrease in its density and mechanical strength. In turn, the bone tissue porous structure facilitates the penetration of pathogenic microorganism. Osteoporosis manifests itself mainly in the dental alveoli of both jaws (Fig. 5). More than 60% of adults were found to have varying degrees of bone tissue damage. This pathology should be classified as diffuse osteoporosis. At high magnification (Fig. 5 c), the spongy substance large-loop pattern is well observed. Osteoporosis is a progressive metabolic bone disease.

2. *Osteolysis* is bone resorption without replacement by another tissue. It is most clearly manifested in dental alveoli of the lower jaw (Fig. 6) as a bone tissue ‘subsidence.’ In some cases (Fig. 6 b), the pathological process covers a significant part of the bone tissue, almost completely exposing the teeth roots. It appears in all individuals.

Osteolysis also happens due to a chronic pathophysiological process. Therefore, in young individuals, it will not have pronounced morpho-anatomical manifestations.

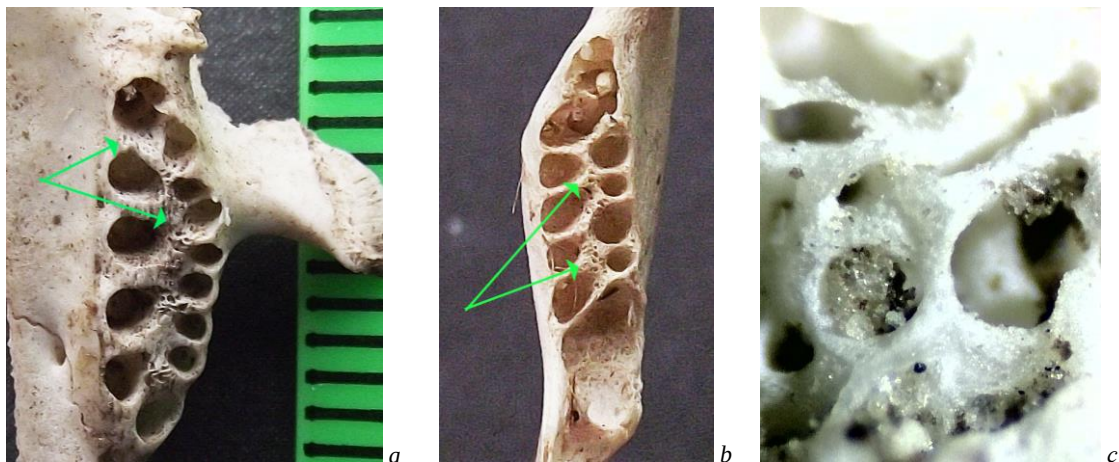


Fig. 5. Osteoporosis in the left upper (a) and left lower jaws (b). Magnification over 200x (c).

Рис. 5. Остеопороз у лівій верхній (a) та лівій нижній щелепах (b). Збільшення більше 200х (c).

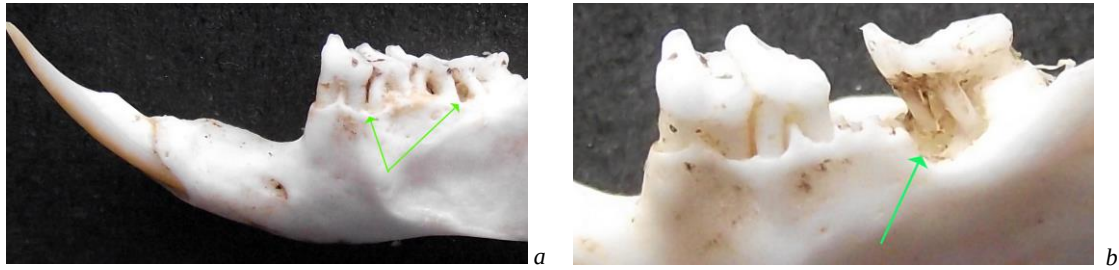


Fig. 6. Osteolysis of dental alveoli of varying degree exposing teeth roots.

Рис. 6. Остеоліз різного ступеня прояву в області коренів зубів.

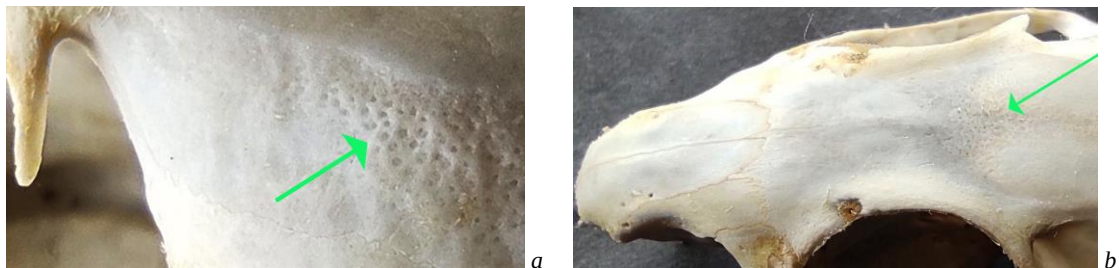


Fig. 7. Areas in the parietal (a) and frontal parts (b) of the cranial vault affected by osteomyelitis.

Рис. 7. Ділянки в тім'яній та лобових частках скеліття черепа, що зазнали остеомієліту.

3. *Cranial vault areas with initial osteomyelitis.* In one out of five skulls, in the parietal and frontal parts, 0.5–0.7 cm long areas with multiple small, rounded depressions were revealed (Fig. 7). In the same skull, a significant part of the facial and cranial sections was thinned ('translucent' bones).

This form of pathology was previously studied by us on a large sample of the northern white-breasted hedgehog from Belarus [Savarin 2015]. Subsequently, the skull areas affected by pathogenic microorganisms expand, forming deep and irregularly shaped recesses with separating fragments.

The revealed pathologies (osteoporosis and osteolysis) were registered in other small mammals as well by different specialists. However, their frequency in review papers, as a rule, is not given [e.g. Jentzsch *et al.* 2020], which is due to the lack of a common point of view among theriologists on the distinction between anomalies and pathologies. In adults and old specimens of the northern white-breasted hedgehog from Belarus, osteolysis is observed in almost 100% of cases, and in more than 80% of muskrats [Savarin 2015].

Other, presumably pathological, changes were also found in the skulls and require a deeper study on a larger sample.

Conclusions

The analysis of pellets and the observation of feeding behaviour of three bird species have revealed that the speckled ground squirrel is a regular part of the diet of both diurnal birds of prey (genus *Buteo*) and atypical predators with a mixed diet (raven). Most of the rodent bone fragments were found in raven pellets. We suggest that this fact does not yet prove a more significant raven impact on the local ground squirrel population.

In the examined material, osteoporosis was detected in 60%, and osteolysis in 100% of cases. Initial osteomyelitis was found in one out of five skulls. The small sample does not allow estimating the actual frequency of certain pathologies in the local speckled ground squirrel population. However, it can be argued that they are caused by a complex of factors, including metabolic disorders (osteoporosis) and infection by pathogenic microorganisms (osteolysis).

The speckled ground squirrel colony preservation in a relatively small, isolated area near the village of Yushevichi, Nesvizh Raion, currently seems to be problematic. The habitats of this species, which is listed in the Red Data Book of Belarus (2015), should be protected.

We suggest that the conservation status of the speckled ground squirrel should be upgraded to at least Category II (according to the system of categories adopted in Belarus) for the following reasons: 1) over the past six years, only 4 of the 12 colonies have survived, of which 2 are practically unviable; 2) stable for 10 years reduction in abundance; and 3) fragmented distribution (single localities). According to the IUCN classification, it corresponds to category CR (critically endangered).

Acknowledgements

The authors are grateful to Valeria Savarina for her help in translating the manuscript into English.

References

- Abramchuk, A., S. Shokalo, Y. Yankevich. 2021. The speckled ground squirrel (*Spermophilus suslicus*) in Belarus: new localities, old threats, and prospects of conservation. *Theriologia Ukrainica*, **21**: 84–90. [CrossRef](#)
- Jentzsch, M., R. Kraft, A. Lemkul, H.-J. Kapischke, H.-W. Maternowski, R. Wolf. 2020. Anomalies and pathological changes of skulls and dentition of wild small mammal species from Germany. *Journal of Vertebrate Biology*, **69** (4): 1–19. [CrossRef](#)
- Korepov, M. V. 2012. Distribution and number of the imperial eagle (*Aquila heliaca*, Falconiformes, Accipitridae) in the central part of the Privolzhskaya Upland. *Zoologicheskii Zhurnal*, **91** (2): 190–201. [In Russian]
- Kryštufek, B., V. Vohralík. 2012. Taxonomic revision of the Palearctic rodents (Rodentia). Sciuridae: Xerinae 1 (Eutamias and Spermophilus). *Lynx*, n. s., **43** (1–2): 17–111.
- Lobkov, V. A. 1999. *Spotted Squirrel of the North-Western Black Sea Region: Biology, Regulation of its Populations*. AstroPrint, Odessa, 1–272. [In Russian]
- Love, R. A. 2009. *National Owl Pellet Survey Report 2009*. The Mammal Society, U. K. www.mammal.org.uk
- Miholap, O. N. 1956. Rodents of the Polissya lowland. *Viesci Akademii Navuk BSSR. Sieryja bijalahičnaja*, **3**: 96–111. [In Belarusian]
- Obolensky, S. I. 1927. *A Note on the Distribution and Systematic Features of the Speckled Ground Squirrel (Citellus suslica Güld.* Glavlitbel, Minsk, 1–9. [In Russian]
- Petrovsky, Y. T. 1960. *Biological Peculiarities of Citellus suslicus Güld. in Byelorussia*. Abstract of dissertation. AS BSSR, Minsk, 1–18. [In Russian]
- Petrovsky, Y. T. 1961. Ecological peculiarities of *Citellus suslicus* Güld. in Byelorussia. *Zoologicheskii Zhurnal*, **40** (5): 736–748. [In Russian]
- Redinov, K. A. 2012. Trophic links of the Buzzard in Ukraine. In: *Buzzards of North Eurasia: Distribution, Population Status, Biology. Proceedings of the 6th International Conference on Birds of Prey and Owls of North Eurasia*. Kryvyi Rih, 155–168. [In Russian]
- Savarin, A. A. 2015. *Pathology of the Skull of the Erinaceus concolor roumanicus, Living on the Territory of Belarus*. BelGUT, Gomel, 1–190. [In Russian]
- Savitskiy, B. P., S. V. Kuchmel, L. D. Burko. 2005. *Mammals of Belarus*. Ed. by B. P. Savitskiy. Belarussian State University, Minsk, 1–319. [In Russian]
- Serzhanin, I. N. 1961. *Mammals of Belarus*. Izd-vo Akademii nauk Belorusskoy SSR. Minsk, 1–317. [In Russian]
- Shokalo, S. I. 2019. About the condition of the speckled ground squirrel (*Spermophilus suslicus*) in central Belarus. *Problems of Zoocultures and Ecology*. Vol. 3. Publishing ZooVetKniga, Moskwa, 208–215. [In Russian]
- Shokalo, S., Y. Yankevich. 2022. Speckled ground squirrel (*Spermophilus suslicus*) in Belarus. The history of disappearance and the present state. In: *Topical issues of zoology, ecology and nature conservation, Issue 4. Materials of conference*. MGAVMiB-MVA. Moskwa, 140–158. [In Russian]
- Sinita, M. V., A. Virág, P. Pazonyi, M. Knitlová. 2019. Redescription and phylogenetic relationships of *Spermophilus citelloides* (Rodentia: Sciuridae: Xerinae), a ground squirrel from the Middle Pleistocene – Holocene of Central Europe. *Historical Biology*, **33** (1): 1–21. [CrossRef](#)
- The Red Book... 2015. *The Red Book of the Republic of Belarus. Animals: rare and endangered species of wild animals*. Belarusian Encyclopedia, Minsk, 1–448. [In Russian]
- Tokarsky, V. A. 2014. Gophers *Spermophilus suslicus* (Guldenst., 1769) and *Spermophilus pygmaeus* (Pallas, 1778) at the junction of their areas. *Scientific Bulletin of the Uzhhorod University. Series Biology*, **36**: 45–48. [In Russian]
- Wojtaszyn, G., J. Kończak, A. Kepel, B. Kala. 2015. *Susel mógowany*. Wydanie II poprawione, Poznań, 1–136. [In Polish]
- Zagorodniuk, I., I. Bolotina, E. Ulyura. 2021. Mammals from Belarus in the collections of natural history museums of Ukraine. *Proceedings of the State Natural History Museum*, **37**: 39–56. [In Ukrainian] [CrossRef](#)



DISTRIBUTION OF THE WOLF (*CANIS LUPUS*) IN THE STEPPE ZONE OF UKRAINE AT THE TURN OF THE 20TH AND 21ST CENTURIES AND ITS POPULATION DYNAMICS

Anatoliy Volokh 

Dmytro Motorny Tavria State Agrotechnological University (Melitopol, Ukraine)

Key words

range, wolf, number, dynamics, destruction, hunting, management, steppes

doi

<http://doi.org/10.53452/TU2510>

Article info

submitted 01.05.2023
revised 20.06.2023
accepted 30.06.2023

Language

Ukrainian, English summary

Abstract

The article presents data on the extirpation of the wolf in southern Ukraine in the 18th to the 20th century, which was financially supported by landowners and the state. This contributed to keeping the wolf population at a low level and then led to a reduction in its range. In the 1970s, in the steppe and forest-steppe zones, wolves permanently lived only in Moldova; in the north of Odesa Oblast; in the Pavlohrad district of Dnipropetrovsk Oblast; in Kharkiv and Donetsk oblasts, as well as in the north of Poltava Oblast. From here, they spread to neighbouring territories, where they were quickly extirpated. The level of wolf decline was so significant, that in 1970 only 18 wolves were recorded in the steppe zone, and 270 in the whole of Ukraine. This contributed to the dispersal of the roe deer, wild boar, and elk to the south. After the reduction in the size of wolf hunting premiums, hunting pressure on wolves also decreased. Since there is a significant positive correlation between wolf population and hunting pressure ($r = 0.93$), the wolf's range and population began to grow rapidly. While in 1970 it was found in 14 regions, in 1976 it was already recorded in 18, and in 1981 in 21; in 2000, the wolf occurred in all regions of mainland Ukraine, and in 2003 it entered the Crimea. The process of restoring the wolf's range was accompanied by the emergence of wolf-dog hybrids, some of which are still occurring. Despite the harvest of 616.8 ± 102.68 wolves per year in 1970–1981, the wolf population increased by 6.5 times in Ukraine, and by more than 10 times in the steppe zone. A significant increase in its numbers was facilitated by a decrease in hunting pressure due to the adoption of the USSR Law 'On the Protection and Use of Wildlife' in 1980, which prohibited the use of inhumane methods in hunting on wild animals. In 1982–1992, the volume of wolf culling in Ukraine reached 71.1% (45.3–81.5), and in 1993–1999 was equal to 43.1% (34.9–49.3) per year. Naturally, due to the decrease in wolf hunting, there was a sharp increase in the wolf population, which in the steppe zone increased by 1.51 times from 2000 to 2010, and in our country in general by 1.03 times. The process of intensive growth of its population stabilised only at the beginning of the 21st century, when the annual take increased from 34.9% (2000) to 84.0% (2009).

Affiliations

Dmytro Motorny Tavria State Agrotechnological University (Melitopol, Ukraine)

Correspondence

Anatoliy Volokh; D. Motorny Tavria State Agrotechnological University; 18 Bohdan Khmelnytskyi Avenue, Melitopol, 72310 Ukraine;
Email: volokh50@ukr.net;
orcid: 0000-0003-1291-921X

Cite as

Volokh, A. 2023. Distribution of the wolf (*Canis lupus*) in the steppe zone of Ukraine at the turn of the 20th and 21st centuries and its population dynamics. *Theriologia Ukrainica*, **25**: 109–125. [In Ukrainian, with English summary]

Розселення вовка (*Canis lupus*) у степовій зоні України на зламі XX–XXI століть та динаміка його чисельності

Анатолій Волох

Резюме. У статі наводяться дані щодо знищення вовка на півдні України у XVIII–XX ст., яке фінансово підтримувалось землевласниками та державою. Це сприяло утриманню його чисельності на низькому рівні, а потім призвело до скорочення ареалу. У 1970-х роках у степовій та лісостеповій зонах вовки постійно мешкали лише на території Молдови; на півночі Одеської; у Павлоградському районі Дніпропетровської; на території Харківської та Донецької, а також на півночі Полтавської областей. Звідси вони заходили на довколишні території, де їх швидко знищували. Рівень вилучення вовків був таким значним, що у 1970 р. на території степової зони було обліковано лише 18, а всієї України — 270 особин. Це сприяло проникненню на південь козулі, кабана і лося. Після зменшення розміру премій за вилов вовка, мисливський тиск на нього також скоротився. Оскільки між чисельністю та обсягом вилову хижаків існує суттєва позитивна кореляція ($r = 0,93$), ареал і чисельність вовка стали стрімко зростати. Якщо у 1970 р. він траплявся на території 14, у 1976 р. — 18, а в 1981 р. — 21, то у 2000 р. вовк мешкав у всіх областях материкової частини України, а у 2003 р. проник у Крим. Процес відновлення ареалу вовка супроводжувався появою вовче-псових гібридів, окремі випадки формування яких трапляються дотепер. Незважаючи на вилов у 1970–1981 р. $616,8 \pm 102,68$ особин у рік, поголів'я вовка в Україні зросло в 6,5, а в степовій зоні — більш ніж у 10 разів. Суттєвому збільшенню його чисельності сприяло зниження мисливського тиску, обумовленого прийняттям у 1980 р. Закону СРСР «Про охорону та використання тваринного світу», який забороняв використання негуманних способів здобування диких тварин. У 1982–1992 рр. обсяг вилучення їх в Україні досяг 71,1 % ($45,3\text{--}81,5$), а у 1993–1999 рр. — 43,1 % ($34,9\text{--}49,3$) на рік. Природно, що через зменшення вилову вовка, відбулося різке збільшення його поголів'я, яке у степовій зоні з 2000 до 2010 року зросло в 1,51, а взагалі в нашій країні — у 1,03 разів. Процес інтенсивного зростання його чисельності вдалося стабілізувати лише на початку XXI ст., коли розмір щорічного вилучення зріс від 34,9 % (2000 р.) до 84,0 % (2009 р.).

Ключові слова: ареал, вовк, чисельність, динаміка, знищення, полювання, управління, степи.

Вступ

Звичайний, або сірий вовк (*Canis lupus* Linnaeus, 1758) є нашим важливим трофічним конкурентом, який здатний суттєво впливати на чисельність диких копитних, а також завдавати відчутної шкоди поголів'ю домашніх тварин. Суттєве зростання чисельності вовка під час Другої Світової війни (1939–1945) та у повоєнні часи сприяло посиленню його хижацтва стосовно домашніх тварин, що стимулювало розробку методів управління його популяціями, серед яких основним було знищення. Для цього тривалий час застосовували отрути, спеціальні пастки та капкани, вилучення цуценят, а також відстріл особин різного віку у будь-яку пору року [Korneev 1950]. Інтенсифікація цього процесу на значній площі видового ареалу призвела до суттєвого скорочення чисельності вовка на території колишнього СРСР і навіть до зникнення його деяких європейських та північно-американських популяцій.

У другій половині XX ст. погляди на вовка як на небезпечного хижаків почали змінюватися, і тепер цей вид охороняють на території більшості європейських країн. У 1996 р. Україна приєдналася до Конвенції про охорону дикої флори та фауни і природних середовищ існування в Європі, прийнятої Радою Європи у 1979 р.¹, з двома застереженнями: «1. В Україні допускається ... вибіркове регулювання чисельності вовка... 2. Дозволяється використання... капканів для добування вовка». З метою запобігання негативного впливу на популяції інших видів та задля зменшення шкоди сільськогосподарським тваринам, у нашій країні допускається регулювання чисельності вовка шляхом відстрілу. В ЄС це питання регулюється Регламентом Ради ЄС «Про заборону використання капканів, а також ввезення до країн Співтовариств-

¹ Bern 19/09/1979. Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats (ETS No. 104).

ва смушків та готових виробів з країн, в яких здійснюється вилов диких тварин за допомогою зазначених та інших пасток, що не відповідають міжнародним вимогам і гуманності лову» (1991)¹. В Україні застосування капканів вперше намагалися заборонити ще 1926 р., що зазначалося у квитку члена Всеукраїнської спілки мисливців та рибалок. В Україні з 2007 р. введено заборону на здобування вовка поза мисливським сезоном, а з 2011 р. заборонено виготовлення, зберігання, ввезення та застосування капканів.

Подібні заходи щодо використання ресурсів вовка було запроваджено і в багатьох інших країнах Європи, що сприяло швидкому відновленню його популяцій. Поширюючись зі сходу ареалу, зграї та окремі особини цього виду проникли далеко на захід — до ФРН (1998), Нідерландів (2011), Бельгії й Люксембургу (2011), Данії (2012)². Завдяки цьому у 2014 р. поголів'я вовка у 28 країнах Європи (без урахування Білорусії, України та європейської частини Росії) оцінювали в 12 тисяч особин.

Наприкінці ХХ та на початку ХХІ ст., незважаючи на розвиток сучасної інфраструктури, інтенсифікацію сільського господарства та скорочення біорізноманіття, у Європі та Північній Америці також відбулося зростання чисельності і розширення ареалу бурого ведмеда, євразійської рисі, росомахи та звичайного шакала³. Причому у багатьох місцях представники цих видів стали виживати та ефективно розмножуватися поза охоронними територіями.

Зазначене не лише демонструє дивовижну стійкість зазначених хижих ссавців, які поширилися в угіддях за домінування людини, але й свідчить про недостатність наших знань у питаннях теорії ареалу. Зважаючи на це, темою цієї статті став аналіз особливостей розселення вовка та динаміки його чисельності у степовій зоні України на зламі ХХ та ХХІ ст.

Матеріал та методи

Дослідження динаміки ареалу та чисельності вовка на території степової зони України було розпочато нами у 1980 р., коли у більшості місць, як це зараз видається дивним, його не було. Збирання матеріалу ми розпочали з проведення анкетного опитування працівників мисливських господарств усіх адміністративних районів Одеської, Миколаївської, Херсонської, Запорізької, Дніпропетровської, а також південних районів Кіровоградської та Харківської областей. Внаслідок цього вдалося отримати інформацію про наявність, появу або відсутність вовка з території 78 адміністративних районів та багатьох географічних місцевостей у період його інтенсивної експансії.

Важливі дані щодо стану його локальних угруповань були отримані під час полювань та проведення польових робіт з мисливського впорядкування угідь на території АР Крим (2000–2007), Запорізької (1995–1996), Дніпропетровської (1997–1999), Донецької (2008), Луганської (2009–2010), Миколаївської (2006–2012), Одеської (1985–2010), Полтавської (1976–2015) Херсонської (1987–2020) та Хмельницької (2003–2019) областей. Крім того, були проаналізовані літературні джерела, архівні матеріали, відомчі дані та результати власних досліджень, проведених у 1973–2020 роках території степової зони України, а також, частково, у Лісостепу, Поліссі, Карпатах та у Криму.

З метою уточнення видової належності вовка використовувались результати дослідження направляючого та остьового волосся добутих тварин ($n = 43$), а також форми вінцевого шва (*sutura coronalis*), який з'єднує передні краї тім'яних із задніми краями лобових кісток ($n = 188$). На черепі чистокровних особин він має значний зубчастий виступ (рис. 1), який розташований по обидва боки від сагітального шва (*sutura sagittalis*).

¹ Council Regulation (EEC) No 3254/91 of 4 November 1991 prohibiting the use of leghold traps in the Community and the introduction into the Community of pelts and manufactured goods of certain wild animal species originating in countries which catch them by means of leghold traps or trapping methods which do not meet international humane trapping standards. *Official Journal of the European Communities*. 9.11.1991: L 308/1.

² Wolf hunting ban on the Slovak side of the Eastern Carpathians. *Rewilding Europe* (вебсайт) <https://shorturl.at/aP259>

³ List of gray wolf populations by country. *Bikineдія* (вебсайт). <https://shorturl.at/inzCX>

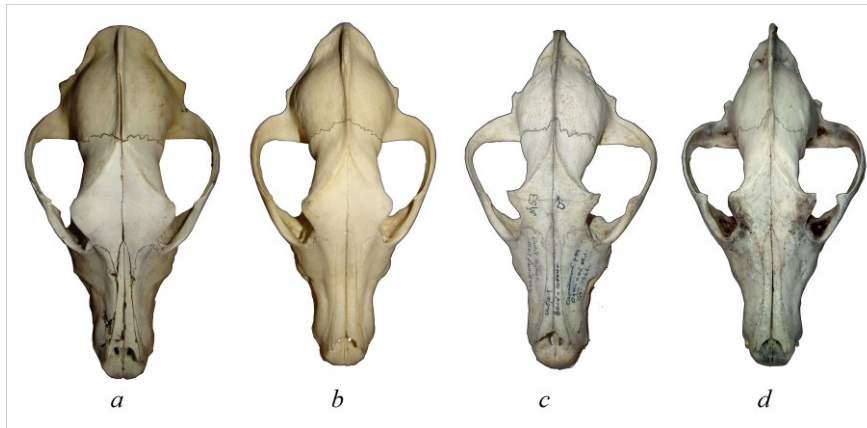


Рис. 1. Зовнішній вигляд вінцевого шва на черепі хижаків:

(a) пес, (b, c) гібриди (вовк x пес), (d) чистокровний вовк.

Fig. 1. The shape of the coronal suture in the skull of predators:

(a) dog; (b, c) hybrids (wolf x dog); (d) pure blood wolf.

У гібридних особин його розміри значно менші, а на черепі пса зазначеного виступу взагалі немає, внаслідок чого хвилястий вінцевий шов має майже горизонтальне спрямування. Значну кількість досліджених черепів ($n = 117$) становила колекція доцента І. Г. Гурського, видатного радянського дослідника вовка, яка зберігається у зоологічному музеї Одеського національного університету імені І. І. Мечникова.

Обліки чисельності вовка у різні роки проводилися мисливськими господарствами з використанням комплексу методів, а саме: зимового та літнього маршрутного обліків, картування ділянок мешкання, облік «на вабу» та ін. [Gulyk *et al.* 2019]

Знищення вовка у XVIII–XX ст.

Тривалий час звичайний вовк був чисельним хижаком у Південній Україні. У 1850-ті роки із Запоріжжя до Російської імперії щорічно продавали близько 4 тис. вовчих і лисячих смушків. На вовків полювали дуже старанно тому, що вони знищували багато свійської худоби, а скотарство було головним заняттям запорожців і ногайців. У рідкісних уцілілих документах того часу зазначено, що ці хижаки траплялися в багатьох земельних дачах, розташованих у Херсонській губернії на берегах Дніпра, Інгульця та Висуні. Вони були звичайними на Керченському півострові, на Арабатській стрілці і заходили на о. Тендра [Kirikov 1983].

У наш час, коли більшість людей живе у містах і знає про вовка переважно з книг та телевізійних передач, їхня уява про втрату, яку завдає цей розумний і сильний звір мисливському та сільському господарству, мало відповідає дійсності. Наприклад, у 1870–1873 рр. лише на території Херсонської губернії вовками було загрижено та з'їдено 11,6 тис. голів худоби. Причому за цей період, у зв'язку зі збільшенням чисельності як хижаків, так і свійських тварин, втрати від перших зросли у 14,6 разів [Korneev 1950]. Оскільки наприкінці XIX ст. степова зона України стала одним зі світових центрів вівчарства, ті роки саме вівці були основними об'єктами нападу вовків. З 1861 по 1867 р. лише на території маєтку «Асканія–Нова» поголів'я перших зросло від 340 до 400 тис. голів. Окрім того, були й інші господарства, в угіддях яких випасалось від 10 до 100 тис. цих тварин [Falz-Fein 1997].

Боротьба з вовком у степовій зоні (саме так називалися заходи з управління його популяціями) особливо посилилася наприкінці XIX ст. завдяки розвитку в південних регіонах України пасовищного тваринництва. Найбільш дієвими з них були облави. Навесні 1843 р. в результаті однієї з них було видобуто 1,9 тис., а за дві весняні кампанії 1843 та 1845 рр. — близько 3 тис. особин, серед яких домінували вовчята [Overview... 1850]. У 1844 р. було визнано доцільним полювання на вовка влаштовувати постійно, але особливо у вільні від польових робіт дні: 18–19 та 28–29 квітня (за старим стилем). Під час облави у зазначеному році на території Херсонської губернії було видобуто 478, Катеринославської — 324, Таврійської — 259 та Бессарабської — 343 вовків [Brauner 1935]. Ці заходи сприяли локальному зменшенню чисельності хижаків, але незабаром вона повністю відновлялася.

У 1879–1880 рр. спостерігалася висока чисельність вовків, як на території всієї Південної Росії, так і — Європи. Ці звірі дуже розмножилися і почали траплятися у всіх країнах колишньої Австро-Угорської імперії і навіть у Булонському лісі — на околицях Парижа. Багато авторів констатували утворення великих зграй, які періодично відвідували села, нападали на худобу та псів. Разом із сильними холодами збільшення чисельності вовка породило масу забобонних чуток про майбутні лиха і війну [Different ... 1880]. Тому в різних місцях було вжито спеціальних заходів щодо винищення цього хижака.

Зокрема, у Херсонському повіті створили спеціальний заохочувальний фонд, розмір якого складав 100 рублів на рік. Керівництво винищувальними акціями було покладено на мисливців-землевласників, які при появі вовків мали організовувати та негайно проводити заходи щодо їх знищення. У 1876 р. для преміювання людей, що добували цих звірів, було витрачено 36 рублів [Different ... 1878], що було на той час значною сумою. Відомо, що у 1924–1925 рр. в Україні жертвами вовків стало 13,2 тис. голів худоби або 0,1% до всього поголів'я свійських тварин, серед якого за кількістю домінували вівці, телята та молоді коні [Krasilnikov 1926]. У 1926 р. вовки лише у кількох селах Михайлівського району (Запорізька обл.) задавили 48 овець, чотирьох телят, молоду корову та дві свині [Schmidt 1927]. Значних збитків селянам ці звірі завдавали й інших місцях країни. Лише у 1973 р. в Україні вовками було загрижено 35 коней, 16 голів великої та 194 голови дрібної рогатої худоби, що завдало сільському господарству збитків у сумі 43 тис. рублів. Через 5 років, в 1978 р., за даними ЦСУ УРСР, їхній розмір зріс до 252 тис. рублів, оскільки зазначені хижаки загризли 44 коня, 474 гол. великої та 1063 — дрібної рогатої худоби, 40 свиней та 658 гол. свійської птиці.

У місцях з високою щільністю населення ратичних вовки за впливу погодних катаклізмів здатні знищити багато звірів. Взимку 1949–1950 рр. у пониззі Дніпра на території колишнього заповідника «Буркути» було зареєстровано загибель 15 плямистих оленів від нападу цих хижаків [Salgansky et al. 1963]. За 27 місяців 1974–1978 рр. у північно-східній Міннесоті (США) від полювання та браконьєрства загинуло 50 %, а від вовків — 45 % білохвостих оленів, які були оснащені радіопередавачами [Nelson & Mech 1981]. Найбільший тиск вовки чинять на угруповання козулі. У Білорусії ряснота її трапляння у раціоні цих хижаків становила 11,1 % [Litvinov et al. 1981]. У 1949 р. на території Фрунзенського району Одеської обл. в ур. Шептеред вовки знищили понад 50 % [Korneev 1950], а у 1964–1965 рр. у Павлівському лісництві шість хижаків з'їли їх близько 200 [Gursky & Nasarenko 1966] козуль. Взимку 2006/07 рр. на території Гуляйпільського району Запорізької обл. під час депресії чисельності всіх ратичних мисливці знайшли останки 13 косуль, здобутих та з'їдених вовками (усні відомості мисливствознавця Василя Брезницького). В Українському Приазов'ї шерсть, шматки шкіри та м'яса зазначеної тварини ми виявили у 25 % шлунків вовка. Взагалі вважається, що хижацтво вовка скрізь перешкоджає збільшенню чисельності козулі навіть за незначної щільності її населення [Pereira 1985; Filonov 1989; Danilkin 1999]. До речі, значного успіху у відтворенні поголів'я усіх ратичних у європейських державах і в Україні вдалося досягти за відсутності або за низької чисельності зазначеного хижака [Volokh 2016].

З давніх-давен вовки становили особливу загрозу для життя людини. У 1879–1880 рр. відзначалися напади вовків на людей: зокрема, біля Єлизаветграда (зараз — Кропивницький) ці хижаки загризли 2-х селян. Населення стало боятися виходити в степ без зброї [Different... 1880]. У степовій зоні України ці хижаки у 1923–1925 рр. нападали на людей у Бердянському районі Запорізької області [Barabash 1928] та в інших місцях Південної України [Krasilnikov 1926]. Особливо багато випадків загибелі, переважно дітей, від нападу вовків було зареєстровано в перші повоєнні роки [Korneev 1950]. Причини цього явища добре відомі і пов'язані з формуванням у хижого звіра особливих харчових адаптацій у місцях інтенсивних бойових дій, які мали місце в 1941–1943 рр. З того часу минуло багато часу і люди, переставши стикатися з вовком, забули про те, що самі можуть бути його жертвами. І тільки в 1979 р. на всесоюзній науковій нараді «Екологічні основи охорони та раціонального використання хижих ссавців» (Москва, 1979) прозвучало кілька боязких повідомлень про те, що в деяких місцях СРСР вовки загризли і частково з'їли кількох людей.

Оскільки в ті роки поширення інформації про загибель людей у катастрофах і в місцях виникнення великих аварій забороняли, згадані відомості були шокуючими. Відомо, що в Харківській області на території Вовчанського району у 1974 р. ці хижаки покусали п'ять осіб, у 1985 р. — двох, а на території Боровського району у 1999 р. — ще двох [Tokarsky & Avdeev 2001]. Такі випадки були зафіксовані і в Запорізькій, Херсонській та Миколаївській областях, де чисельність вовків, особливо на Кінбурнському півострові, зараз є значною. Лише за 2000–2005 рр. на їх території задокументовано 17 випадків нападу цих хижаків на людей, на щастя, без летальних результатів [Domnich & Smirnova 2007].

Очевидно, напади вовків на людей ніколи не припинялися, однак у різних місцях, залежно від обставин, їхня ряснота була різною. У приморському степу Херсонської області на початку XXI ст., через різкий занепад тваринництва та зниження чисельності диких ратичних, вовки стали триматися поблизу населених пунктів, де об'єктами їх нападу стали переважно пси, кішки та свійська птиця [Selyunina 2013]. Взагалі, в південних районах України є багато маленьких сіл, де люди стали часто контактувати з вовками. Зважаючи на сучасні інтенсивні бойові дії на сході та півдні України, пов'язані з нападом Росії, поїдання вовками та псами людських трупів набуло значної масштабності. Є багато світлин, що це підтверджують, але, з гуманних міркувань, ми їх не наводимо. Звісно, за таких умов та за низької чисельності основних жертв, ймовірність нападу хижаків на людину суттєво зросла...

Постійне переслідування вовка, яке заохочувалося і заохочується державою, у XX ст. призвело до повсюдного скорочення його чисельності та ареалу. Раніше за все вовк зник у Приазов'ї та в Криму, де останнього звіра видобули 1914 р. у Баксанській лісовій дачі. У 1928 р. шість особин бачили біля Мекензієвих гір у районі Севастополя, одного з яких мисливцям вдалося добути [Milchenko 1928]. Після цього вовки неодноразово проникали до Криму, але їх також знищували. Вважається, що на Дніпрі у Херсонському повіті останніх хижаків здобули в першому десятилітті XX ст. [Brauner 1923]. На північному заході степової зони в Одеській області ще до початку XX ст. вовки зрідка траплялись, але їх чисельність була дуже низькою. Натомість, на тлі революційних подій 1917 р. та наступних військових операцій, вона знову зросла і в 1920 р. вовк став звичайним видом у Балтських лісах [Voliansky 1924] та у дельті Дунаю, яка тоді належала Румунії [Korneev 1950].

Інтенсивне переслідування людиною вовка наприкінці XIX та на початку XX ст. призвело до його знищення у багатьох місцях Європи. Під час Другої світової війни, коли полювання на вовка практично не велося, він успішно розселився по всій території України і знову проник до Криму. У степовій зоні найбільша чисельність цього звіра відзначалася у Луганській, Донецькій та Одеській областях [Sokur 1960]. Це викликало посилення заходів щодо її зниження. Згідно з рішенням Ради Народних Комісарів УРСР від 03.07.1945 р. № 1017, продубльованого в постановах обласних рад депутатів трудящих, полювання на вовка набуло характеру винищення, яке проводилося упродовж року всіма способами. Цей документ, крім того, передбачав створення постійно діючих бригад зі знищення вовків, виплату грошових премій за видобуток як дорослих звірів, так і цуценят, забезпечення мисливців боєприпасами та іншим необхідним інвентарем. Він також зобов'язував керівників колгоспів, радгоспів та інших організацій виділяти транспорт та людей для організації облавних полювань, будівництва пасток у районі тваринницьких ферм та закликав надавати всіляку допомогу районним мисливським організаціям у знищенні вовків. Природно, що такі заходи, здійснювані на державному рівні, сприяли активізації боротьби з цими тваринами. Саме завдяки їм у 1946–1967 роках на території України знищено 34920 вовків, у результаті чого їх чисельність скоротилася до 154 особин. З 1948 по 1951 р. щорічно видобували близько 2700 звірів, а з 1952 р. почалося зменшення кількості здобутих звірів, що також свідчило і про зниження їх чисельності в країні [Gursky 1985]. У 1956–1957 рр. в Україні в середньому за рік добували, переважно на території Полісся, близько 1500 особин [Sokur 1960].

Із розвитком науково-технічного прогресу, у багатьох районах СРСР особливо результативним стало винищення вовків за допомогою літаків, гвинтокрилів та снігоходів. Це дало можливість контролювати в найбільш складний для звірів зимовий час великі території.

Використання для цієї мети літака типу АН-2 ще в 1946–1948 гг. дозволило військовим льотчикам відстріляти в угіддях Московської області понад 1 тис. вовків. У степовій зоні, де у вовка було відносно мало сховків, акції з його винищення мали досить високу результативність. Наприклад, у Біловодському, Старобільському, Марківському, Міловському та Ново-сковському районах Луганської області лише в 1948 р. мисливці видобули близько 150 особин [Korneev 1950]. Незважаючи на це, в 1968–1978 роках чисельність вовка в Україні зросла з 218 до 1193 особин — у 5,4 рази. Причому це сталося під час посилення контролю за його популяціями, обумовленого вимогами Постанови Ради Міністрів СРСР «Про державне обов'язкове страхування майна колгоспів, радгоспів та інших державних сільськогосподарських підприємств» (1978). Наприклад, за архівними даними, у 1946–1955 рр. на території Запорізької області було видобуто 651, у 1961–1965 рр. — 31, в 1966–1970 рр. — 70 вовків, а в 1971–1980 гг. — жодного. Зазначеним документом були затверджені заходи щодо боротьби з вовками, що фінансувалися за рахунок страхових платежів. Серед них — придбання транспорту, оренда літаків і гелікоптерів для відстрілу звірів, виплата премій (за знищення дорослої самиці 150, дорослого самця — 100, вовчяти — 50 рублів). Особливо заохочувався видобуток вовчиці з виводком на лігвищах і під час облавного полювання: у цьому випадку за знищення першої розмір премії становив 200, а за вовчєня — 50 руб. Враховуючи, що середня зарплата в ті роки становила 120–150 руб., зазначене преміювання було важливим фінансовим стимулом для мисливців. Звичайно, зараз слово «знищення» звучить досить жорстоко, але в ті далекі роки, коли перед радянським народом було поставлено завдання «очистити мисливські угіддя від шкідливих хижаків і знизити шкоду, яку вони завдають народному господарству» всі способи вважалися прийнятними.

Розселення вовка наприкінці ХХ ст.

У степовій зоні, де вовки завжди були численними, наприкінці 1950-х років мешкало ~ 50 особин, на початку 60-х ~ 40, а на початку 70-х років жодного [Gursky 1985]. Навіть на території лісостепових Білгородської, Курської та Орловської областей Росії, що межують з Україною, у 1966–1972 рр. спостерігалось різке зниження щільності вовка до 0,4–0,5 особин на 1 тис. кв. км, а багатьох місцях цей звір перестав зустрічатися взагалі [Priklonsky & Osmolovskaya 1975]. Цікаво, що у 80-ті роки, коли чисельність вовка в Україні була низькою, на території Одеської області та Молдови у виводках кількісно самці переважали над самицями. Це ж спостерігалось і у звірів, які мешкали у зоопарках, і становило 1,6:1,0 на користь самців [Gursky 1978]. У той самий час у США за низької щільності вовків співвідношення цуценят у виводках за статтю було майже однаковим або переважали самиці [Mech 1975]. У місцях, де велася інтенсивна боротьба із цими хижаками, останнє траплялося досить часто. Наприкінці квітня 2010 р. у Синельниківському районі Дніпропетровської області в острівці бур'яну на полі виявили лігво, в якому знаходилося 9 зрячих вовчєнят. Усі вони виявилися самицями, що може бути пристосуванням до підтримки структури популяцій, оскільки у разі загибелі певної кількості звірів будь якої статі чисельність здатна швидко відновитися.

За низької чисельності досліджуваних хижаків виникають шлюбні пари вовка та пса у будь-якому поєднанні за статтю, що призводить до появи вовче-псових гібридів. У континентальній Україні це явище було зареєстровано ще в 1884 р. на території колишньої Кіровоградської області [Yuricin 1885]. У куці терну виявлено лігво з 8 вовчєнятами, одне з яких мало чорне забарвлення, білі пальці та білі плями на грудях та шії.

Пізніше випадки виявлення гібридів були описані і в інших місцях ареалу [Galaka 1969; Gursky 1975; Ryabov 1978]. Вони свідчили про те, що ряснота появи вовче-псових гібридів збільшується із руйнуванням популяційної структури виду. В Україні випадки такої гібридизації особливо почастішали з кінця 50-х років ХХ ст. як наслідок інтенсивного винищення вовків. Однак вони мали локальний характер і були більш характерними для Одеської області та Молдови. Цьому також сприяв характерний для українського народу жаль щодо цуценят власних псів або до старих тварин, яких недбайливі господарі завозили і продовжують завозити у віддалені від свого житла місця.

У результаті спочатку формуються зграї здичавілих псів, а потім, у міру заселення території вовками, — стійкі гібридні популяції. Причому досліджені гібриди іноді мали псячий вигляд і були схожі на німецьких вівчарок (рис. 2), а іноді — вовчий, про що свідчило зонarne забарвлення всіх направляючих та частини остьового волосся. Більшою мірою їх відрізняли: різнобарвність, строкатість, наявність білих плям і менші розміри тіла, ніж у чистокровних вовків [Gursky 1975]. У колекції Зоологічного музею Одеського національного університету ім. І. І. Мечникова є черепи гібридів, найдавніші з яких відносяться до 1952 р., а останні відомі — до 2014 р.

Багато вовче-псових гібридів з'явилося в степовій зоні України у 1990-ті роки, яке стало наслідком відновлення популяції вовка на тлі низького мисливського впливу. Наприклад, у 2005 р. на території Запорізької області нами було обстежено 114 звірів, які мали вовчий вигляд. Серед них більшість було здичавілих псів, волосся яких не мало зонарного забарвлення, трохи менше — гібридів і зовсім мало — чистокровних вовків. Через кілька років ситуація докорінним чином змінилася: дикі пси та вовче-псові гібриди в природі стали траплятися рідко (рис. 3), а більшість досліджених нами у 2007–2009 роках звірів ($n = 48$) з Якимівського, Веселівського, Приазовського, Токмацького та Мелітопольського районів були ідентифіковані як вовки. Це ж саме спостерігалось на території сусідньої Дніпропетровської області, де, незважаючи на застосування сучасних технічних засобів під час полювання, чисельність вовка стрімко зростала.

Однак після зменшення розміру матеріальної винагороди за виловлення зазначеного хижака наприкінці 70-х років мисливський тиск на його популяції значно скоротився. Враховуючи, що між чисельністю вовка та розміром його вилову існує чітка позитивна кореляція (рис. 4), у результаті цього, популяції вовка стали стрімко зростати. Наприклад, у Республіці Білорусь це було зареєстровано після зниження вилучення хижаків до 25–30 % на рік [Vadkovsky 1978]. У 1971–1980 роках відбулося відновлення осередків вовка в Українському Поліссі та збільшення його чисельності в Карпатах. Дуже швидко зазначений процес набув значних масштабів і появу цього хижака стали відзначати у різних місцях Румунії, Польщі, Словаччини та інших країн [Bibikov 1974].



Рис. 2 (ліворуч). Мисливці зі добутими у Дніпропетровській обл. хижакками: (a, e, f) вовки; (b–d) гібриди вовка та пса.

Fig. 2 (left). Hunters with predators shot in Dnipropetrovsk Oblast: (a, e, f) wolfs; (b–d) wolf and dog hybrids.

Рис. 3 (праворуч). Єгер з хижакками, добутими на території Токмацького району Запорізької області у 2009 р.: (a, c) гібриди вовка та пса; (b) пес.

Fig. 3 (right). A huntsman with predators shot in the territory of Tokmak Raion of Zaporizhzhia Oblast in 2009: (a, c) wolf and dog hybrids; (b) dog.

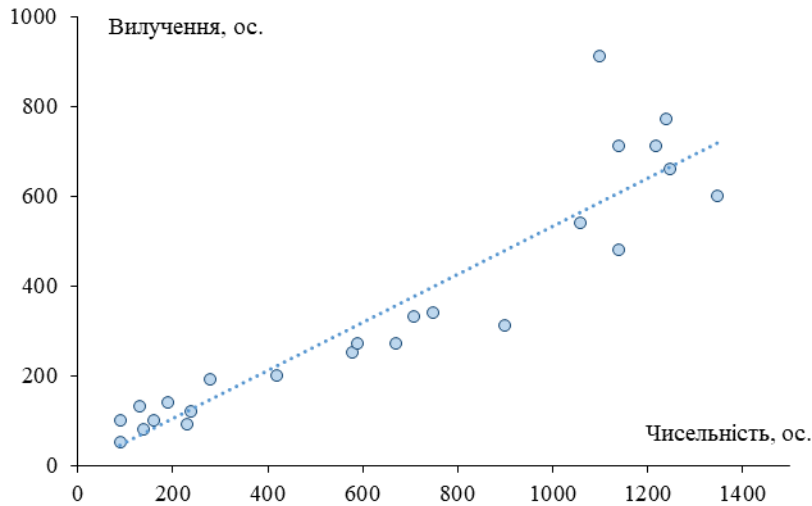


Рис. 4. Залежність чисельності вовка від величини вилучення.

Fig. 4. Dependence of the number of wolves on the amount of extraction.

На початку 70-х років XX ст. у степовій та лісостеповій зонах вовки постійно мешкали лише в невеликій кількості місць (рис. 5):

А) на території Республіки Молдова, звідки вони регулярно заходили на довколишні території;

В) у північних районах Одеської області, де були великі ліси;

С) у Павлоградському районі Дніпропетровської області, де у 1972 р. мисливцям вдалося видобути останнього на той період звіра;

Д) у заплаві нар. Сіверського Дінця на території Харківської та Донецької областей;

Е) на півночі Полтавської області, де в прикордонних районах Росії та України існував потужний осередок зазначеного виду. Крім того, на сході степової зони до території Луганської та Донецької області також постійно проникали вовки з Росії, де їх швидко знищували.

За літературними відомостями, наприкінці 70-х років у степовій зоні вовки постійно мешкали лише на Одещині, звідки вони регулярно розселялися на сусідні території. За даними Головного мисливського управління України, у 1970 р. вовки траплялися на території 14, у 1974 р. — 17, у 1976 р. — 18, а в 1981 р. — 21 областей нашої держави: у цей час його не фіксували лише у Миколаївській, Кіровоградській, Запорізькій областях та у Криму. Офіційно перебування вовка в Кіровоградській області стали відзначати з 1991 р., а в Запорізькій — з 1992 р., проте реально процес відновлення його популяцій почався раніше.

За нашими даними (табл. 1), мисливські господарства спочатку воліли наявність вовків «не показувати», оскільки це розцінювалось як «недолік організації боротьби з хижаками». Незважаючи на інтенсивний мисливський прес, експансія вовка до степових районів України відбувалася швидкими темпами. За даними наших досліджень, із західних осередків його мешкання (рис. 5, точки А та Б), де щорічно мисливці добували 2–5 звірів, у 1962–1980 рр. вовки розселилися на території п'яти районів Одеської області.

У зазначений період їхні нащадки проникли у північні райони Миколаївської та південні райони Херсонської областей. У 1972 р. вовки з'явилися у Чорноморському заповіднику, на території якого є значні незаселені людьми угіддя (Олешківські Кучугури, Кінбурнська коса), де стали завдавати великої шкоди популяції плямистого оленя [Berestennikov 1977]. У 1988 р. на його території було зафіксовано 22 зустрічі вовка, у 1990 р. — 65, а до 1995 р. тут сформувався стійкий осередок виду, звідки тварини стали розселятися в прилеглі райони. У 1999–2000 роках на заповідних ділянках мешкало ~ 20, а всього в регіоні, включаючи Кінбурнську косу, — близько 50 вовків [Selyunina 2001].



Рис. 5. Експансія вовка на територію Південної України [Volokh 2011, зі змінами]: (1) ареал у 1970-х роках; (2) місця постійного проживання; (3) місця та час першої реєстрації у 1962–2009 рр.

Fig. 5. Expansion of the wolf to the territory of southern Ukraine [Volokh 2011, with changes]: (1) sites of the species distribution in the early 1970s; (2) places of permanent residence; (3) places and times of first registration in 1962–2009.

У центрі степової зони на території Дніпропетровської області тривалий час існував осередок постійного мешкання вовка (рис. 5, зона В). Це було зумовлено близькістю великих популяцій виду та високою лісистістю угідь у заплавах Самари та Орелі. Однак в 1964–1972 рр. вдалося відстріляти всіх хижаків. Вовки у цих місцях почали з'являтися лише після 1979 р., а з 1981 р. вони стали мешкати на території Дніпропетровської області постійно.

У 1960–1979 рр. на території Запорізької області заходи вовків відзначали в Мелітопольському (1 здобутий 1971 р.), Пологівському (1975), Веселівському (1978) та Токмацькому (1978) районах. У 1980 р. на території Веселівського району була відзначена зграя з 7 особин, у 1981 р. на території Чернігівського — з 3-х, а у 1979 р. у Токмацькому районі (Тихобрунська балка) виявлено виводок з шести вовчят, що було особливою подією. У той самий час, в угіддях Новомиkolaївського району ці звірі перестали зустрічатися з 1950 р., а в угіддях Приморського району — із 1959 р. У 2000 р. вперше після довгих років відсутності вовки з'явилися на території заповідника «Асканія-Нова», де в 2001 р. обліковано 6 особин. Встановлено, що у загонах Великого Чапельського поду хижакам вдалося видобути 7 сайгаків. Упродовж того року на території Новотроїцького та Чаплинського районів Херсонської обл. мисливцями за рік вилучено 13 вовків [Dumenko 2002], що опосередковано свідчить про різке збільшення популяції, яка до того перебувала у стані депресії. Починаючи з 1975 р., у цих місцях 2–4 вовки стали жити постійно [Izdebsky 1979]. У 1985/87 рр. встановлено контроль за парєю вовків, що розмножувалася щорічно. За три роки тут видобуто 14 цуценят, одну молоду самицю та двох дорослих особин віком 5–6 років [Gursky 1989].

Таблиця 1. Перебування вовка на території південної України у 1960–1979 роках

Table 1. The presence of the wolf in the territory of southern Ukraine in 1960–1979

Область	Адміністративні райони	Рік появи	Область	Адміністративні райони	Рік появи
Одеська	Арцизький	–	Запорізька	Бердянський	–
	Б.-Дністровський	–		Веселівський	1978
	Біляївський	–		Вільнянський	–
	Березовський	1965		Гуляйпільський	–
	Болградський	1970		Куйбишевський	–
	В. Михайлівський	–		Михайлівський	–
	Іванівський	постійно		Меітопольський	–
	Кілійський	–		Н. Миколаївський	–
	Миколаївський	1962		Оріхівський	–
	Новоодеський	–		Токмацький	1945
	Ренійський	–		Пологівський	1975
	Саратський	1965		Приморський	–
	Тарутинський	1976		Чернігівський	–
	Ширяївський	1971		Якимівський	1978
Миколаївська	Баштанський	–	Донецька	Амвросіївський	–
	Братський	1962		Добропільський	–
	Врадівський	1978		Волноваский	–
	Веселинівський	1962		Червонолиманський	–
	Новобузький	–		Костянтинівський	1945
	Першотравневий	1980		Червоноармійський	1975
Херсонська	Бериславський	–		Червоногорівський	–
	В. Лепетиський	–		Новоазовський	–
	В. Олександрівський	1972		Першотравневий	–
	Каланчацький	–		Старобешівський	–
	Каховський	1968		Слов'янський	1962
	Новотроїцький	–		Тельманівський	постійно
	Скадовський	–		Шахтарський	1963
	Херсонський	–	Луганська	Антрацитівський	–
	Цюрупинський	1962		Біловодський	1974
	Чаплинський	–		Кремінський	постійно
Дніпропетровська	Васильківський	1970		Марківський	1974
	Криворізький	–		Міловський	–
	Павлоградський	до 1972 постійно		Новоайдарський	–
	Петропавлівський	1961		Новопсковський	–
	Синельниковський	–		Сватівський	–
	Солонянський	–		Стан.–Луганський	1975
	Царичанський	до 1962 постійно		Старо–Більський	–
Кіровоградська	Бобринецький	–	Харківська	Троїцький	–
	Вільшанський	–		Вовчанський	–
	Долинський	–		Дворіченський	1980
	Компаніївський	–		Зачепилівський	1977
	Новоукраїнський	–		Ізюмський	постійно
	Олександрійський	–		Куп'янський	1974
	Петровський	1962		Лозівський	–
	Устинівський	–		Чугуївський	–

У 70–ті роки XX ст. вовки також з'явилися і на сході степової зони, оскільки на території сусідньої Ростовської області в Росії їх поголів'я виросло настільки, що тут щорічно почали видобувати від 63 (1974 р.) до 309 (1981 р.) особин [Kazakov & Dalikov 1983]. Завдяки їхньо-

му проникненню з російської території, з 1974 р. вовки стали постійно мешкати у Луганській, з 1978 р. — у Донецькій, а з 1981 р. — у Дніпропетровській областях.

На території Криму вовки стали траплятися після 2003 р., причому звірі проникли на півострів з двох сторін: з півночі — з території Херсонської області, та із заходу — з Кубанських плавнів. За усними відомостями мисливця В. Маркова, на Керченському півострові (Ленінський р-н) зустрічі вовків стали відносно частими після суворої зими 1984–1985 рр., а в 1993 і 1996 рр. тут вдалося добути двох самців-одинаків. Приблизно з 1998 р. вовки з кубанської дельти почали заходити на територію Білогірського р-ну і далі — у Присивашся. Навесні 2004 та 2005 рр. на кордоні АР Крим та Херсонської обл. поблизу сіл Сиваське та Дружелюбівка (Новотроїцький р-н) спостерігали одиночних вовків (С. Подорожний, В. Кінда, особ. повід.), які зараз у цих місцях стали справжнім лихом для сільських жителів.

У квітні 2012 р. вовк, у якого пізніше був виявлений вірус сказу, покусав чотирьох людей та кількох псів у с. П'ятихатка Червоногвардійського р-ну (АР Крим). Важливим є те, що з початку ХХ ст. і дотепер в цьому районі перебування вовка не зафіксоване [Volokh 2011]. За усними відомостями, отриманими автором від мисливствознавця П. Л. Воеводкіна, у 2003–2006 роках кількох звірів добули в Білогірському, Первомайському, Джанкойському та Нижньогірському районах.

У 2009 р. одного вовка кілька разів бачили, а в 2014 р. видобули в Байдарській долині біля Севастополя (С. Самохін, особ. повід.). Наше дослідження черепа цього звіра показало, що в природу він потрапив, швидше за все, після утримання у вольєрі. Про це свідчать не сточені різці, як це буває у старих тварин, а зламані зуби: верхній правий M^1 , а також нижні ліві Pm_3 та Pm_4 . Такі травми зазвичай отримують хижаки, коли вони, намагаючись здобути волю, гризуть металеву огорожу. Крім того, слабка облітерація швів між кістками підтверджує порівняно невеликий вік видобутого звіра, що не відповідає стану зубів.

Динаміка чисельності вовка

Під час Другої світової війни чисельність вовка в країні, в порівнянні з передвоєнними роками, збільшилась приблизно в 5 разів. З 1970 до 1981 р., незважаючи на видобуток 7,4 тис. або $616,8 \pm 102,68$ особин на рік, поголів'я вовка в Україні зросло в 6,5 ($n = 1758$), а в степовій зоні — більш ніж у 10 разів ($n = 18$) за середньорічного приросту $46,3 \pm 28,45$ (від $-50,0$ до $+233,3$) %. Помітному збільшенню чисельності вовка певною мірою сприяло зниження мисливського тиску на його популяції, обумовленого прийняттям 25.07.1980 р. Закону СРСР «Про охорону та використання тваринного світу», в статті 18 якого було зазначено, що: «Заходи з регулювання чисельності окремих видів тварин повинні здійснюватися гуманними способами, що виключають заподіяння шкоди іншим і забезпечують безпеку довкілля їх проживання». Після цього в країні були істотно скорочені премії — за кожного знищеного вовка будь-якої статі та віку, включаючи взятих у лігві вовчат, встановили виплату у розмірі 50 рублів. Мисливці майже миттєво прореагували на такі дії чиновників і зменшили свою колишню увагу до видобутку зазначеного хижака, поголів'я якого почало знову рости.

Багато дослідників [Vadkovsky 1978; Gursky 1989; Filonov 1989 та ін.] пов'язують зростання чисельності цієї тварини на значних просторах колишнього СРСР зі зменшенням мисливського преса на його популяції. Адже відомо, що припинення переслідування вовка призводить до дуже швидкого збільшення його чисельності у 5–8 разів [Bibikov 1974]. Якщо раніше у нашій країні вилучали понад 90–95 % його поголів'я, то у 1970–1981 рр. — лише 7,3 %. Причому під час полювання на лігві за низької чисельності вдавалося видобувати 93,7 %, а за високої — всього 72,9 % особин від усіх облікованих в Україні. Причиною зниження антропогенного впливу на поголів'я вовка вважають зменшення величини премій за його видобуток, яке відбулося наприкінці 1970-х років.

Слід зазначити, що облік чисельності вовка пов'язаний з великими методичними і практичними труднощами. Тому в деяких областях країни, особливо там, де зазначений звір з'явився нещодавно, його результати страждають на значні похибки.

Так, у 2009 р. в Криму не облікувано жодного вовка, зате видобуто 26. Уявити, що всі вони є мігрантами, було б не вірно. У 2010 р. тут видобули 18 вовків, у 2011 р. — 60, у 2012 р. — 55, а у 2013 р. — 30 вовків (М. Товпінець, особ. повід.). Тобто, нині вказаний хижак став звичайною мисливською твариною регіону, чисельність якого зростає. У 2009 р. за офіційними даними на Донеччині мешкало 327 вовків, у Запорізькій — 289, у Херсонській — 270 звірів, або 34,1 % від усіх в Україні. Як для хижака, що населяє антропогенний ландшафт, це є великою величиною.

Оскільки розмова йде про області, що межують між собою, швидше за все, деякі особини були обліковані на їх території кілька разів. Водночас, як пояснити, те, що у Миколаївській області у 2009 р. мешкало 46 вовків, а було видобуто — 97? Навіть з урахуванням прибулих звірів цього не може бути... Для розуміння складності та неоднозначності цього питання зауважу, що у Канаді річні розміри території перебування вовків становили в середньому $63,06 \pm 12,84$ для самців і $44,94 \pm 7,56$ кв. км для самиць. Відстані по прямій лінії від найвіддаленішого місця перебування тварин взимку до місця виведення вовчат становили в середньому 508 ± 26 км у 1997–1998 рр. та 265 ± 15 км у 1998–1999 рр. ($p < 0,01$). Площа мешкання влітку для самців становила 2022 ± 659 , а для самиць — 1130 ± 251 кв. км [Walton *et al.* 2001].

У 1982–1992 рр. ефективність управління ресурсами вовка в Україні ще більше знизилася, оскільки у середньому обсяг вилучення став становити 71,1 % (від 45,3 до 81,5 %) на рік. Незважаючи на видобуток у 1984–1993 рр. на території степових областей досить великої кількості звірів ($n = 1196$ або $119,6 \pm 14,99$ особин на рік), це становило лише $65,5 \pm 6,27$ % поголів'я. Цікаво, що зниження мисливського тиску на півдні країни відбувалося поступово, але неухильно. У 1982–1985 рр. величина вилучення становила 99,0 %; у 1986–1990 рр. — 63,0 (53,6–72,0); у 1991–1993 рр. — 42,2 (40,6–57,7) %. Проте, це несуттєво вплинув приріст чисельності вовка, величина якого у 1984–1993 рр. у степовій зоні досягла $20,6 \pm 13,88$ (мінус 34,0–88,4) %, а в 1994–2000 рр. — $19,4 \pm 7,31$ (мінус 6,2–50,6) %.

Природно, що через зменшення видобутку вовка відбулося різке збільшення його поголів'я, яке з 1992 до 2000 р. в степовій зоні зросло у понад 6 разів, тоді як в цілому по Україні — у 1,8 разів. На початку XXI ст. в Україні та інших пострадянських державах ситуація стала ще гіршою. Дуже низьке матеріальне заохочення за великих фінансових витрат на організацію та проведення полювання, а також за збільшення цін на паливо–мастильні матеріали, набої, зброю, продукти харчування тощо призвели до значного скорочення вилучення вовка. Наслідком цього стало зростання чисельності та експансія вовка на вільні території. Незабаром цей звір проник навіть у Крим, де з 1914 р. було зареєстровано лише кілька його заходів — у 1952, 1953, 1965 та 1975 рр. [Dulitsky 2001]. То ж у XX ст. популяції зазначеного виду в Україні то збільшувалися, то зменшувалися, проте завжди основним фактором, що визначав динаміку його ареалу та чисельності, була інтенсивність полювання.

Поступово в Україні став відновлюватися інтерес до видобутку вовка. З'явилися люди, яких не бентежили неминучі під час організації та проведення полювання на цього звіра високі витрати. Якщо, за офіційними даними, у 2002–2005 рр. у степовій зоні вилучали менше 50 % від осіннього поголів'я, то у 2006–2009 рр. — близько 80 %. Звичайно, що це сприяло зменшенню приросту чисельності, величина якого, за офіційними даними, у 2003–2007 роках становила лише $0,1 \pm 3,09$ (мінус 10,6–8,6) %. Однак загальна тенденція до збільшення поголів'я збереглася і в 2015 р., за відомчими даними, чисельність вовка в Україні, з якої понад 50 % припало на степову зону, склала 2051 особини (табл. 2).

В угодях Дніпропетровської обласної організації УТМР застосування авіації та снігоходів, незважаючи на ратифікацію у 1999 р. Україною Бернської конвенції, яка забороняє їх використання для полювання, дозволило лише пригальмувати зростання чисельності цього звіра. Якщо 1996 р. тут мешкало 80 вовків, у 1997 р. — 97, то у 1998 р. їх стало 116. Після припинення інтенсивних винищувальних акцій у 1999 р. їх поголів'я збільшилося на 38,8 % у порівнянні з попереднім роком і перевищило 160 особин.

Таблиця 2. Динаміка чисельності вовка у степовій зоні України

Table 2. Dynamics of the wolf population in the steppe zone of Ukraine

Області	Р о к и										
	1970	1975	1980	1985	1990	1995	2000	2005	2010	2015	2019
Дніпропетровська	1	—	—	13	48	67	161	181	111	139	38
Донецька	—	—	—	—	4	37	113	156	355	243	293
Запорізька	—	—	—	4	—	60	77	214	298	179	178
Луганська	—	13	50	57	23	232	349	162	150	100	60
Миколаївська	14	10	8	5	54	61	95	95	49	55	26
Одеська	3	20	45	20	66	43	177	152	136	59	51
Херсонська	—	3	—	—	1	79	379	287	256	303	362
Разом:	18	46	103	99	186	579	1351	1247	1355	1078	1008
Україна:	270	576	1625	1302	1240	2064	2825	2543	2673	2051	2151

* За даними ЦСУ УРСР і ДКС України «2ТП–Мисливство».

Не вітаючи ці заборонені зараз способи вилову вовка, які не мають нічого спільного зі справжнім полюванням, слід зазначити, що в деяких місцях України вони використовуються і в наші дні. Аналіз 280 випадків вилову вовка в нашій країні показав, що близько 30 % звірів було вилучено забороненими способами: з використанням петель, капканів, автомобільного транспорту, авіації і навіть отрут (М. Шквиря, особ. повід.). Треба сказати, що вилов цього хижака на спеціальних полюваннях («на вабу», біля привади, з прапорцями), які вимагають глибоких знань біології та поведінки тварини, значних фінансових витрат та фізичних зусиль, становив менше 19 %. Здебільшого вовків (понад 52 %) виловлювали попутно під час полювання на ратичних і на лисицю. Слід зауважити, що раніше, наприклад, у 1976–1981 рр. основними способами знищення вовків на території України були: вилучення вовчат на лігві (28–34 %), вилов під час спеціальних облав (29–42 %), окладом (15–27 %) та під час проведення різних полювань (5–18,5 %). Завжди найменш успішним було добування вказаних хижаків капканами — 0,5–1 % [Isaev 1986]. На противагу цьому, зараз більшість їх виловлюється майже випадково. З 1984 по 2009 р. у степовій зоні було вилучено 10,3 тис. особин вовка, що, порівняно з 27,5 тис., здобутих у всій країні, становило 37,8 %. За цей період у степових областях щороку мисливці вилучали $399,7 \pm 59,11$ (52–982) штук.

Незважаючи на регулярний відстріл досить великої кількості звірів в Україні, тривалий час зростання поголів'я вовка зупинити не вдалося. Причини цього явища полягають у тому, що полювання на нього через безліч законодавчих обмежень втратило системний характер. Це дало можливість обережному і, для багатьох людей, непомітному звірові успішно відтворювати нащадків у місцях, які раніше жорстко контролювалися мисливцями. Важливу роль у цьому процесі стали відігравати державні заповідники, національні парки та інші об'єкти природно-заповідного фонду, на територіях яких переслідування вовка припинили з 2000 р., а з 2010 р. фактично заборонили мисливське використання ресурсів усіх диких тварин. Враховуючи велику площу, яку використовує вовча зграя, часто саме із зазначених місць вовки розселяються на сусідні території, чим підтримують просторову структуру популяції та ефективно використовують досить мізерні кормові ресурси. Важливим є й те, що звичайний вовк, як біологічний вид, здатний реагувати на зовнішні негативні прояви зміною статевих особливостей зі збільшенням серед вовчат кількості самиць і навпаки.

Після 2014 р., який ознаменувався вторгненням російських військ у північно-східні райони України та захопленням Криму, обліки чисельності диких тварин на їх території, де чисельність вовка у попередні роки була значною, фактично не проводили. Натомість статистичні дані щодо стану його угруповань у цих місцях існують, згідно яких у 2019 році в угіддях Донецької та Луганської областей мешкало, відповідно, 293 та 60 вовків. За нашими спостереженнями, чисельність для першої є дуже завищеною, а для другої — заниженою.

За відсутності даних з Криму, ми не сумніваємося, що вовки поширилися на території півострова, а їх чисельність суттєво зросла...

Загалом процес різкого зростання чисельності вовка вдалося стабілізувати лише упродовж перших 10 років XXI ст., коли розмір щорічного вилучення зріс від 34,9 % (2000 р.) до 84,0 (2009 р.). Зараз у степовій зоні, з Кримом включно, мешкає трохи більше 1 тис. особин, але, зважаючи на припинення полювання у більшості українських угідь та появу значної кількості доступної їжі (трупі людей та сільськогосподарських тварин) у місцях інтенсивних бойових дій, слід очікувати спалах чисельності зазначеного небезпечного хижака.

Для прихильників заборони полювання на вовка зауважу, що зараз у світі існує дві крайні точки зору, які базуються на різних підходах і поглядах щодо регулювання популяцій хижаків. Перша, біологічна, полягає в тому, що останні знищують досить велику кількість жертв, які, у свою чергу, є об'єктами полювання та сільськогосподарського розведення і, таким чином, завдають значних збитків мисливському господарству та тваринництву. Друга, фінансова, свідчить про те, що боротьба з хижакими доцільна лише до певної межі — після скорочення їх щільності подальші економічні витрати значно перевищують ще не отриману, а лише прогнозовану вигоду. Але їх об'єднує те, що найбільш прийнятним зараз вважається не знищення хижих взагалі, а регуляція їх чисельності, яка передбачає раціональне використання цінних для людини ресурсів.

Тим не менш, незважаючи на переосмислення ролі хижаків в екосистемах, усвідомлення її значущості та розвиток ідей щодо збереження біорізноманіття, в європейських мисливських господарствах, де розводять у неволі і випускають в угіддя велику кількість дичини, ставлення до вовка тривалий час залишалося і залишається негативним. Натомість, дослідження його живлення в Європі демонструє дві екологічні адаптації, які у повній мірі залежать від умов мешкання [Zlatanova *et al.* 2014; Kuijpera *et al.* 2019]:

- 1) особини, що живуть у природних середовищах існування з великою кількістю диких ратичних, харчуються переважно ними;
- 2) у трансформованих антропогенних середовищах з низькою кількістю дичини вовки харчуються переважно свійськими тваринами, зайцями, гризунами, а також рослинною їжею та падлом.

Для всієї території нашої країни характерна остання тенденція, яка набула особливого розвитку у місцях бойових дій. Адже упродовж нашої тривалої історії саме під час воєн, революцій та інших соціальних негараздів у першу чергу винищувались дикі ратичні тварини, які зараз є основою трофічного раціону вовків у країнах Західної Європи та Північної Америки. Водночас звинувачувати лише хижаків у зниженні чисельності дичини просто безглуздо, адже вони є такою самою частиною природи, як і людина, лише більш залежною від впливу різних факторів. Тому завжди доречним є питання про оптимізацію управління ресурсами вовка, про контроль за санітарно-гігієнічним станом його поголів'я, а також — і про охорону його деяких угруповань.

Висновки

1. Чергове розселення вовка до степової зони України розпочалося у 1970-ті роки та досягло піку на початку XXI ст.
2. Причиною експансії виду та збільшення чисельності локальних популяцій стало зниження на них мисливського тиску, а також суттєве збільшення кількості та площі об'єктів природно-заповідного фонду.
4. Зараз вовк мешкає на території всіх адміністративних районів степової зони та активно заселяє Кримський півострів, де він був відсутній з 1928 року.
5. У розбалансованих степових екосистемах популяції вовка потребують спеціального управління, яке має передбачати локальне вилучення звірів у розмірах, які б утримували їхню чисельність на певному рівні.

Подяки

Велику допомогу у дослідженні особливостей проникнення вовка на територію степової зони України та його розселення мені надали працівники мисливських господарств та мисливці (Бахтіяр Кулієв, Геннадій Бойко, Володимир Брезницький, Павло Восводкін, Віктор Петриченко, Володимир Конарев, Сергій Кухленко, Олександр Овсянніков, Микола Роженко, Василь Тибан, Сергій Тимченко, Юрій Ткачук, Микола Товпинець, Олександр Стриженко, Володимир Спінжар, Юрій Ходус, Ігор Шейгас). Цінний матеріал зібрано на території Херсонської області завдяки допомозі директора мисливського господарства ТОВ НВО «Екофільтр» Максима Шестопала, а також мисливця Валерія Ходуса. У проведенні анкетування мені суттєво допомогли колишні студенти Володимир Шевченко та Віктор Вельміскін (Мелітопольський педінститут). Усім названим людям та тим, яких за плином часу я міг забути, висловлюю щирю подяку. Це дослідження не отримало спеціального фінансування від жодної державної, комерційної чи некомерційної організації.

References

- Barabash, I. I. 1928. *Sketch of the Fauna of the Steppe Dnipro Region (former Ekaterinoslav Province)*. State Publishing House of Ukraine, Kharkiv, 1–138. [In Ukrainian]
- Berestennikov, D. S. 1977. Mammals of the Black Sea Reserve. *Vestnik Zoologii*, No. 2: 12–17. [In Russian]
- Bibikov, D. I. 1974. Distribution, number and importance of the wolf in the USSR. *Conservation of Nature and Rational Use of Wild Animals (Moscow)*, 72: 115–119. [In Russian]
- Brauner, A. A. 1923. *Agricultural Zoology*. Gosizdat. Odessa, 1–435. [In Russian]
- Brauner, A. A. 1935. The past of the fauna of southern Ukraine. *Nature and Socialist Economy*, 7: 8–14. [In Russian]
- Danilkin, A. A. 2014. *Roe Deer (Biological Basis of Resource Management)*. KMK, Moscow, 1–316.
- Different news. July, 1878. *Nature and Hunting*. St. Petersburg, 425–434. [In Russian]
- Different news. January, 1880. *Nature and Hunting*. St. Petersburg, 167–172. [In Russian]
- Domnich, V. I., I. A. Smirnova. 2007. Relationship between anthropogenic transformations of the environment and wolf nutrition in the steppe biocenoses of Ukraine. *Theriofauna of Russia and Adjacent Territories: Proceedings of the VIII Congress of the Theriological Society*. Moscow, 135. [In Russian]
- Dulitsky, A. I. 2001. *Biodiversity of the Crimea: Mammals (History, State, Protection, Prospects)*. Sonat, Simferopol, 1–208. [In Russian]
- Dumenko, V. P. 2005. Wolf *Canis lupus* L. in the Askaniya-Nova Biosphere Reserve and its region. Message 1. History of the species. *News of Biosphere Reserve Askaniya-Nova*, 7: 102–111. [In Russian]
- Galaka, B. O. 1969. Hybrid wolves in the Vinnytsia region. *Collection of Works of the Zoological Museum (Kyiv)*, 33: 113–114. [In Ukrainian]
- Gulyk, I. T., I. M. Sheigas, O. V. Strutynskiy. 2019. *Instructions on Methods of Accounting for the Number of Game Animals*. Ukrainian Research Institute of Forestry. Kharkiv, 1–74. [In Ukrainian]
- Gursky, I. G. 1975. Hybridization of a wolf with a dog in nature. *Bulletin MOIP. Dep. biol.*, 80 (1): 131–135. [In Russian]
- Gursky, I. G. 1978. Wolf in the North–Western Black Sea region (site, habitats, population structure, reproduction. *Bulletin MOIP. Dep. biol.*, 83 (3): 29–38. [In Russian]
- Gursky, I. G. 1985. The number and features of lifestyle by region. Ukraine and Moldova. *Wolf. Origin, Systematics, Morphology, Ecology*. Nauka, Moscow, 452–467. [In Russian]
- Gursky, I. G. 1989. New data on the number of wolves and its regulation in Ukraine. *Ecology, behaviour and management of wolf populations: Collection of scientific papers*. Moscow, 55–57. [In Russian]
- Gursky, I. G., L. F. Nazarenko. 1966. Features of the distribution and ecology of predatory animals of the canine family in the North–Western Black Sea region and their impact on the number of valuable animals. *Protection and Rational Use of Wild Wildlife: Proceedings of the All-Union Scientific Conference*. Alma-Ata, 106–108. [In Russian]
- Isaev, A. P. 1986. Common grey wolf. *Hunter and Fisherman of Ukraine*. Kyiv, 138–142. [In Russian]
- Izdebsky, V. M. 1979. Wolves in the Northern Black Sea Region. *Proceedings of the All-Union Conference on the Ecological Fundamentals of the Protection and Rational Use of Predatory Mammals*. Moscow, 107. [In Russian]
- Kazakov, B., R. Dalikov. 1983. Wild boar in the Rostov region. *Hunting and Hunting Economics*, 11: 22–23. [In Russian]
- Kirikov, S. V. 1983. *Man and Nature of the Steppe Zone*. Nauka, Moscow, 1–127. [In Russian]
- Korneev, O. P. 1950. *The wolf and its destruction*. State Agricultural Publishing House of the Ukrainian SSR, Kyiv, 1–104. [In Ukrainian]
- Krasilnikov, M. 1926. The death of livestock from predatory animals. *Bulletin of the Central Statistical Bureau of the USSR*, Moscow. No. 116. [In Russian]
- Kuijpera, D. P. J., M. Churskia, A. Trouwborstb, M. Heurichc, C. Smitd, [et al.]. 2019. Keep the wolf from the door: How to conserve wolves in Europe's human dominated landscapes? *Biological Conservation*, 235: 102–111. [CrossRef](#)
- Litvinov, V. P., V. F. Litvinov, A. D. Tikhansky. 1981. Wolf nutrition in the Berezinsky and Pripyatsky reserves. *Reserves of Belarus. Volume 5*. Urajay, Minsk, 99–102. [In Russian]
- Mech, D. 1975. Disproportionate sex rations of wolf pups. *The Journal of Wildlife Management*, 39 (4): 737–740. [CrossRef](#)
- Mylchenko, F. 1928. Grey guests in Crimea. *Hunter (Moscow)*, No. 2: 15. [In Russian]
- Nelson, M. E., L. D. Mech. 1981. Deer Social Organization and Wolf Predation in North-eastern Minnesota. *Wildlife Monographs*, 77: 3–53.
- Overview... 1850. *Overview of the Activities of the Department of Agriculture During 5 Years: from 1844 to 1849*. St. Petersburg, 1–328. [In Russian]
- Pereira, M. J. R. 1985. Effects of human and wolf (*Canis lupus*) presence on a roe deer (*Capreolus capreolus*) population in North-eastern Portugal (Serra da Noqueira). *Trans 17th Congress of the International Union of Game Biologists*, Brussels, 671–678.
- Priklonsky, S., V. Osmolovskaya. 1975. Once again about the attitude towards the wolf. *Hunting and Hunting Economics*, 11: 14–16. [In Russian]
- Ryabov, L. 1978. New data on wolves and their hybrids with dogs in the Voronezh region. *Bulletin MOIP. Dep. biol.*, 83 (3): 39–45. [In Russian]
- Salgansky, A. A., I. S. Sles, V. D. Treus, G. A. Uspensky. 1963. *Askaniya-Nova Zoo. Experience of acclimatization of wild ungulates and ostriches*. Agricultural Publishing House of the Ukrainian SSR. Kyiv, 1–308. [In Russian]
- Schmidt, E. 1927. Wolves in the Melitopol district. *Ukrainian*

- Hunter and Fisherman, No. 1: 46.
- Selyunina, Z. V. 2001. Information about wolves in the region of the Black Sea Biosphere Reserve. *Large Carnivorous Mammals of Ukraine and Neighbouring Countries: Novitates Theriologicae*, 4: 40–42. [In Russian]
- Sokur, I. T. 1960. *Mammals of the Fauna of Ukraine and Their Economic Importance*. Radianska Shkola, Kyiv, 1–211. [In Ukrainian]
- Tokarskyi, V., A. Avdeev. 2001. Wolf and man in the territory of the Kharkiv region. *Large Carnivores in Ukraine and Adjacent Countries*. Ed. by I. Zagorodniuk. Ukr. Theriol. Society, NAS of Ukraine, Kyiv, 35–36. (Series: Novitates Theriologicae; Pars 4). [In Russian] <https://shorturl.at/dwRY7>
- Falz-Fein, V. 1997. *Askania-Nova*. Agrarian Science, Kyiv, 1–350. [In Russian]
- Filonov, K. P. 1989. *Ungulates and Large Predators in Protected Areas*. Nauka, Moscow, 1–256. [In Russian]
- Formozov, A. N. 1962. Changes in the natural conditions of the steppe south of the European part of the USSR over the past hundred years and some features of the modern steppe fauna. *Study of the Geography of Natural Resources of the Animal and Plant World*. Academy of Sciences of the USSR. Moscow, 114–161. [In Russian]
- Vadkovsky, V. V. 1978. Analysis of the state of the wolf in Belarus and the regulation of its numbers. *Ways and Methods of Rational Exploitation and Increasing the Productivity of Hunting Grounds: Abstracts of the All-Union Scientific Conference*. Moscow, 40–41. [In Russian]
- Volokh, A. 2011. Expansion and reproduction of wolf (*Canis lupus* L.) populations in the steppe zone of Ukraine. *Beiträge zur Jagd- und Wildforschung*, 36: 105–115.
- Volokh, A. 2016. *Mammals Hunted in Steppe Ukraine*. FLP Grin D. S. Book. 2. Kherson, 1–572. [In Russian]
- Voliansky, B. 1924. Notes on the mammalian fauna of Odesa (mainly the outskirts of Odesa). *Yuzhnaia Okhota* [Southern Hunting], No. 2: 14–16. [In Ukrainian]
- Walton, L. R., H. D. Cluff, P. C. Paquet, M. A. Ramsay. 2001. Movement patterns of barren-ground wolves in the Central Canadian Arctic. *Journal of Mammalogy*, 82 (3): 867–876. [CrossRef](#)
- Yuritsyn, P. 1885. Black wolf. *Nature and Hunting*. Imperial Society for the Breeding of Game and Game Animals and Proper Hunting. Moscow, 13–17. [In Russian]
- Zlatanova, D., A. Ahmed, A. Valasseva, P. Genov. 2014. Adaptive diet strategy of the wolf (*Canis lupus* L.) in Europe: a review. *Acta Zoologica Bulgarica*, 66 (4): 439–452.



THE EUROPEAN RABBIT (*ORYCTOLAGUS CUNICULUS*) IN UKRAINE: 140 YEARS FROM INTRODUCTION TO DECLINE

Igor Zagorodniuk 

Key words

European rabbit, introduction,
acclimatization, population dy-
namics, Ukraine

doi

<http://doi.org/10.15407/TU2511>

Article info

submitted 14.01.2022

revised 13.06.2023

accepted 30.06.2023

Language

Ukrainian, English summary

Abstract

An analysis of the history of introduction, population growth and extinction of the European rabbit populations in Ukraine is presented. The history of the initial and subsequent introductions of the species, which were initiated in the northern Black Sea region about 140 years ago, is considered in detail. The centres of introductions were the balka systems near Kherson and the slopes of seaside estuaries near Odesa. The earliest dates of introductions are 1882 and 1894 in the Kherson region and 1898 and 1900 in Odesa region, later in other regions. There are contradictions in determining the status of introduced animals as to whether they were domestic or wild rabbits. The details of the earliest introductions and the subsequent fate of populations by region are considered: for Odesa, Ternopil, Poltava, and Mykolaiv oblasts, and for the Crimea. Attempts to describe the general range of the European rabbit in Ukraine are analysed, including reviews of 1973 and 1994. The cadastre of recent (1960–1990) and modern (since 2000) finds of the species in Ukraine was compiled. In the cadastre, the data is summarized for seven regions: Odesa Oblast (14 locations), Mykolaiv Oblast (1), Kherson Oblast (4), Zaporizhia Oblast (2), Crimea (8), other regions of Right-bank Ukraine (3), other regions of Left-bank Ukraine (3). All such data are marked on a map. The cadastre includes also collection materials; NMNH (Kyiv) houses 81 specimens, including 27 specimens of the wild form from Odesa, 5 from Kherson Oblast, and 49 from Crimea. Four aspects of the European rabbit's occurrence in Ukraine are discussed, particularly the limits of species range, type habitats, population decline in the 1980s–1990s, and factors that impacted the extinction of populations. Among the latter, evidence is given in favour of three factors: epizootics, overhunting, and climate change; each of them is an important factor in the existence and disappearance of a species. Finally, information on modern remnants of former colonies, which actually survived only thanks to artificial support, is considered: the outskirts of Odesa, Mezhyhiria, and some other regions with local introductions within individual hunting farms mainly in the forest-steppe zone. The prospects for the further existence of the species that has gone through a difficult path from being a successfully introduced species to a species that has almost completely disappeared are considered.

Affiliations

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

Correspondence

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

Cite as

Zagorodniuk, I. 2023. The European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in Ukraine: 140 years from introduction to decline. *Theriologia Ukrainica*, 25: 126–149. [In Ukrainian, with English summary]

Кріль європейський (*Oryctolagus cuniculus*) в Україні: 140 років від інтродукції до згасання популяцій

Ігор Загороднюк

Резюме. Представлено аналіз історії інтродукції, популяційного росту і згасання популяцій кроля дикого в Україні. Детально розглянуто історію первинних і подальших інтродукцій виду, які започатковані у північному Причорномор'ї близько 140 років тому. Центрами інтродукцій були балкові системи в околицях міста Херсона і схили лиманів біля міста Одеси. Найдавніші датування інтродукцій — 1882 та 1894 на Херсонщині та 1898 і 1900 на Одещині, в інших регіонах пізніше. Існують суперечності у визначенні статусу інтродуцентів — свійські або дикі кролі. Розглянуто деталі найперших інтродукцій та подальшої долі популяцій за регіонами, окремо для Одещини, Миколаївщини, Херсонщини, Тернопілля, Полтавщини, Криму. Проаналізовано опису загального ареалу дикого кроля в Україні, включно з оглядом 1973 та 1994 рр. Впорядковано кадастр недавніх (1960–1990) і сучасних (з 2000) знахідок виду в Україні. В кадастрі дані узагальнено за 7 регіонами: Одеська обл. (15 місць), Миколаївська обл. (1), Херсонська обл. (4), Запорізька обл. (2), АР Крим (8), інші регіони правобережжя (3), інші регіони лівобережжя (3). Всі такі дані позначено на карті. Кадастр включає відомі колекційні матеріали; в ННПМ (Київ) є 81 зразок, у т. ч. 27 зразків дикої форми з Одещини, 5 з Херсонщини, 49 з Криму. В обговоренні отриманих результатів представлено чотири розділи — про межі видового ареалу, про типові біотопи, про обвал чисельності у 1980–1990-х роках, про причини згасання популяцій. Серед останніх наведено докази на користь трьох факторів — епізоотія, перепромисел, зміни клімату, кожний з яких є вагомим для існування або зникнення виду. Насамкінець, розглянуто відомості про сучасні рештки колишніх поселень, які вижили фактично тільки завдяки штучній підтримці — околиці Одеси, Межигір'я та деякі інші регіони з точковими інтродукціями в межах окремих мисливських господарств в різних регіонах, переважно у лісостеповій зоні. Розглянуто перспективи подальшого існування виду, який пройшов бурхливий шлях від успішного інтродуцента до виду, що зник в місцях інтродукції майже цілком.

Ключові слова: кріль європейський, інтродукція, акліматизація, динаміка популяцій, Україна.

Вступ

Вид *Oryctolagus cuniculus* (Linnaeus, 1758) давно відомий в Україні для регіону Північно-Західного Причорномор'я, проте в основному без деталей і спеціальних описів в науковій літературі. Окремі відомості наведено у Й. Пачоського [Paczoski 1906], О. Браунера [Brauner 1923], Б. Волянського [Voliansky 1924]. Більш-менш детальна (але лише шість речень) характеристика вселення та поширення виду в Україні подана в О. Мигуліна [Myhulin 1938]. Надалі І. Сокур [Sokur 1961: 50, 61] у огляді історичних змін теріофауни України згадує кроля лише побіжно («акліматизовано оленя плямистого, муфлона, дикого кролика...»). Загальний аналіз досвіду інтродукцій та перспектив подальшої акліматизації подають О. Гізенко та Л. Шевченко [Gizenko & Shevchenko 1973] та В. Соколов з кол. [Sokolov et al. 1994], згадують його у своїх оглядах й інші дослідники [Bobrov et al. 2008; Volokh 2014].

На сьогодні вид розглядається як чужорідний представник фауністичних угруповань степу [Zagorodniuk 1999] (хоча й не є степовим за екологією видом), проте жодної сучасної інформації про стан його популяцій в Україні немає, за винятком опису історії інтродукцій кроля в Криму [Volokh 2012]. Між тим, низка розрізнених фактів та більш загальних повідомлень від колег свідчать про повне й остаточне згасання популяцій дикого кроля в Україні, і це становить предмет спеціального аналізу, результати якого викладено в цій праці.

Мета роботи — впорядкувати відомі й нові факти про природну історію, багаторічні зміни чисельності та сучасний стан популяцій кроля дикого в Україні. У зв'язку з численними суперечними відомостями про цей вид, його поширення, біотопи і рівні чисельності перед автором стояла низка супутніх задач щодо з'ясування цих особливостей, а також аналіз того, чи збереглися в Україні життєздатні популяції (колонії) цього виду.

Матеріал

Оскільки кріль європейський як вид представлений двома основними формами — дикою і одомашненою — тут для їх позначення вжито номени «кріль дикий» та «кріль свійський». Під терміном «кріль дикий» тут розумітимемо всі форми кроля, поселення яких були зареєстровані у природних умовах, як власне дикі, так і здичавілі форми свійського кроля та ймовірні поміси між ними. Далеко не завжди ці відомості зазначено в описах. Понад те, навіть одні й ті самі популяції, зокрема й популяції навколо «одеських» лиманів, у різних працях описані як колонії типових диких або здичавілих свійських кролів (див. далі табл. 1).

Проведено обстеження кількох місцезнаходжень, відомих як місця (колишнього) поселення диких кролів на Одещині. Зібрано історичні відомості з усього спектру відомої спеціальної літератури (цитовано по тексту). Проведено опитування колег, які працюють з даними щодо мисливської фауни та колег, що працюють в системі моніторингу заповідних об'єктів та епіднагляду, а також колег-мисливців та мисливствознавців різних регіонів України (переважно Північне Причорномор'я та Приазов'я, Нижнє Подніпров'я та Крим). Узагальнено всі доступні в мережі відомості про чисельність диких кролів за мисливською статистикою (2тп-мисливство: [Statistical... 2017]) та регіональні звіти про стан природного середовища в усіх адміністративних областях України [Report... 2008; Regional... 2016 et al.].

Колекції, згадані у тексті: ННПМ — Національний науково-природничий музей НАН України, ЗМОУ — Зоологічний музей Одеського національного університету. Відомості щодо колекцій ННПМ взято з каталогу зоологічної колекції ННПМ, яка доступна як в опублікованій версії [Shevchenko & Zolotukhina 2005], так і у форматі бази даних.

При формуванні кадастру знахідок дикого кроля, окрім аналізу доступної літератури, використано дані, отримані при опитуванні значної кількості колег з різних регіонів та установ, а через них — від мисливствознавців та приватних природокористувачів.

Дикі та свійські — інтродуценти та здичавілі

У частині випадків, коли відомо, що певна популяція представлена нащадками типових диких кролів, вжито назву «кріль європейський», в інших випадках вжито більш загальну назву «дикий». Варто пам'ятати, що мінливість свійських форм є значною, включно з наявністю порід, які мало відмінні від вихідної дикої форми («дикий тип»).

Особливості дикого кроля. Кріль дикий є помітно меншим інших відомих у нас зайцеподібних, зокрема й свійських форм кроля. Так, метричні ознаки кроля менші на 29–85 % від зайців [Mygulin 1938: 217, 225], тому й індекс Хатчінсона (співвідношення виміру у більшого виду до меншого) складає 1,29–1,85, в середньому 1,59, тобто за кожною з метричних ознак перекриття варіаційних рядів відсутнє. При аналізі черепів видно, що у кроля є велика міжтім'яна кістка (у зайця злита з прилеглими кістками), потиличний отвір низький (у зайця високий), а задньопіднебінна вирізка вузька (не ширша за М3) і заокруглена, звужена в задній частині (у зайця вдвічі ширша за М3, не звужується назад) [Brauner 1923: 79].

Морфологічні особливості кролів достатні для відрізнєння їх від зайців навіть на дальніх дистанціях. Ключові ознаки: компактність фігури (зайці більші й довгов'язі), відносно коротковухі й коротколапі, кінці вух без виразних темних (майже чорних) видовжених плям; вібристи короткі. За ближнього огляду також видно, що очі розташовані ближче до центру голови (у зайця майже по верхньому обрізу профіля голови і далеко відсунуті назад, приблизно на $\frac{1}{4}$ довжини від ринарія до потилиці. Очі кролів невеликі, з широкими темними зіницями, що заповнюють всю видиму частину ока (у зайців — виразні темно-жовті райдужки).

Природний ареал дикої форми кроля європейського (*Oryctolagus cuniculus*) охоплює Іберійський півострів з прилеглими частинами західної частини Франції (Португалія, Іспанія, Франція) та Африки (Алжир, Марокко) [Smith & Boyer 2008]. Відповідно, більшість європейських популяцій розглядається як результат інтродукції цього кроля з подальшою його акліматизацією у відповідних районах. Проте існують і вказівки на те, що окремі поселення диких кролів можуть бути нащадками здичавілих особин свійського кроля.

Таблиця 1. Метричні особливості кроля дикого порівняно з зайцем сірим

Table 1. Metric features of *Oryctolagus cuniculus* and *Lepus europaeus*

Вид	L, мм	Ca, мм	Pl, мм	Au, мм	CBL, мм
Кріль дикий ([M] с. 225)*	370–420 (395)	60–80 (70)	80–105 (93)	60–85 (73)	62–74 (68)
Кріль дикий ([S] с. 67) ♂	310–450 (388)	60–75 (68)	92–105 (97)	60–80 (64)	59–74 (68)
Кріль дикий ([S] с. 67) ♀	340–450 (400)	65–78 (69)	80–105 (99)	60–80 (70)	(♂+♀)
Заєць сірий ([M] с. 217)	550–630 (590)	90–135 (113)	145–170 (158)	110–160 (135)	82–93 (88)
Відношення Хатчінсона**	1,49	1,61	1,70	1,85	1,29

* [M] — [Myhulin 1938], [S] — [Shevchenko 1986]); ** розраховано за середніми значеннями (в дужках).

Дослідження краніологічних ознак диких кролів з України показано, що всі колекційні зразки, що походять із природи, мають бути віднесені саме до кроля європейського, а не здичавілих свійських форм [Shevchenko 1986]. Наявність чітких відмінностей між дикими і здичавілими та останніми порівняно зі свійськими (з огляду на гіпотезу О. Браунера про здичавіння) може свідчити про швидкі еволюційні зміни у кролів після їх випуску у природу. Це в умовах відсутності тиску суміжних видів, оскільки кріль має велику екоморфологічну дистанцію від зайців (табл. 1), що свідчить про відсутність конкуренції. Щоправда, Б. Волянський, навпаки, відмічав, що дикі кролі з-під Одеси з часом (після публікації Браунера) явно більшали і наближалися за розмірами і пропорціями до зайців [Voliansky 1924]. Попри це, факторів, що лімітують його існування в Україні, багато: цілорічна активність, колоніальність і прив'язаність до оселищ роблять його уразливим до умов помірних широт з тривалим сніговим покривом та високою увагою до них з боку хижих [Gizenko & Shevchenko 1973].

Інтродукції свійських кролів. Олександр Браунер [Brauner 1923: 77–78] як автор першого опису диких кролів з території України, зазначає, що «Років 25 тому [тобто бл. 1898 р.] у штучні посадки поблизу Одеси було випущено свійських кролів сіро-бурого забарвлення. Вони тут розмножилися і поширилися по узбережжю Чорного моря, особливо в дачних місцевостях (Ланжерон, Великий, Середній і Малий Фонтани, Люстдорф та ін.). Слідом вони розселилися і по урвищам Хаджибейського, Куяльницького і Тилігульського лиманів, а також по залізничним захисним посадкам. Звідси вони перейшли в ліски, парки, садки, що знаходяться поблизу цих місцин, а нині широко розселилися між Бугом і Дністром і навіть за Бугом на схід (Вознесенсько-Рацинське лісництво)». З цього слідує, що дикі кролі походять від місцевих свійських, тобто є здичавілою формою кроля свійського. Попри це, дослідження морфології кролів з території України в порівнянні з іншими віддаленими популяціями показало, що за всіма краніометричними ознаками вони є типовою (дрібною) дикою формою, а не результатом здичавіння свійських кролів [Shevchenko 1986, особ. повід.].

Цінний факт пов'язаний із заснуванням заповідника «Асканія-Нова», який, як добре відомо, бере початок з цілинної ділянки в уроч. «Кролі», що на території Великого Чапельського Поду¹, нині серед агроценозів, а колись — прямо на Чумацькому шляху, де Фрідріх Фальц-Фейн зразу після закінчення університету у 1889 р. заклав свою першу заповідну ділянку. В описах топонімії Асканії [Bushakov & Drogobych 1998: 18] вказано: «К востоку от Питомника находится урочище Кроли, или Кролики. В некогда безымянной балке Фридрихом Эдуардовичем были выпущены домашние кролики. Они хорошо там прижились и вскоре совсем одичали [Paczoski 1904]». Тобто мова однозначно йде про здичавілих свійських кролів.

Про розселення на Одещині здичавілої форми свійського кроля слідом за Вс. Аверіним пишуть і сучасні мисливствознавці: «у 20-х роках на узбережжі Чорного моря від Овідіюполя до Очакова був доволі чисельним здичавілий кролик» [Volokh 2014, post: Averin 1923]. Те саме вказує і С. Шаталова [Shatalova 1972]; за її свідченнями, в Одеській обл. численні поселення диких кроликів утворилися внаслідок інтродукції кількох пар. Її точку зору приймає (цитуює) і одеський кролезнавець В. Лобков [Lobkov 2016: 145].

¹ Це дно на верхній частині однієї з балок в межах Великого Чапельського Поду (І. Поліщук, особ. повід.).

Свідчення про інтродукції в природу свійських кролів є і в іншій мисливській літературі. Так, є згадки про те, що 1931 р. випущено 2575 особин в Криму (Бахчисарайський район) та 1200 особин — на Миколаївщині (Кінбурн) [Kolosov & Lavrov 1968]². В Криму кролі-інтродукти скоро вимерли від зоонозів (ibid., хворобу не вказано). У повоєнні роки подібні випуски кролів продовжували в різних регіонах, проте без бажаних результатів [Litus 1986: 129–130] і визнано безперспективними [Kolosov & Lavrov 1968]. Про змішування диких і свійських кролів див. далі в описі поселень на кордонах Чорноморського заповідника.

Інтродукція диких кролів. Частина дослідників пристає на думку про те, що дикий кролі — результат інтродукції, не пов'язаний з введенням в культуру свійських кролів. Іншими словами, приймається, що дикий кролі є вихідною дикою формою, а не результатом повернення свійських форм до дикого типу. Таку точку зору висловлюють О. Гізенко та Л. Шевченко [Gizenko & Shevchenko 1973] з посиланням на Б. Кузнецова [Kuznetsov 1929], який на підставі повідомлень старожилих-мисливців стверджує, що кролів в Україну завіз поміщик Пінковський (можливе написання — Pieńkowski) у 1894 р., зі Швейцарії, поселивши їх під Херсоном у Вереvчиній балці («Верёвочная»), де і сформувалося одне з найбільших в Україні поселень дикого кроля і звідки проведено більшість експериментів з переселення кролів в нові місця. Про завезення кількох пар кролів в кінці XIX ст. із Швейцарії під Херсон вказано і в інших джерелах [Kolosov & Lavrov 1968], де також зазначено (також без посилань і деталей), що під Одесу кролів завезено на поч. XX ст. з Австрії. Існує й трохи інша версія, з іншої праці того ж 1929 року. Зокрема, при описі херсонського поселення дослідники [Vaschenok & Shuliatiev 1990] посилаються на Ф. Шиллінгера [Schillinger 1929], згідно з яким колонію у Вереvчиній балці започатковано 1882 р. випуском 7 кролів, *отриманих* (sic!) з Австрії.

Йосип Пачоський писав про дикого кроля так: «Дикий кролик (*Lepus cuniculus* auct.). ... привезений в Одеський повіт землевласником Малаховським, акліматизувався там у південній частині й мешкає тепер як дика тварина, переважно в норах по урвищах над морем та лиманами. Його називають там зайцем Малаховського» [Paczoski 1906: 14–15]³. Маєток Малаховських знаходився в с. Воланове (= Алтестове)⁴ — місці, звідки не раз описано знахідки кролів. Володіння Малаховських поширювалися на сс. Вигода, Паліївка («Палієво»), Алтестове («Алтестова») [Argatiuk 2017]. Про якого з Малаховських має йти мова — не ясно. Аналіз нарисів про цю родину [Małachowski, 1928]⁵ не дав результату ні щодо кролів, ні щодо того, хто з Малаховських був схильним до природознавства чи полювання. Ще одну версію висловлено А. Волохом щодо колонії біля с. Курісове («Петрівка»): «звірок був завезений сюди з Австрії ще у дореволюційний час поміщиком Курисом» [Voloakh 2014: 160]⁶.

Різні точки зору на походження диких кролів в Україні узагальнено в табл. 2. Очевидно, що мала місце перекомбінація в публікаціях окремих подібних фактів (коли, куди, звідки, хто), з яких не можна точно зробити висновок про походження колоній. З аналізу табличних даних можна припустити, що першою з'явилася колонія кролів під Херсоном, в межах 1882–1894 рр., і її було сформовано з невеликої групи кролів, завезених з Австрії або Швейцарії. В Одеський повіт кролів завезли на 10–15 років пізніше, близько 1898 р. і, найімовірніше, з Херсонської колонії, проте, ймовірно, їх випускали одночасно зі свійськими.

² Наразі це мало відома історія, проте тоді була державна програма з поширення кролівництва.

³ Не можна виключати, що старі мисливці, які оповідали Кузнецову [Kuznetsov 1929] про завезення до Причорномор'я кролів, все наплутали, у т.ч. назвавши Малаховського Пінковським, а Одеський повіт Херсонської губернії — Херсоном. Про одеських Малаховських відомо багато, а про херсонських Пінковських — нічого. Можна припустити, що напевно польські їх коріння могли означати, що кролів завезли з Польщі.

⁴ Нині (за Вікіпедією): «Алтестове (колишні назви — Волянівка, Ульянівка, Алтеста) — село в Біляївському районі Одеської області.» Назви походять від попередніх власників — Ф. П. де-Волана та А. І. Алтесті.

⁵ Єдине, що детально описано — вони володіли стрімкими берегами лиманів, тобто тими угіддями, які стали типовими місцями оселення диких кролів у Причорномор'ї.

⁶ Без посилань на першоджерело. В кінці наведеної фрази стоїть посилання на фото кроля, зроблене В. Лобковим. Ця гіпотеза так само є продуктивною: з аналізу щоденників М. Алфєракі [Belik et al. 2013], відомо, що один із аматорів-природознавців на ім'я Микола Куріс (1895–1977) був сином херсонського дворянина Івана Куріса, який і може бути автором інтродукції кролів (існувала колонія в с. Курісове).

Таблиця 2. Гіпотези і факти первинної інтродукції дикого кроля в Причорномор'я

Table 2. Hypotheses and facts of primary introduction of the European rabbit in the Black Sea region

Місцевість	Рік	Звідки	Деталі	Джерело*
Одеський повіт	(? до 1900 р.)	завезені невідомо звідки (?)	«дикий крілик привезений землевласником Малаховським, мешкає тепер як дика тварина, ... по урвищах»	[Paczoski 1906]
Одеса, окол.	[1898?] («25 років тому»)	свійські місцеві (?)	«у штучні посадки біля Одеси випущено свійських кролів сіро-бурого забарвлення. Вони... поширилися по узбережжю...»	[Brauner 1923]
Одеса, окол.	початок XX ст.	завезені з Австрії	під Одесу кролів завезено з Австрії	[Kolosov & Lavrov 1968]
Одещина, окол. с. Курісове (до 2016 Петрівка)	[до 1918]	завезений з Австрії	«звіроч був завезений сюди з Австрії ще у дореволюційний час поміщиком Курисом» (= Іваном Курісом)	[Volokh 2014] (без посилань на ін.)
Херсон, окол., уроч. «Веревчина балка»	1882 р.	завезені з Австрії	колонію у Веревчиній балці започатковано 1882 р. випуском 7 кролів, отриманих з Австрії	[Schillinger 1929; цит. за: Vaschenok & Shuliatiev 1990]
Херсон, окол., уроч. «Веревчина балка»	1894 р.	завезені зі Швейцарії	кролів завіз поміщик Пінковський зі Швейцарії (за повідомленнями старожилів-мисливців)	[Kuznetsov 1929, цит. за: [Gizenko & Shevchenko 1973]
Херсон, окол.	кінець XIX ст.	завезені зі Швейцарії	завезення кількох пар кролів зі Швейцарії	[Kolosov & Lavrov 1968]

* Є гіпотеза, що найдавнішою є колонія кролів в с. Северинівка (Потоцьке) Березівського району Одещини, село засноване Северином Потоцьким 1787 р., за 100 р. до вказаних дат (І. Наконечний, особ. повід.).

На основі вивчення паразитофауни, зокрема й блохи *Spilopsyllus cuniculi*, яка, власне, і стала ключовою ланкою в поширенні міксоматозу, паразитологи роблять припущення про те, що «акліматизовані на півдні України кролики не отримали бліх зі складу місцевої фауни», і «*S. cuniculi* були завезені у Веревчину балку з Австрії разом зі звірками. Подальше розселення кроликів супроводжувалося й інтродукцією цих ектопаразитів в нові райони країни, зокрема й околиці Білогірська в Криму.» [Vaschenok & Shuliatiev 1990: 150].

Кримська популяція, як і всі інші, є однозначно інтродукованою. Початок поклали 16 особин, яких завезли 1961 р. з Одещини [Litus 1986] (про попередні невдалі випуски свійських кролів див. вище). Наступного 1962 р. на Миколаївщину (50 ос.) 20 та Одещину (20) переселили кролів з Херсонщини (ibid.). Надалі були численні інтродукції херсонських кролів у Криму: протягом 1961–1972 рр. (11 разів) переселено 617 особин в 10 місцевостей (за даними з: [Volokh 2012]). Популяція на Тернопіллі, в долині р. Серет (докладніше далі), також сформована з херсонських кролів («кролів австрійської породи»).

Про спроби інтродукції кроля дикого на Харківщині у 1960–70-х рр. повідомляє О. Зоря [Zorya 2005], проте зазначає, що вид не зберігся (жодних деталей не наведено). Аналогічні повідомлення є щодо Закарпаття, де «для акліматизації» у п'яти гірських районах (оцінка за точками на карті) було розселено особин з Одеської і Херсонської областей у 1965–1973 рр. [Turianyn 1975: 94–95], проте жодних фактів щодо їхньої кількості чи подальшого виживання не повідомлено. Так само була низка спроб інтродукувати цей вид на Запоріжжі у 1960–1970-х рр., і одна з таких колоній збереглася дотепер (Н. Лебедева, особ. повід., докладніше далі). Про спроби інтродукції кроля на Дніпропетровщині (на карті показано точку на прав. березі в окол. с. Військове Солонянського р-ну) у 1965–1966 рр., коли було ввезено 35+50 особин, вказують дніпровські колеги, які вважають основним фактором неспіху наявність великої кількості лисиць [Bulakhov & Pakhomov 2006].

Свійські кролі на вільному випасі. У багатьох місцях місцеві жителі вирощують (або підтримують популяції) здичавілих або напівдиких кролів. Походження їх не зрозуміле, проте факти такі відомі для багатьох місць. Зокрема, родина автора на Поділлі, в окол. смт Вапнярка у період до 1943 р. (як і всі місцеві мешканці) вирощували кролів у копанках. Для цього

викопували велику яму глибиною до 2–3 м, в якій встановлювали старі кошелі з сіном у якості кубел і куди запускали кролів. Тварини пробивали довгі косі ходи на поверхню і харчувалися на вільному «випасі», на пасовищах, а господарі забирали приріст колонії прямо з ями. Традиція ця була давньою і описана нами раніше [Zagorodniuk 2006].

Подібні випадки повідомляли колеги з Луганщини. Тут збереглася практика утримання свійських кролів у копанках, проте випадків формування здичавілих форм цього виду не відмічено (В. Артющенко, особ. повід. в: [Zagorodniuk 2006]). Подібні повідомлення отримано зі Старобільського, Новоайдарського та Білокуракинського (у т. ч. Лозно-Олександрівка) районів, а також на південь від Дінця, зі с. Георгіївка Лутугинського району (М. Коробченко, особ. повід.). Такий спосіб утримання практикують і на Дінці в районі впадіння в нього Осколу (Н. Брусенцова, особ. повід.). Про вирощування кролів в ямах на прирічкових ділянках у Білій Церкві в середині ХХ ст. повідомив О. Савицький (особ. повід.).

Аналіз колишнього поширення

Тут мова про колонії у місцях успішних інтродукцій, в яких сформувалися і певний час існували стабільні локальні популяції кроля дикого. Очевидно, джерела для інтродукцій були різними (див. табл. 2); для багатьох інтродукцій другої половини ХХ ст. обирали кролів з «херсонської» колонії (балка Веревчина біля Херсону).

Одещина. З посиланням на неназвану працю О. Браунера (очевидно, що мова йде про «Сільськогосподарську зоологію» 1923 р.) опис поширення кролів диких в Україні подає О. Мигулін [Myhulin 1938], який фактично повторює О. Браунера, проте без вказівки на випуск свійських кролів та з деталізацією нових поселень: «Кролики в Одеськ. обл. почали жити як дикі наприкінці дев'яностих років минулого століття, коли їх [пропуск цифри?] штук було випущено на волю біля самої Одеси. ... Кроликів там намножилося стільки, що тепер їх можна бачити в степах Одеськ. обл. від Дністра і до Південного Бугу. Вони живуть на узбережжі моря навколо Одеси, по крутих схилах Хаджібейського, Куяльницького і Тилигульського лиманів. Далі вони поширилися по р. Бугу в Миколаївськ. та Херсонськ. р-нах, Миколаївської обл., в Первомайськ., Вознесенськ. і Роздільнянськ. р-нах, Одеськ. обл.» (с. 226).

Автори узагальнень про зайцеподібних [Ognev 1940; Sokolov et al. 1994] вважають, що найпівнічніші знахідки виду в Причорномор'ї відомі з півночі Одещини, з околиць р. Кодима, тобто на широті Балти. Північніше, на Вінниччині, цей вид не відмічено [Matviychuk et al. 2015]. У подальшому була згадка колонії на межі Одещини і Миколаївщини: «*Oryctolagus cuniculus*. Акліматизувався в Березівському лісі, де він живе в норах серед соснових насаджень в аренній частині лісу» [Pysareva 1960: 389]. Як вказує дослідниця, «природна рослинність збереглася тільки по схилах, непридатних для землеробства». Ця знахідка — єдина, згадана для Одещини в огляді О. Гізенка й Л. Шевченко [Gizenko & Shevchenko 1973], тут вид відмічали й у 2000-х (див. далі в кадастрі пункт «07»).

Стабільна популяція дикого кроля довгий час існувала по схилах і балках західного берега Куяльницького лиману, у північній його частині, в окол. с. Северинівка⁷, чисельність бл. 100 особин, і далі поселення кроля простягалися на південь до с. Латівка (кол. «Котовка»), проте внаслідок епізоотії 1986–1987 рр. зникла (Р. Тимофєєв, особ. повід., за повідомленням від мисливців та голови мисливського осередку Міжлимання). На сьогодні ця популяція не існує. Інші поселення, що проіснували після 2000 р. і принаймні до 2005–2015 рр., наведено дані. Про збережену популяцію кроля (спостереження 1970–2012 рр.) на берегах Хаджибейського лиману, між сс. Палієве та Алтестове, повідомляє В. Лобков [Lobkov 2016]. Цим дослідником відмічено, що «фактором, який викликав заселення кролями нових територій, стало вигорання трави і чагарників влітку 2007 р. ... Зростання чисельності кролів у 2010–2011 рр. ... [сталось завдяки] збільшенню народжуваності» [Lobkov 2016: 148–149].

⁷ На думку І. Наконечного (особ. повід.), який знає про це село і колонію кролів біля нього від свого діда, «Я твердо впевнений, що це було перше поселення виду в Причорномор'ї, мій дід родився в Северинівці, і на їх городі ... жило багато кролів, тож їх ловили, але випускали, бо ... сильно дрібні були».



Рис. 1. Місця випуску та схема розселення диких кролів у районі Тилигулу (Одеська обл., ліворуч) та р. Серет (Тернопілля, праворуч). Схеми люб'язно представлено І. Наконечним та Ю. Прокіпчуком (за сприяння О. Вікырчака; опублікована версія другої мапи показує тільки ділянку Касперівці–Голігради [Vikyrchak & Bachynsky 2019]).

Fig. 1. The places of release and dispersal of European rabbits in the Tiligul area (Odessa Oblast, left) and at the Seret River (Ternopil Oblast, right). Maps courtesy of I. Nakonechny and Y. Prokipchuk (with the assistance of O. Vikyrchak; published version of the map shows only the Kasperivtsi–Goligrady section [Vikyrchak & Bachynsky 2019]).

Миколаївщина. Було кілька спроб інтродукції кроля дикого в області, починаючи з переселення 50 звірят у 1962 р. з Херсонщини [Litus 1986]. Ще 100 диких кролів було переселено у 1974 р. у Вознесенський район⁸, і вже у 1978–1982 рр. їх налічували 1500–2000 ос., проте у 1982 р. сталася епізоотія міксоматозу, і їх залишилося лише 70 ос. [Sokolov 1994]. Були ще невеликі спроби інтродукції, проте всі вони були невдалими, і кроль в області не прижився, за останні 20 років жодного поселення не відомо (В. Кириченко, особ. повід.).

Херсонщина. Для території Херсонської обл. відомо небагато місцезнаходжень, проте вони, очевидно, є (були) найдавнішими і найпотужнішими (див. табл. 2). Таким є поселення у Веревичиній балці під Херсоном [Gizenko & Shevchenko 1973]: тут на початок 1970-х років обліковано бл. 6,5 тис. особин, у т. ч. 3,5 тис. на угіддях, що охороняються. Балка має протяжність 7 км, схованки кролів розташовані у численних порожнинах і печерах на місці давньої вибірки ракушняка; навколо балки розташовані сади, городи та садиби. Тут було створено пам'ятку природи «Колонія диких кролів» [Boyko & Chorny 2001]⁹.

Низку спроб акліматизації кроля проведено в Чорноморському заповіднику, що описано в огляді З. Селюніної [Selyunina 2014]. Зокрема, «В 1931 р. на Кінбурнській косі було випущено 1,2 тис. особин. Протягом двох років всі вони зникли [Kolosov 1975]. У 1962 р. на острів Орлов Солонозерної ділянки Чорноморського заповідника в штучні нори було випущено 11 самців та 11 самиць. Через три місяці дикі кролі зникли, і доля їхня невідома. Припускають, що причиною зникнення були хижаки.» (с. 75). Додатково з'ясовано інше. У 1957 р. в цьому заповіднику сформували дві нові колонії — на кордонах «Ягорлицький кут» та «Купанка» (4 км один від одного) (З. Селюніна, особ. повід.). Ці поселення проіснували до 1992 р. біля кордонів, під наглядом єгерів. Одне поселення існувало навколо старого заваленого погребя, друге — на відвалі ставка; в обох випадках було регулярне «домішування крові» більших свійських кролів; цих кролів фактично тримали як свійських, а після зміни єгерів колонії зникли (З. Селюніна, особ. повід.). Ще одна відома колонія в ті самі часи існувала в окол. с. Збур'ївка, на території «зони» [пенітенціарного закладу] (ibidem).

Тернопілля. Місцезнаходження кролів у Касперівському ландшафтному заказнику, що в долині р. Серет (нині у складі НПП «Дністровський каньйон»), що у Заліщицькому районі,

⁸ До Вознесенського району належить також урочище «Рацинська дача», для якого поселення кролів вказували раніше [Brauner 1923]; ця дача — це правобережжя Бугу, на середині автошляху «Вознесенськ–Сланець».

⁹ Відповідний нарис про цю пам'ятку з кролями у назві є у Вікіпедії, проте кролів там немає.

згадано в описі паразитофауни кролів з Придністров'я [Kuzmovych & Pyliavsky 1980]. За описами заказника у Вікіпедії, «береги річки і водосховища високі, скелясті з вапняками оригінальних форм вивітрювання». Заселяли сюди кролів з херсонської колонії, двічі: у 1964 р. (безрезультатно) та 1976 р. Другий випуск дав помітний ріст популяції — як у чисельності (2 тис. ос.), так і у просторі (радіус розселення — до 5 км) [Talposh & Pyliavsky 1998]. З роками колонія зникла через природних ворогів і браконьєрство [ibid.]. За оцінками Ю. Прокіпчука¹⁰, ріст популяції був ще більшим — за 4 роки зі 150 вселених особин вона зросла до 5 тис., проте зникла бл. 1980 року через якусь епідемію. Браконьєрство, на його думку, не могли бути причиною її згасання. Очевидно, що мова має йти про міксоматоз (див. далі).

З листа супроводу до надісланої автору картосхеми:

«У 1976 р. Заліщицька районна організація УТМР отримала централізовано близько 150 особин кроля австрійської [“австралійської”] породи. Кролі були випущені у вольєр поблизу будинку ... УТМР, на березі Касперівського водосховища, між селами Касперівці та Голігради ... (48°40'45.81" пн, 25°51'29.71" сх). Через півтора року звірки помітно збільшили свою чисельність і вийшли за межі вольєру. Наступні 4 роки кролі розповсюджувалися по схилах уздовж лівого берега р. Серет вниз по течії до с. Касперівці, а вверх — до с. Більче Золоте. За даними обліку [бл. 1979 р.] їхня чисельність переросла за 5 тис. особин. Активне здобування кролів місцевим населенням не стало фактором депресії популяції. Зникла популяція через 4 роки, тобто у 1980 р., через епідемію [невідомої] хвороби.»

Полтавщина. Були кількарізкові інтродукції дикого кроля на Полтавщині. Найдавніші були у середині 1970-х, що описано у Б. Голова [Golov 2010]: «У 1975 році 95 кроликів були випущені на схилах корінного берега Ворскли в Кобеляцькому районі. Обліки в наступні роки показали, що кролики там розмножуються і розширюють спочатку зайняту ними ділянку. У 1977 році обліковано вже 230 кроликів. На жаль, подальша доля цього поселення мені не відома» (с. 116). Проте далі: «340 кроликів по області обліковано 1988 року, за наступні роки відомості відсутні» (ibid.). Згодом, у середині 1990-х років (точніше не відомо) лісники випустили серію кролів на пагорбах в районі с. Лящівки, біля устя Сули (Чорнобаївський р-н). Перевірка поселень через два роки не дозволила виявити кролів (М. Клевцов, особ. повід.). Врешті, третя інформація, найсвіжіша, походить з медіа-ресурсів Кременчука (телеканал «Центральний» та його сторінка у мережі Фейсбук <https://shorturl.at/rAJWX>), з посиланням на Полтавське обласне управління лісового та мисливського господарства: «8 квітня 2021 р. ... У кременчуцький ліс випустили австралійських диких кролів. Лісники мають надію, що тварини освоюють територію і заселять угіддя». Пошук первинних джерел через колег дозволив з'ясувати, що кролів привезли не з Австралії, а з Львівщини, з якогось розплідника¹¹. Жодної інформації про випущених в угіддях району кролів здобути у місцевих природокористувачів не вдалося (М. Клевцов, особ. повід., пошук на прохання автора).

Кримський півострів. Вище згадано про невдалу спробу інтродукції свійських кролів (1931 р., 2575 особин) в Бахчисарайському районі [Kolosov & Lavrov 1968]. Надалі були численні спроби інтродукції диких кролів з херсонської популяції (з Веревиної балки), внаслідок чого у 1966–1970 рр. їхня чисельність в Криму становила 4–5 тис. ос., а за 10 років (1975–1979) досягла 20–25 тис. ос. [Volokh 2012]. У подальшому почалася фаза згасання популяції внаслідок вилову (вилов на розселення 5,2 тис. та відстріл 3,4 тис.), хвороб та браконьєрства, що призвело до зникнення виду у більшості місць інтродукції [Shuliatiev 1987; цит. за: Volokh 2012]. У 1993 р. в Криму обліковано лише 400 ос., 1996 — 67, а з 2000 — жодної [Volokh 2012]. На початку 1980-х років стабільна колонія дикого кроля існувала під Євпаторією, біля дитячого спортивного табору (В. Тищенко, особ. повід.), проте 1982 р. євпаторійська колонія загинула від міксоматозу [Sokolov et al. 1994]. Одне зі стабільних поселень кроля чи-

¹⁰ Прокіпчук Юрій Іванович був головою Заліщицької районної організації УТМР і брав участь у заходах з інтродукції. Ця історія опублікована у одному з попередніх томів [Vikyrchak & Bachynsky 2019].

¹¹ Подібних пропозицій багато. Наприклад, один із київських розплідників пропонує купити генетично «чистих» і щеплених диких кролів по ціні 1000 грн. за пару: «збирали з крупниць наше стадо по всій Україні, з 5 приватних господарств, 2 заповідників, та самців з-за кордону» (13.06.2023, <https://shorturl.at/IOSX7>).

сельністю 300–500 ос. існувало на Керченському півострові, в Маріїнському лісгоспі, на ділянці бл. 1000 x 500 м; його моніторили колеги протягом 1986–2001 рр., проте і його понищила епізоотія та «добили» браконьєри (І. Євстаф'єв, особ. повід.).

Ще одну маловідому колонію описано паразитологами [Vaschenok & Shuliatiev 1990], які у 1987 р. збирали ектопаразитів з кролів в колонії на березі водосховища на р. Біюк-Карасу, що біля м. Білогірськ (права притока Салгира). Це поселення, за довідкою в цитованій праці, виникло 1973 р., коли тут випустити 25 кролів, привезених з Веревчиної балки: кролі заселили схили малих балок, що спадають до водосховища, порослі чагарниками й степовим різнотрав'ям, на відрізу близько 8 км уздовж берега, і на час обстеження (грудень 1987 р.) тут їх мешкало близько 1000 особин. Після цього жодної інформації про це поселення не було. Найімовірніше, воно зникло, як і євпаторійське, на початку 1980-х років.

Описи ареалів. Існує дві спроби окреслити ареал кроля дикого в Україні. Перший опис ареалу кроля в Україні є в праці О. Гізенка та Л. Шевченко [Gizenko & Shevchenko 1973]. Авторами відмічено 8 місцезнаходжень (тут карта на рис. 2), розташованих майже виключно у причорноморських регіонах, з них тільки два є великими за розміром популяцій кроля (херсонське та тарханкутське поселення). Попри це, автори проводять межу ареалу значно північніше, по північній межі степової природної зони.

Схема давніх і сучасних місцезнаходжень кроля на теренах колишнього СРСР [Sokolov et al. 1994; Bobrov et al. 2008] доволі схематична (рис. 3), проте є детальні текстові описи. Серед інших фактів звертає на себе увагу віддалена точка знахідки кроля до Донецькому кряжі зі статусом «стійка популяція» (чітко на карті в: Bobrov et al. 2008). З пояснень у тексті [Sokolov et al. 1994] ясно, що мова про Перевальський р-н Луганщини¹², околиці с. «Мала Іванівка». За В. Соколовим (ibid.), у це місцезнаходження 1978 р. завезли 200 диких кролів, проте за 8 років (1986), виявили тільки 5 жилих нір (20–30 особин), і в подальшому ця популяція згасла. Напевно, мова про Малоіванівку, проте переказів старожилів про кролів там не відомо.

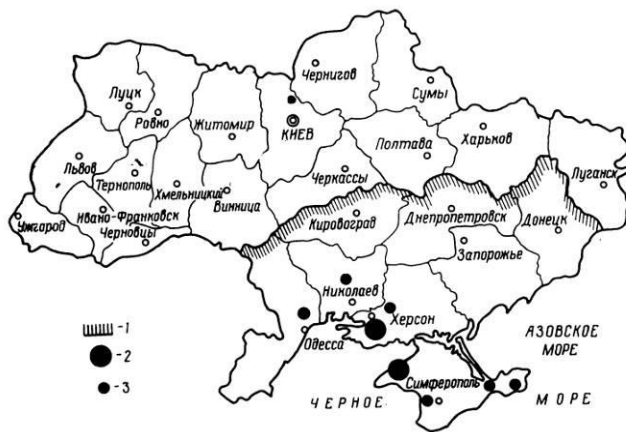


Рис. 2. Мапа з відомими місцезнаходженнями кроля дикого в Україні, наведена в огляді за 1973 р. [Gizenko & Shevchenko 1973]. Показано можливі межі ареалу та місцезнаходження з високою чисельністю (3–5 тис. особин) та меншою чисельністю (до 1 тис. особин).

Fig. 2. Map with the known places of occurrence of the European rabbit in Ukraine as presented in the 1973 review [Gizenko & Shevchenko 1973]. Possible range boundaries (and locations with high numbers (3–5 thousand individuals) and lower numbers (up to 1 thousand individuals) are shown.

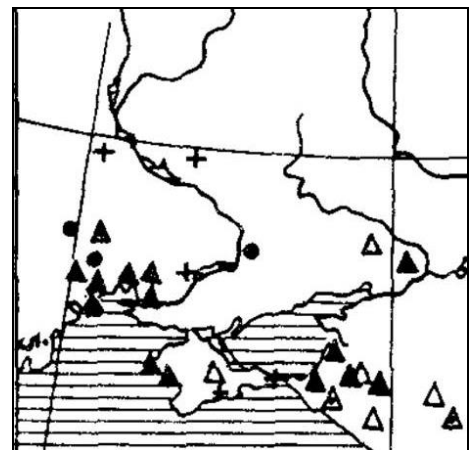


Рис. 3. Місцезнаходження кроля дикого в Україні за даними з літератури [Sokolov et al. 1994]: ▲ стійкі популяції, △ інтродукція невдала, ● розселення диких форм, + знахідки здичавілих свійських форм.

Fig. 3. Places of occurrence of the European rabbit in Ukraine according to the literature [Sokolov et al. 1994]: ▲ stable populations; △ introduction failed; ● dispersal of wild forms; + findings of feral domesticated forms.

¹² Автори називають його «Комунарський», хоча така назва району була лише у перші три роки його існування (1965–1968, а дослідження там проведено у 1978 р. (дослідження В. Груздева).

Кадастр недавніх (1960–2000) і сучасних (з 2000 р.) знахідок

При побудові мапи використано три групи джерел: наукові публікації зі згадками кролів, каталоги колекцій природничих музеїв та результати опитування колег. У колекціях ННПМ [Shevchenko & Zolotukhina 2005] є 84 зразки кроля, у т. ч. 27 зразків дикої форми з Одещини, 5 з Херсонщини, 49 з Криму та 3 екз. «*O. c. domesticus*» з Києва.

До групи «давніх» віднесено вказівки на знахідки виду до 2000 р., фактично за період 1960 до 1990 р. До групи «сучасних» включено знахідки після 2000 р., проте важливо зазначити, що частина їх вже стала місцями колишнього поширення кроля дикого, де наразі він зник. До кадастру включено тільки дані, які стосуються формування стійних популяцій, які демонстрували значний ріст чисельності та існували значний час, принаймні кілька поколінь. Невдалі інтродукції тут не наведено (проте їх частково згадано в першій частині).

До переліку знахідок (в його кінці) додано кілька місцезнаходжень у віддалених від Причорномор'я регіонах, де були спроби інтродукції кроля, проте популяції згасли. Такі дані включено до оглядової карти (рис. 4). Сучасні знахідки (після 2000 р.) позначено окремими значками (колами на рис. 5), для відрізнення від давніших знахідок (позначені квадратами □), і їх подано з номерами відповідно до описів у кадастрі.

Одеська обл. (15 місцезнаходжень)

Давні вказівки. Три групи поселень, описані дані окремо:

Хаджибейська серія поселень: **о1–3)** Хаджибейський лиман, три місцезнаходження (18 екз. в ННПМ, 1970–1977 рр., leg. Л. Шевченко), у т.ч.: **о1)** «Холодна балка» [= с. Холодна балка, Біляївський р-н] (10 екз., 07.1970, 07–08.1975, 07–08.1977), **о2)** «Довга балка» [= 2–3 км від Холодної балки: Л. Шевченко, особ. повід.] (5 екз., 07.1977), **о3)** «балка Глибокий яр» [= «кілька км від попередніх місць»: Л. Шевченко, особ. повід.] (3 екз., 08.1975, 05.1976).

Куяльницька серія місцезнаходжень¹³: **о4)** західний берег північної частини Куяльника, на південь від с. Северинівка; колонія з бл. 100 особин жила у балці до 1986–1987 рр., але після епізоотії браконьерство та хижакі знищили їх остаточно (Р. Тимофеев, особ. повід.); **о5)** середня частина Куяльницького лиману, окол. с. Іллінка, все те саме, що і в попередньому пункті (Р. Тимофеев, особ. повід.); **о6)** західний берег Куяльника на південь до с. Латівка (кол. «Котовка»), балки, що спадають до лиману, внаслідок епізоотії 1986–1987 рр. поселення зникли (Р. Тимофеев, особ. повід. з посиланням на мисливців).

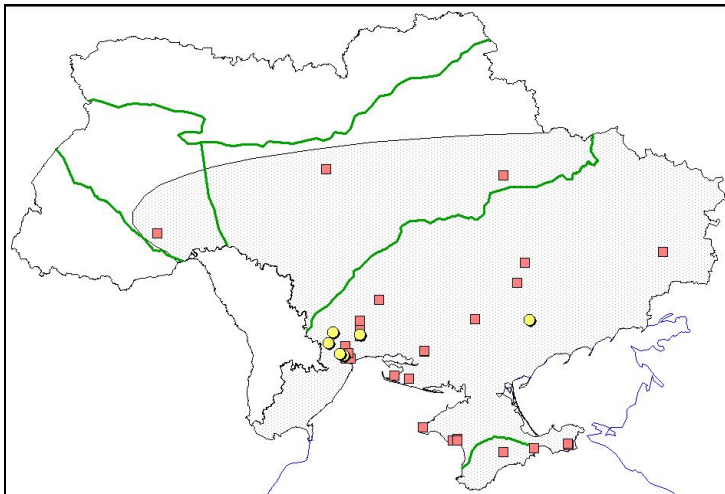


Рис. 4. Загальний огляд поширення колоній кроля європейського (*Oryctolagus cuniculus*) в Україні у другій половині XX ст. (□) і на початку XXI ст. (●). Деталізація знахідок — на рис. 5. Зелені лінії — межі природних зон.

Fig. 3. A general overview of the distribution of European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) colonies in Ukraine in the second half of the 20th century (□) and in the early 21st century (●). Details are shown in Fig. 4. Green lines denote the boundaries of natural zones.

¹³ Всі три точки уздовж Куяльника (Северинівка, Іллінка та Латівка) розташовані на одній лінії і є лише прив'язками, а колоній кроля на цьому відтинку було значно більше. Всі поселення зникли приблизно одночасно, у 1986–1987 р.; як зазначають місцеві колеги, «всім мисливцям в той час пропонували зробити щеплення від туляремії» (Р. Тимофеев, особ. повід.).

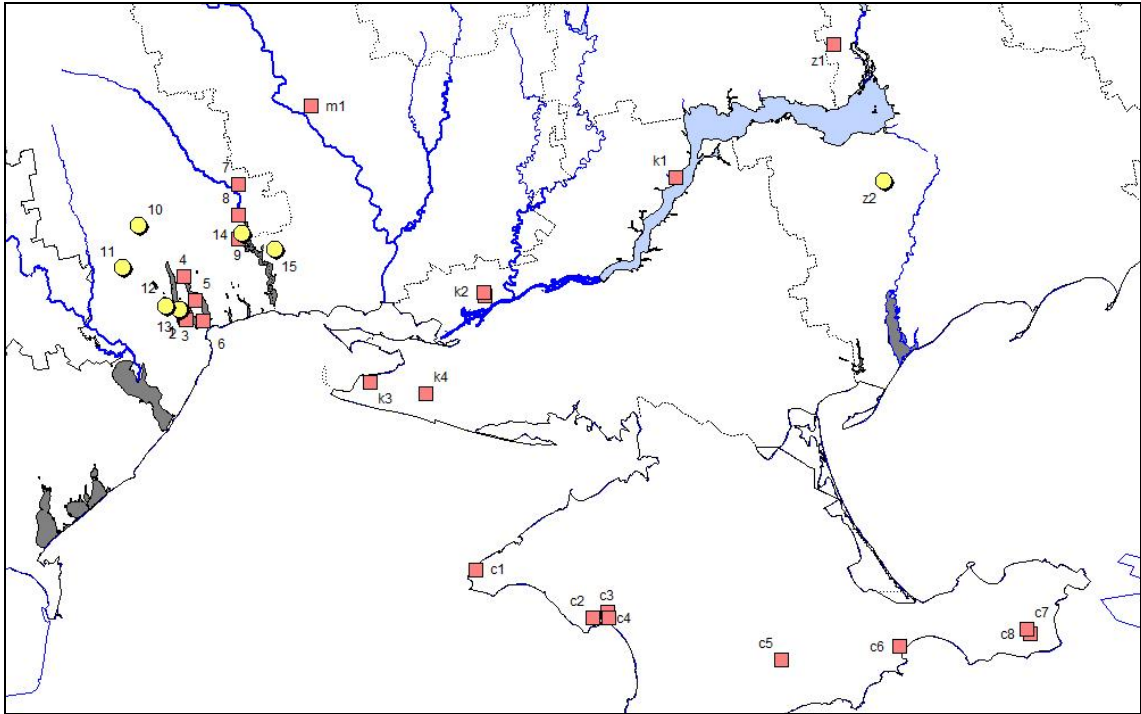


Рис. 5. Місцезнаходження кроля європейського (*Oryctolagus cuniculus*) у Північно-західному Причорномор'ї та Криму у другій половині XX ст. (□) та на початку XXI ст. (○). Нумери відповідають наведеним у тексті.

Fig. 5. Record localities of the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in the North-western Black Sea and Crimea in the second half of the 20 century (□) and early 21st century (○). The numbers correspond to those given in the text.

Тилігульська серія поселень: **o7** Березівський р-н, Березівський ліс, акліматизований, поселення серед соснових насаджень [Pysareva 1960: 389]; **o8** Тилігульський лиман, зах. берег, верхів'я, біля с. Вовкове (кол. Танівка), пн.-зх. окол., мисливське господарство, 1996–1997 рр., кролі мешкали по ярах до самого берега лиману (Д. Ахраменко, особ. повід.); **o8a** між сс. Донська Балка і Вовкове (Танівка), «чагарниковий яружний біотоп з частими ділянками вапнякових відслонень», давніші від попередніх згадки, тут кролів здобували 1992 р. (І. Наконечний, особ. повід.); **o8b** Вовкове (Танівка), пд.-сх. окол., з боку лиману, біля хут. Соловійове, кролі були в одній балці, в її вершині до 1996 р. (І. Наконечний, особ. повід.); **o9** Лиманський р-н: **o9a** окол. с. Курісове (= «Петрівка» у 1937–2016): в експозиції ЗМОУ є серія опудал диких кролів, здобутих в «Петрівці» у середині 1960-х рр. (рис. 6), загалом для розселення у інші місця тут зловлено до 1000 ос.; колонія мешкала в «Петровському лісі» (узлісся та галявини), зникла в 1980-х рр. внаслідок епізоотії міксоматозу (В. Лобков, особ. повід.); **o9b** Лиманський [«Комінтернівський»] р-н, «с. Покровка» [Петрівка?], Петрівський ліс¹⁴ (9 екз. в кол. ННПМ, 02.1975, leg. Л. Шевченко).

Сучасні вказівки (три колонії існують дотепер)¹⁵: **o10** Іванівський р-н, біля с. Знам'янка, відомого серед місцевих як «Катаржине»¹⁶; найбільша з трьох відомих на сього-

¹⁴ Села з назвою «Покровка» в Лиманському районі Одещини не існує. Напевно, мова має йти про Петрівський загальнозоологічний заказник, створений 1974 р. біля с. Курісове. Відомо, що цей «заказник створено для охорони степового урочища, місця акліматизації фазанів, диких кролів...» (Вікіпедія).

¹⁵ Наявність таких колоній є загадкою; для пунктів № 10–12 відомо, що в ці місця кролів підселяли (і неодноразово), проте ніде не вказано, звідки, і про жодне з поселень не написано як про донорне. Як приклад, у Звіті про стан довкілля у 2007 р. мова про переселення 41 кроля, без вказання, «звідки» і «куди». Можна припустити, що джерелом є якась штучна популяція. В нарисі про В. Лобкова вказано, що він упродовж багатьох років розводить кролів з метою випуску в природу [Oleinik & Suvorov 2022] (рис. 7).

¹⁶ За Вікіпедією, «Знам'янка» мала кілька назв-попередників, зокрема: до 1930 — Катаржине, у 1930–1961 — Сталіне, в 1961–2016 рр. — Червонознам'янка.

дні колоній; за останні 20 років сюди підселено > 100 ос. дикого кроля (останні підселення — «5–6 років тому», тобто бл. 2010–2012 р.), на 2017 р. колонія нараховує понад 100 ос.; **o11**) Роздільнянський р-н, с. Петро-Євдокіївка, близько 2012 р. було підселено бл. 20–30 ос., на 2017 р. колонія вкрай невелика, деталі щодо чисельності не відомі. **o12**) Біляївський р-н, біля с. Паліївка (по-місцевому — Палієве), берег Хаджибейського лиману (Паліївська затока), відноситься до Вигодянської сільради (Вигода належала до володінь Малаховських); на 2017 р. колонія нараховує декілька десятків кролів; **o13**) Біляївський район, с. Алтестове, прав. берег Хаджибейського лиману, лісовий масив, галявини в лісі і на його узліссях, бл. 2000–2010 рр. (О. Гайдаш, за повід. Л. Назаренка, 10.09.17; про цю ж колонію неодноразово говорили й інші одеські колеги з числа учасників 24 Теріошколи); **o14**) Березівський р-н, с. Курісове (до 2016 як «Петрівка»), окол. Тилігульського лиману, лісовий масив, галявини в лісі і на його узліссях, бл. 2000–2010 рр. (О. Гайдаш, за повід. місцевих); **o15**) східний берег Куяльницького лиману, між с. Красносілка і Кубанка; бл. 2005 р., нори сов у схилі з численними кістковими рештками жертв, зокрема й кролів (декілька черепів передано автору); найімовірніше, тепер там кролів немає (М. Синиця, особ. повід.).



Рис. 6. Кріль європейський (*Oryctolagus cuniculus*) в експозиції Зоологічного музею Одеського університету: ліворуч — «дикий» окрас, праворуч — група з різними варіантами забарвлення. Зразки здобуто в 1960-х роках в окол. с. Курісове («Петрівка») Лиманського р-ну; колектори Ю. Буянов та І. Гурський, таксидерміст С. Михайлов (В. Лобков, особ. повід.). Фото О. Дятлової. Поліморфізм може свідчити на користь припущення, що на Одещині популяцію «диких кролів» сформовано зі свійських кролів.

Fig. 6. The European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in the exhibition of the Zoological Museum of Odesa University: on the left—a 'wild' type of colouration, on the right—a group with various types of colouration. The specimens were obtained in the 1960s in near the village of Kurisove (= Petrivka) in Liman Raion; collectors Y. Buianov and I. Gursky, taxidermist S. Mykhailov (V. Lobkov, pers. comm.). Photo by O. Diatlova. Polymorphism may support the assumption that the free population of 'wild rabbits' in the Odesa region emerged from domestic rabbits.



Рис. 7. Практики розведення кролів для випуску в природу: «Володимир Олексійович Лобков випускає диких кроликів у мисливські угіддя. 2014 р.» [за: Oleinik & Suvorov 2022], з дозволу Ю. Олійника. За цитованим джерелом: «Як досвідчений польовик і затятий мисливець, Володимир Олексійович Лобков ... безпосередньо займався і займається питаннями збагачення місцевої мисливської фауни, в т. ч. шляхом розведення та інтродукції диких кроликів».

Fig. 7. Rabbit breeding practices for release into the wild: 'Volodymyr Lobkov releases European rabbits into hunting grounds. 2014'; after: [Oleinik & Suvorov 2022], with permission from Y. Oleinik. According to the cited source: 'As an experienced field scientist and an avid hunter, Volodymyr Oleksiiovych Lobkov ... has been directly involved in the enrichment of the local game fauna, including through the breeding and introduction of European rabbits'.

Миколаївська обл. (1 місцезнаходження)

Давні вказівки. **m1)** Вознесенський р-н, Вознесенське мисливське господарство¹⁷, у 1974 р. сюди з Херсонщини переселено 100 диких кролів [Archipchuk & Gruzdev 1986], і у 1978–1982 рр. їх було 1500–2000 ос., проте у 1982 р. після епізоотії міксоматозу їх залишилося 70 ос. [Sokolov 1994]. У подальшому жодних згадок (В. Кириченко, особ. повід.).

Сучасні вказівки. Не відомі.

Херсонська обл. (4 місцезнаходження)

Давні вказівки. **k1)** «окол. м. Нова Каховка, Гришинське мисливське госп-во» [«біля руїн садиби О. Фальц-Фейна на високому правому березі Дніпра»: Л. Шевченко, особ. повід., тобто в окол. с. Новоолександрівка, Нововоронцовського району]¹⁸, кол. ННПМ, 1 екз., 03.1974, leg. Л. Шевченко); **k2)** окол. Херсона, Веревчина балка [«Верево́чная балка»]¹⁹, кол. ННПМ, 1 екз., 02.1962, leg. Мишинський; 3 екз., 05.1970, 09.1974, leg. Л. Шевченко); **k3)** Чорноморський заповідник, кордони «Ягорлицький кут» та «Купанка», поселення проіснували з 1957 до 1992 р. прямо біля кордонів, під наглядом єгерів (З. Селюніна, особ. повід.); **k4)** окол. с. [Стара] Збур'ївка, Голопристанський район, стабільні колонії кроля на території «зони» (Голопристанська виправна колонія № 7), проіснували довше, ніж на Ягорлицькому куту, проте зникли давно, до 2000 р. (З. Селюніна, особ. повід.).

Сучасні вказівки. Не відомі (В. Кириченко, особ. повід.).

Запорізька обл. (2 місцезнаходження)

Давні знахідки: **z1)** Запорізька обл., Запорізький район (правобережна частина), вселення в мисливське господарство у період 1960–1970-х рр., поселення зникло (Н. Лебедева, особ. повід., на основі повідомлень працівників Запорізької районної організації УТМР).

Сучасні вказівки. **z2)** Запорізька обл., смт Михайлівка (лівобережжя Дніпра), угіддя Михайлівської районної організації УТМР (за 2тп-мисливство, з підтвердженням мисливствознавцем), протягом 2011–2015 рр. — 104–144 особини щороку (дані 2тп показують лише цей період, після 1960–1970-х рр.), співробітники УТМР вважають, що «кролі були завжди»; офіційної інформації про те, як вони з'явилися, не знайдено (Н. Лебедева, особ. повід.).

АР Крим (8 місцезнаходжень)

Давні вказівки. Нижче описано як чотири віддалені й ізольовані одна від одної групи поселень — тарханкутська, євпаторійська, білогірсько-феодосійська, керченська.

Тарханкутська група поселень: **c1a)** півострів Тарханкут, між сс. Оленівка і Чорноморське, Чорноморський р-н, поселення сформовано шляхом інтродукції диких кролів з Херсонщини (?) у повоєнний час; на час обстеження бл. 1000 ос., в глибокій балці; проіснувала до бл. 1980 р., всі загинули після багатосніжної весни; деякий час зберігалася невелика «бічна» колонія до 50 ос., проте і вона скоро згасла (Л. Шевченко, особ. повід.). Про стабільну колонію в Чорноморському р-ні повідомляє А. Дулицький [Dulitsky 2001]; **c1b)** Чорноморський р-н, зап. уроч. «Великий яр» (до 1948 р. як «Великий Костель», або «Великий Кастель»; в базі даних ННПМ як «балка Большой Костел»), 25 екз. в ННПМ (07.1973, 04.1974, 07.1974, 08.1974, 11.1974, 07.1975, 07.1975, 08.1976, 08.1977, leg. Л. Шевченко).

¹⁷ Офіс цього господарства — в с. Бузьке, до його складу входять чотири лісництва: Арбузинське, Вознесенське, Прибузьке, Щербанівське (веб-сайт ДП «Вознесенське ЛГ»). Приймаємо, що це стосується ур. «Рацинська дача», де поселення кролів вже створювали на початку 1920-х рр. [Brauner 1923]. Пов'язання знахідок у Вознесенському районі з Рацинською дачею підтримують і місцеві колеги (І. Наконечний, особ. повід.).

¹⁸ Поруч з цим населеним пунктом є с. Григорівка, і мисливське господарство могло мати назву «Григорівське», а не «Гришинське» (тобто, можливо, що це laps. calami?).

¹⁹ Назва уточнена за архівними джерелами [Ryvovar et al. 2010]. Історичні джерела вказують, що «Выше и ниже города по Днепру располагались сады. Особенно много их было выше города по балке Верево́чной.» («Херсон в 19 веке», Херсонський вісник. 23.10.2008). Це колишня р. Веревчина. Вона була суднохідною до періоду розробки каменоломень принаймні на ділянці біля с. Степанівка.

Євпаторійська група поселень: **с2)** м. Євпаторія, окол., пагорби біля дитячого спортивного табору, колонія з кількох десятків особин, бл. 1982–1983 р. (В. Тищенко, особ. повід.); **с3)** окол. Євпаторії, колонія в закинутому кар'єрі в окол. с. Каменоломня, принаймні у 1982–1983 рр. (І. Євстаф'єв, особ. повід.); **с4)** Євпаторія, Євпаторійське мисливське господарство, 13 екз. в ННПМ, 07.1975, 08.1976, 08.1977, leg. Л. Шевченко; колонія під Євпаторією (не ясно, яка з них, ймовірно, сумарно всі) загинула 1982 р. від міксоматозу [Sokolov *et al.* 1994].

Білогірська та феодосійська групи поселень: **с5)** окол. м. Білогірськ, берег вдсх на р. Біюк-Карасу, схили балок на проміжку бл. 8 км; колонія сформована 1973 р. з 25 особин (з Веревчиної балки), у грудні 1987 р. було бл. 1000 ос. [Vaschenok & Shuliatiev 1990]; колонія згасла, очевидно, одночасно з суміжними євпаторійськими поселеннями. **с6)** Феодосія, окол., 3 екз. в ННПМ, 08.1977, leg. Л. Шевченко.

Керченська група поселень: **с7)** Ленінський р-н, с. Мар'ївка, Мар'ївське лісництво: Мар'ївське лісництво, розріджений штучний лісовий масив, поселення на площі близько 1,0 x 0,5 км, чисельністю бл. 300–500 ос., існувало (спостерігали) принаймні у період з 1986 до 2001 р., вимерли внаслідок зоонозу (І. Євстаф'єв, особ. повід.); **с8)** Керченський р-н, «мисливське госп-во Високівська Дача» [уроч. «Високівська дача» — частина Мар'ївського лісництва, див. вище], 8 екз. в ННПМ, 12.1974, 02.1976, 08.1977, leg. Л. Шевченко.

Сучасні вказівки. Не відомі (І. Євстаф'єв, особ. повід.).

Інші регіони, правобережжя (3 місцезнаходження)

Давні знахідки: **д1)** Тернопільська обл., Заліщицький р-н, долина р. Серет, окол. с. Касперівці, Касперівський заказник, успішна інтродукція у 1976 р., ріст популяції до 2–5 тис. ос., [Kuzmovich & Pyliavsky 1980; Vikyrychak & Bachynsky 2019] (опис колонії див. вище); **д2)** Київська обл., Біла Церква, околиці [Sokolov *et al.* 1994, з посиланням на колекції ЗММУ та ІЗАН 1933 та 1951 рр.²⁰]; в ННПМ є два зразки (черепи) з БЦ з етикеткою «Біла Церква, експер. база Ін-ту зоології, 7.02.1951» (колектор — ?, напевно В. Абелєнцев²¹; зразки позначено як свійський кроль: «*O. cuniculus domesticus*») [Shevchenko 2007].

Сучасні вказівки. Не відомі, проте є дані про напіввільне утримання, зокрема в Міжгір'ї: **д3)** Київська обл., Вишгородський р-н, окол. с. Нові Петрівці, парк Межигір'я, схили парку в бік Київського вдсх. (С. Григор'єв, особ. повід., фото на рис. 8).



Рис. 8. Кроль європейський (*Oryctolagus cuniculus*) в заповідних угіддях Межигір'я: тут кролі, як і інші види тварин, утримують у напіввільних умовах (у 1935–2002 рр. як Державна резиденція, у 2002–2014 рр. як приватна резиденція В. Януковича). Походження цієї локальної популяції неоднозначне; в документах вказано, що кролі з Австралії (С. Григор'єв, особ. повід.). Фото С. Григор'єва.

Fig. 8. The European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in the protected lands of Mezhyhiria (in 1935–2002 as State Residence, in 2002–2014 as the private residence of Viktor Yanukovich): here rabbits, like other animal species, are kept in semi-free conditions. The origin of this local population is unclear; documents indicate that the rabbits are from Australia (S. Hryhoriev, pers. comm.). Photo by S. Hryhoriev.

²⁰ Очевидно, що це посилання стосується як Київщини, так і Полтавщини (див. наст. пункт). Судячи з порядку наведення місць і дат, у Білій Церкві матеріал здобуто 1951 р., і він зберігається в ННПМ, позаяк матеріал з Полтавщини — у 1933 р. і зберігається в ЗММУ.

²¹ Очевидно мова має йти про стаціонар в дендропарку «Олександрія» (з 1946 р.), де є ділянка з гранітними відслоненнями на схилі, що сходить до р. Рось; наразі там діє стаціонар Інституту гідробіології НАНУ.

Інші регіони, лівобережжя (з місцезнаходження)

Давні знахідки: **e1**) Полтава, окол., Яківчанська гора, нині селище «Яківці» в Київському р-ні Полтави (пн.-сх. окол. міста, описано як «Яковчинська гора, Полтавський повіт») [Sokolov et al. 1994]; **e2**) Полтавська обл., Кобеляцький р-н [Golov 1981], «корінний берег Ворскли» (уточн. за: [Golov 2010]), у 1975 р. випуск 95 ос., в наступні роки активне розмноження і розселення, у 1977 — 230 ос. [Golov 1981, 2010], проте надалі доля поселення не відслідкована; 1988 р. в області обліковано 340 ос. [Golov 2010], без деталей, надалі жодних повідомлень; **e3**) Луганська обл., Перевальський р-н, окол. с. Малоіванівка («Мала Іванівка»), 1978 р. вселено 200 ос., у 1986 р. тільки 5 жилих нір, надалі зникли [Sokolov et al. 1994].

Сучасні вказівки: **e2a**) є вказівки про недавню повторну спробу інтродукції в Кобеляках (лісгосп) у квітні 2021 р., про що були повідомлення в ЗМІ, проте результати її невідомі і найімовірніше відсутні (М. Клестов, особ. повід.; детальніше див. вище).

Обговорення

Про межі ареалу

Формально вид обмежений у своєму поширенні степовою зоною, але тільки в межах правобережжя та Криму [Pysareva 1960; Dulitsky 2001]. На цій підставі його було віднесено до степового фауністичного ядра (СФЯ) з очікуваним поширенням на материк на трьох межиріччях — Дунай–Дністер, Дністер–Буг, Буг–Дніпро [Zagorodniuk 1999], проте фактично вид існував лише між Дністром і Бугом та ізолювано у Криму.

Загалом ареал кроля європейського в Україні можна окреслити Причорномор'ям, проте, схоже, це жодним чином не пов'язано з природними зонами. Тому проводити північну межу ареалу (тим паче такої немає, по поширенню спорадичне) по межі лісостепу і степу, як це пропонують О. Гізенко та Л. Шевченко [1973] (див. рис. 3 у цій праці), недоречно. Фактично весь відомий ареал в межах України складений зі штучних та повністю ізолюваних фрагментів (рис. 5), між якими переселення здійснювалися не самими кролями, а людьми, які їх розселяли. Відповідно, поява нових точок на карті визначалася не можливостями тварин, а бажаннями людей. Звісно, природа корегувала ці потуги, і частина поселень кроля за межами зон толерантності зникала, проте антропогенний чинник тут все рівно основний.

По-друге, місцезнаходження для формування нових колоній обиралися (людьми) не так за їхньою типовістю для степової зони, як за наявністю певних ландшафтних структур (горби, схили, кам'янисті розсипи, виробки ракушняка), що мають важливі для кролів умови — як захисні, так і кормові, як гідрологічні, так і мікрокліматичні. Тому загальні контури зони «поширення» кроля є специфічними і не пояснюються природною зональністю. З іншого боку, певні ареалогічні аналоги все ж є, хоча вони дуже не численні. До певної міри подібний ареал має в межах України ящірка кримська (*Podarcis tauricus*), проте загалом ареал кроля не схожий на ареали інших видів. Сучасний скорочений його варіант (Причорномор'я) подібний до ареалу сліпака понтичного, *Nannospalax leucodon* [Zagorodniuk et al. 2017].

Ще одна особливість — «тяжіння» поселень до водойм. Причиною цього є те, що в таких місцезнаходженнях більш різномірний рельєф, є схилі ділянки, відсутня активна господарська діяльність людей та інше, що напевно сприяє цьому виду гліресів.

Про біотопи

Попри «степовий» ареал, цей вид не є суто степняком. Відмічена О. Браунером [Brauner 1923], М. Писаревою [Pysareva 1960] і автором (ця праця) приуроченість виду до різноманітних розріджених деревостанів — лісових масивів, садків, парків, приалізничних смуг — є примітною особливістю дикого кроля. Саме мережею таких біотопів цей вид розселився доволі широко на початку ХХ ст. На час огляду О. Браунера [Brauner 1923], тобто за 25 років після інтродукції, ареал кроля розширився від околиць Одеси до всього межиріччя від Дністра до Бугу, тобто на фронті шириною близько 300 км. Значною мірою цьому сприяли як природні стрічкові біотопи (високі береги лиманів та яружна система), так і ланцюги пагоценозів

(приміські дачні селища) та придорожні біотопи (уздовж залізниць). Останні відомі місцезнаходження також обмежені закритими біотопами на західних берегах Хаджибея та Тилігулу: переважно це галявини в розріджених прилиманних лісових масивах (див. рис. 5).

Докладний опис поселення у Веревчиній балці (окол. Херсона) наведено у 1980 рр., коли був розквіт місцевої популяції кролів [Vaschenok & Shuliatiev 1990]: «Кролі заселяють тут нижню частину балки на відрізок 5–7 км, смугою, що не перевищує в ширину 150 м. ... На схилах балки здавна ведуть розробку ракушняка... Покинуті кам'яниці утворюють розгалужену систему підземних ходів і маленьких печер з проваленими склепіннями, які звірки використовують як сховища. Рослинність представлена рудеральним різнотрав'ям, обрідним чагарником та окремими деревами шовковиці, а по дну балки, де протікає пересихаюча влітку річка, — заростями очерету» (с. 148). В районі Талігулу місця міцних колоній кроля характеризуються сухим лесово-піщаним ґрунтом з вапняковими відслоненнями, під чагарниками; нерідко з посадками сосни (І. Наконечний, особ. повід.).

Більш посушливими є місцезнаходження виду в Криму — від тальвегів з обрідними чагарниками на Тарханкуті до лісових галявин та узлісь Мар'ївського лісництва на Керченському півострові (докладніше кримські місцезнаходження описано вище, в тексті та кадастрі).

У більшості випадків поселення кроля були «стрічкового типу» — уздовж певного так само стрічкового біотопу. Як правило, це були схили річкових долин або лиманів (рис. 9). Саме такі поселення сформувалися по берегах Хаджибея, Куяльника і Тилігулу на Одещині, Серету на Тернопіллі, Веревчиної на Херсонщині, Біюк-Карасу в Криму. Подібні за структурою поселення були на схилах Дніпра в окол. Новоолександрівки та в тальвегах на Тарханкуті. Річкові схили забезпечують низку особливих потреб, подібних до потреб інших видів з подібними вимогами (зокрема й ховрахів): збереження цілинності, помірне пасовищне навантаження, наявність (або легкість формування) порожнин у якості сховищ, гарний дренаж, наявність обрідної чагарниково-деревної рослинності і густого травостою тощо.

Важливо зазначити, що такий тип біотопів є найменш привабливим для господарювання і тому довго зберігає свої природні властивості, що приваблює і хижих, які активно полюють на кролів. У автора в остеологічній колекції є серія черепів кроля, зібраних в норах сов на берегах Куяльницького лиману близько 2005 р. (матеріали від М. Синиці).



Рис. 9. Вид на верхів'я Куяльницького лиману з його правого берега, порізаного балками зі степовою рослинністю на горбах і чагарниками в пониженнях та виходами черепашника. У цьому місці до 1990-х років існувала стабільна колонія дикого кроля. Фото під час екскурсії на 24-й Теріологічній школі (2017), автор — М. Сон. Праворуч — послід біля нір кроля на схилах Тилігульського лиману, 14.03.2020, фото Н. Брусенцової.

Fig. 9. A view of the upper part of Kuialnyk Estuary from its right bank, which is cut by gullies, with steppe vegetation on the hills and shrubs in the depressions and shell rock outcrops. A stable wild rabbit colony had existed here until the 1990s. The photo was taken during a field lesson at the 24th Theriological School by M. Son. Right, droppings near rabbit burrows on the slopes of Tylihul Estuary, 14 March 2020, photo by N. Brusentsova.

Про обвал чисельності у 1980–1990-х роках

На початку XX ст., у період після первинного спалаху чисельності, властивого багатьом інтродуцентам, чисельність кроля стабілізувалася на рівні бл. 10 тис. особин. Так, на 1925 р. в Україні мав місце ріст популяції кроля і тоді було заготовлено 5 тис. шкірок (Кузнецов, 1929); вже на початку 1930-х рр. популяцію кроля в Україні оцінювали у 10 тис. особин (Гептнер, 1933). Для періоду між 1933 та 1970 рр. дані про чисельність виду в Україні не відомі (відсутні у доступних джерелах, зокрема Колосов та Лавров (1968) не подають даних щодо чисельності виду. Вже 1971 р. обліковано 8 тис. особин (Гизенко, Шевченко, 1973). Чисельність виду у 1970–1980-х рр. лише у Веревиному поселенні (Херсон) оцінювалася у 6,5 тис. особин, у Оленівському (Тарханкут) — у 1000 особин (див. вище). Це означає, що на той період (1980 р.) можна було говорити про 15–20 тис. особин у всій Україні.

Обвал почався на початку 1980-х: у Веревиному балці у 1981 р. пройшла епідемія міксоматозу, і чисельність кролів різко впала, а на весну 1987 р. їх там залишилося лише 250 особин [Vaschenok & Shuliatiev 1990]. У 1990-х роках ситуація не покращилася (рис. 10): за державною статистичною звітністю «2тп-мисливство» для останніх 20 років мова йде лише про 100–300 особин на всю Україну. Тобто, падіння чисельності склало ~100 крат. Аналогічні дані наведено для Криму [Volokh 2012; див. вище]: у 1975–1979 рр. чисельність кролів в Криму сягала 20–25 тис. ос., проте вже 1993 р. — лише 400 ос., а з 2000 — нуль.

Існує думка, що причина згасання популяцій кроля була саме популяційною і не пов'язана з хворобами [Lobkov 2007]. Так, згасання популяції під Одесою, за даними В. Лобкова (loc. cit.), тривало протягом всієї II частини XX ст., і набуло значних темпів у 1970-х роках, коли кролі зникли навіть у місцях, що не є мисливськими угіддями (парки, приморські схили)²². За тими ж даними, епізоотія міксоматозу поширилася тут пізніше від цього згасання, на початку 1980-х рр. (що збігається і з нашими оцінками). За даними І. Наконечного (особ. повід.), міксоматоз кролів на півдні України з'явився близько 1982–1983 рр.

Проте, пояснювати одночасне зникнення ізольованих поселень популяційними циклами занадто сміливо, і важко уявити такі популяційні цикли, які б вели до вимирань. Тим паче, що обвал чисельності проходив на фоні занепаду сільського господарства і глобального потепління, тобто позитивних для кроля процесів. З іншого боку, зоонози як популяційні системи також мають свою цикліку (напр. в умовах Криму — 7–8-річні цикли туляремії [Evstafiev & Tovpinets 2003], що могло накладатися на популяційні цикли кроля.

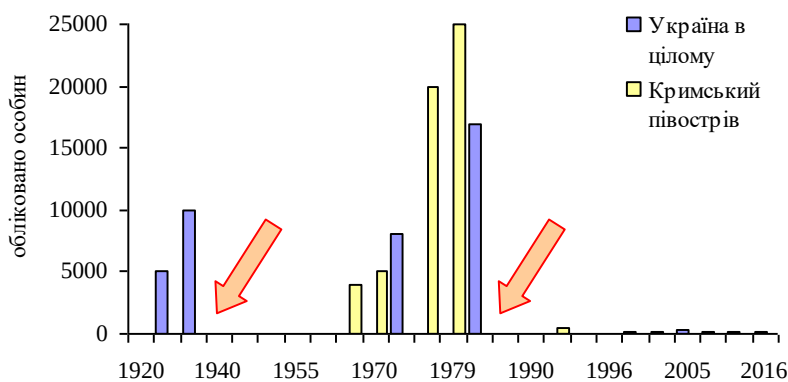


Рис. 10. Динаміки чисельності кроля в Україні за сумою всіх доступних даних.

Стрілки позначають два періоди обвалу чисельності (до 1940 і до 1990 р.). Дані щодо чисельності до 1990 р. — з літератури, після 1990 р. — зі державних статистичних зведень «2тп-мисливство».

Fig. 10. Rabbit population dynamics in Ukraine based on the sum of all available data. Arrows indicate two periods of population decline (before 1940 and before 1990). The data on the number of rabbits before 1990 is taken from the literature, while the data for the period after 1990 is taken from the '2tp-hunting' statistical reports.

²² Понад те, полювання на кроля до 1968 р. забороняли. Попри це, у коментарі до цитованої праці В. Лобкова наші колеги, що працювали в ті роки у тих самих місцях, зазначають: «Що ж стосується добування, то вони [кролі] — дуже вже зручний і доступний об'єкт для "тихого" полювання, як нам це доводилося спостерігати на схилі східної експозиції Хаджибейського лиману у 1979 р.» (І. Поліщук, особ. повід.).

Причини згасання популяцій

Три ключові складові базової формули популяційної динаміки²³ — народжуваність, імміграція та еміграція — мали бути відносно сталими, проте смертність могла змінитися кардинально. І напевно це і вплинуло найбільшою мірою на популяції дикого кроля. Факторами високої смертності могли стати і надмірний промисел, і ріст чисельності хижих, і поширення зоонозів, які є критично небезпечними для колоніальних звірів. Особливістю стало одночасне зникнення кролів як у заповідниках, так і в мисливських угіддях.

Епізоотія як фактор. Зоонози, судячи з літератури, стали ключовим фактором зникнення більшості поселень кроля дикого на Одещині та в Криму. Однією з ключових причин вимирання кролів у Європі стало введення їм нового штаму вірусу міксоми (штам Санареллі, 1952 р., Франція) для пригнічення кролів і зменшення збитків від них, після чого почалося поширення цього вірусу, який переносять блохи й комарі, на схід [Pontabla & Lucas 1976; Volokh 2012]. За роз'ясненням кримських епізоотологів, «Захворювання ніхто не ідентифікував. Тому не відомо, чи був міксоматоз чи, можливо, це була туляремія, за якою степові та приморські регіони України завжди були і є ензоотичними...» (І. Євстаф'єв, особ. повід.). Та й епізоотії в Криму відомі давно: так, інтродукція 2575 особин кроля 1931 року в Бахчисарайському районі завершилася смертним зоонозом [Kolosov & Lavrov 1968]²⁴.

Вимирання колоній кролів від хвороб зазначають різні дослідники. Про обвал у 1980 р. на Тернопіллі (було до 5 тис. ос.) внаслідок якоїсь невідомої хвороби вказано вище у цій праці. У Веревчиній балці, де була одна з найбільших в Україні колоній (до 6 тис. ос.), у 1981 р. сталася епізоотія міксоматозу, і на 1987 р. їх залишилося лише 250 екз. [Vaschenok & Shuliatiev 1990]²⁵. На півночі Миколаївщини, у Вознесенському р-ні, де була колонія з 2 тис. ос., у 1982 р. також пройшла епізоотія, і там лишилося 70 ос. (3,5 %), причиною названо міксоматоз [Sokolov 1994]. Колонія під Євпаторією також загинула 1982 р., і причиною вказано міксоматоз [Sokolov et al. 1994]. Попри це, відомо, що на Керченському півострові циклічно стаються розлиті епізоотії туляремії, у т. ч. 1981–1982 рр. [Evstafiev & Tovpinets 2003]

Очевидно, що на поселення кроля могли впливати й інші зоонози, зокрема й туляремія та вірусна геморагія кролів. Проте у «діагнозах» (а точніше в публікаціях) майже виключно фігурує міксоматоз. Кролівники, описуючи історію поширення міксоматозу [Kolomytsev & Budrinskaya 2006], зазначають, що штучно створена у 1952 р. епізоотія міксоматозу в популяції кролів у Франції вже у 1954 р. поширилася по всій Європі серед домашніх кролів, у 1955 р. досягла Німеччини, Чехословаччини, Австрії, Польщі. Надалі зооноз затух, проте за 13 років пішов новий спалах — у 1973–1974 рр. його відзначили в Югославії, у 1974 та 1977 рр. — у Франції, а з 1989 р. — у СРСР. Ці дати є трохи запізнілими порівняно з випадками, відміченими вище для України (початок 1980-х). Можливо, інфекцію «пропустили» кролівники, проте її не «пропустили» дикі кролі, поширення яких в Україні пов'язано з приморськими регіонами (отже й припортовими містами — Одесою, Миколаєвом, Херсоном).

Іншим нищівним зоонозом міг стати ВГХК (вірус геморагічної хвороби кролів). Вперше цю хворобу зареєстровано в Китаї у 1984 р., 1986 р. її відмічено в Краснодарському краї, а з 1987 р. — у 5 областях України (Сумська, Харківська, Київська, Запорозька, Одеська), в Білорусі, Молдові, Латвії тощо, дійшла хвороба й до Італії; галузь кролівництва повсюдно зазнала великих збитків [Shevchenko et al. 2011, 2014]. Окрім того, подібна до ВГХК епізоотія, відома як «синдром коричневої печінки зайців» [ibid.], призвела до масової загибелі зайців у Швеції у 1983–1984 рр. і, ймовірно, також у 1980 р., а слідом поширилася по всій Центральній Європі, вкл. Німеччину й Угорщину (матеріали з форуму кролівників України²⁶).

²³ Поточна чисельність (N_t) = N_0 + народжуваність – смертність + імміграція – еміграція.

²⁴ Як відмічено вище, збудника не було вказано, проте ясно, що це не могли бути міксоматоз або геморагія, проте напевно могла бути туляремія, характерна багатьох районів півдня України (це припущення підтримують колеги з СЕС: І. Євстаф'єв, В. Кириченко, особ. повід.).

²⁵ Джерело інформації про міксоматоз авторами огляду не вказане.

²⁶ Форум кролівників України. Вірусна геморагічна хвороба кролів (<http://krol.org.ua/forum/7-347-1>).

Гіпотеза перепромислу. Добре відомо (і неодноразово повідомлено місцевими при зборі матеріалів для цього дослідження), що кролі були харчовим ресурсом для місцевих жителів. Тому не можна виключати, що на зоонози могли «списувати» певну частку популяції кролів, яку промишляли користувачі угідь²⁷. У зв'язку з цим: є певний збіг повного обвалу чисельності дикого кроля з економічною кризою у другій половині 1980-х років в Україні. Ця динаміка є аналогічною до динаміки чисельності кроля в Україні (рис. 10).

На підтвердження цієї думки процитуємо А. Волоха [Volokh 2012], згідно з яким «Попри високу смертність цих тварин від природних чинників, на Кримському півострові вони були, насамперед, знищені браконьєрами та мисливцями.» (с. 248). Цей дослідник зазначає, що популяція у Веревичиній балці під Херсоном зазнала занепаду внаслідок вилучення значної кількості звірів для переселень та суттєвої трансформації місцезнаходження, а найбільша в Криму євпаторійська колонія, з якої протягом 6 років було вилучено понад 6,5 тис. кролів, врешті занепадала [Archipchuk & Gruzdev 1986; Volokh 2014]. Попри це, І. Євстаф'єв (особ. повід.) щодо наведеної цитати про Крим зазначає: «це точно не актуально для Мар'ївського лісництва [тобто для Керченського півострова], оскільки популяція кролів там усі роки жила на околицях будинків лісників, які, як зацікавлені люди, ніколи не допускали браконьєрства та вилучення кролів у великих кількостях...». Тому, на думку цього колеги, «Найімовірнішою загибеллю цієї популяції кролів є епізоотія туляремії з таких причин: по-перше, це відоме активне вогнище туляремії; по-друге, кролі є одними з найчутливіших до цієї інфекції тварин, які гинуть майже на 100% при зараженні» (І. Євстаф'єв (особ. повід.).

Кліматична гіпотеза. Всі дослідники відмічають, що значна кількість інтродукцій були невдалим через непродуманий добір регіонів та місць інтродукції [Kolosov & Lavrov 1968; Gizenko & Shevchenko 1973; Volokh 2014]. Значною мірою це визначається як цілорічною активністю кролів, яка вкрай непростя в зимовий час, особливо в час випадіння снігу. Про кліматичний фактор як основну причину загибелі тарханкутської популяції в Криму внаслідок великого снігу навесні на початку 1980-х років повідомляє Л. Шевченко (особ. повід., див. вище). Ту саму причину зникнення поселень на Луганщині називає А. Волох [Volokh 2014 (з посиланням на особ. повід. Н. Наумова)]: сувора зима 1978/79 років різко скоротила поголів'я (що зросло з 200 вселених у 1976 р. до 600 наявних) у п'яти відомих там колоніях.

Попри загальний ріст температур і пом'якшення зим упродовж всього ХХ ст., що напевно мало сприяти розвитку популяції кроля, кліматологами відмічено один виразний колапс: у 1976–1980 рр. по всій Україні, зокрема й у південних регіонах, спостерігалось помітне зниження суми активної температури, з типових 3200–3400 град. до 2900–3000 [Barabash et al. 2007]. Окремі фрагменти цих графіків, що стосуються лівобережного (Асканія-Нова) і правобережного (Одеса) степів, представлено на рис. 11.

Очевидно, що упродовж п'ятиріччя «1976–80» мало місце суттєво падіння суми активних температур з одночасним зростанням кількості опадів. Це могло позначитися на життєздатності популяції кроля, зокрема на зменшенні кількості доступного корму та зростанні тривалості снігового періоду. Старші дослідники добре пам'ятають великі сніги на межі 1970/1980 рр., а Л. Шевченко розповідала (особ. повід.), що великі снігопади стали однією з причин знищення низки локальних популяцій, які вона досліджувала, зокрема в Криму (див. вище запис «с1а» в розділі «Тарханкутська група поселень»). Сучасні кліматичні зміни є сприятливими для кроля, проте на сьогодні їхні колонії в абсолютній більшості місць зникли.

Комбінація факторів. Очевидно, що вплив мали всі групи факторів — і зоонози, і перепромисел, і клімат. При житті поза межами природного ареалу такий набір факторів формує великі ризики обвалу чисельності і подальшого згасання популяцій, тим паче виду, не пристосованого для тривалих снігових зимових умов та існування в системі повністю ізольованих поселень, які жорстко обмежені непридатними для існування угіддями.

²⁷ У ті роки активно продавали в сільських і районних магазинах навіть бабаків, чому автор неодноразово був свідком, коли бував в експедиціях на Луганщині. Проте про продаж тушок кролів ніколи не чув.

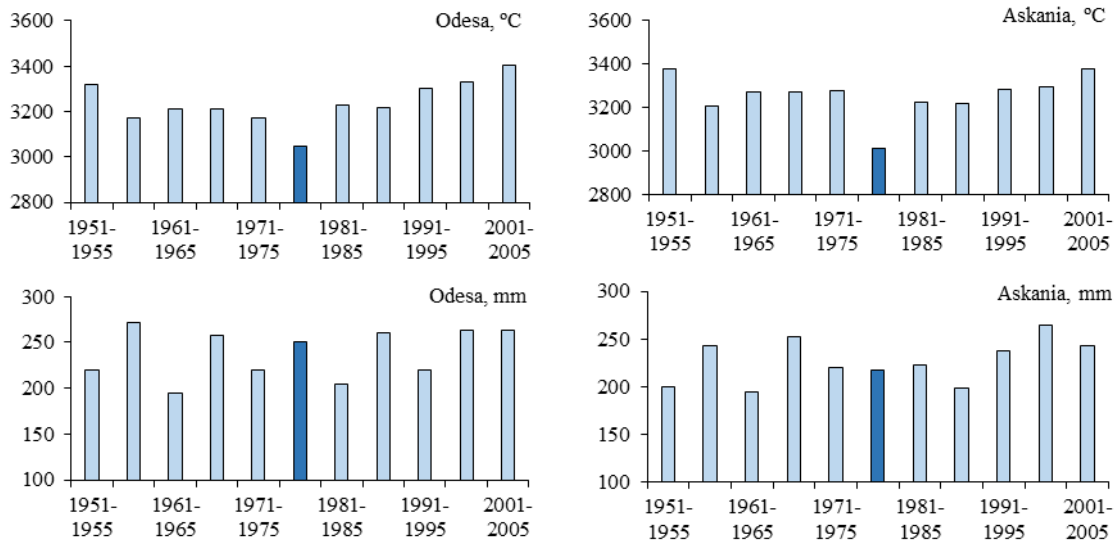


Рис. 11. Зміни кількості опадів за період активної вегетації та суми активних температур у двох ключових приморських степових регіонах — на Одещині та в Асканії-Новій (за даними з: [Barabash et al. 2007]).

Fig. 11. Changes in the amount of precipitation during the period of active vegetation and the sum of active temperatures in two key coastal steppe regions, Odesa and Askania-Nova (according to data from: [Barabash et al. 2007]).

Важливо також зауважити, що у різних географічних популяціях (регіонах) могли бути різні співвідношення цих трьох факторів, і всі такі популяції існували і вимирали як ізольовані поселення. Тому фактори мали бути системними, загальними, а не локальними, які визначала випадкова смертність через малі розміри абоощо. І одним з ключових факторів, окрім міксоматозу, є зоонози, знатні «викошувати» 90–95 % популяції, насамперед, як відмічено вище, туляремія з вогнищами степового типу [Evstafiev & Tovpinets 2003].

Сучасні рештки колишніх поселень

Графік динаміки популяцій дикого кроля в Україні (див. рис. 9), добре демонструє дві депресії (показані стрілками): 1) у період Голодомору та Другої світової війни (1930–1940-ві роки), 2) у період великої економічної кризи в Україні (початок 1990-х років). Якщо з першої фази вид вийшов завдяки жорсткій системі централізованого державного управління ресурсами мисливських тварин, то з другої фази він вже не має шансів вийти.

Хоча кроля згадують щороку у державній мисливській статистиці, у т. ч. й у таблицях за 2010–2016 рр., у кількостях 200–300 особин, реально таких тварин не згадують ні в текстах звітів циклу «Регіональна доповідь про стан навколишнього природного середовища у [відповідній] області за 2015 р.», викладених на веб-сайті Мінприроди України. Винятком є лише звіт із Запорізької обл., для якої вказано 0 особин за 2013 р., 104 за 2014 р. та «дані відсутні» за 2015 р. [Regional... 2016]. За уточненими даними (Н. Лебедева, особ. повід.), колонія кролів збереглася на угіддях Михайлівської районної організації УТМР²⁸, позаяк всі інші поселення цього виду існували лише у 1960–1970-х рр.

Остання виявлена згадка про кролів у документах — повідомлення про розселення у 2007 р. 41 особини в Одеській обл. [Report... 2008: 69]. Після цього згадок про дикого кроля на Одещині знайти не вдалося. На ті ж роки припадає і згасання херсонської популяції, що жила у Веревчиній балці: якщо на час створення тут пам'ятки природи, що мала назву «Колонія диких кроликів», в цій балці мешкало 5 тис. особин [Boyko & Chornyi 2001], то у 1999–2006 рр. залишилися 18–30 ос., а після 2006 р. — жодної. Тому ця пам'ятка природи була скасована Рішенням облради 6.01.2005, що сталося на фазі згасання цієї колонії.

²⁸ При тому ця цифра (104) на диво ідентична до наступного в таблиці числа особин вивірки.

Опитування мисливців з Одещини дозволило описати три колонії дикого кроля сумарною чисельністю 120–150 особин: в Іванівському (біля с. Знам'янка), Роздільнянському (с. Петро-Євдокіївка) та Біляївському районах. Це останні три поселення, що збереглися від часів існування колись потужних колоній, що нараховували тисячі особин.

Підсумки і перспективи

Приймаючи дату появи перших кролів як 1882 р., можна говорити, що вид проіснував в Україні лише 140 років. І в останнє відмічений там само, де і був інтродукований вперше — під Одесою. Поточна фаза глобального потепління, аналогічна першій фазі інтродукції виду в Україні могла би сприяти новому розквіту виду. Проте значний рівень трансформації та забруднення середовища, надмірна чисельність лисиць і безпритульних псів, надвисокі можливості для браконьєрства, швидкий розголос інформації про наявність таких «ресурсів» та значне поширення зоонозів роблять такі припущення надто гіпотетичними.

За сучасних умов розводити і експлуатувати популяції дикого кроля в Україні можна хіба що у приватних господарствах, проте це означає повну втрату виду у природних умовах. Власне, це закономірний фінал і позитив для історії чужорідного виду, про який хіба що мріють в Австралії або Середній Європі, де кір'я є шкодочинним видом.

Висновки

1) дикі форми кроля походять з різних материнських популяцій і, очевидно, привозилися до України незалежно 3–4 рази різними людьми, в кінці XIX ст. Окрім поширеної точки зору про те, що популяції диких кролів в Україні є результатом інтродукції, є свідчення про походження частини популяцій внаслідок здичавіння свійських форм, при тому, очевидно, незалежного у багатьох місцях, від Одещини та Асканії до Криму та Луганщини;

2) найбільш успішними локальними поселеннями виявилися ті, що сформувалися на півдні України, у Причорномор'ї, при тому не на степових ділянках, а в різноманітних переважно штучних деревостанах (лісництва, дачні садки, парки, призалізничні смуги);

3) вид має високі здібності до росту чисельності та подальшого саморозселення упродовж 2–3 десятиліть з місць його випуску у нові природні місцезнаходження на широкому просторі від Дністра до Бугу (300 км). У багатьох місцях свого існування кролі за 3–5 років наросували чисельність від кількох десятків особин до 1–3 тисяч та навіть більше;

4) обвал чисельності дикого кроля в Україні стався у першій половині 1980-х років, причиною чого найімовірніше стали дві привозні епізоотії — міксоматоз та геморагічна хвороба; додатковими, проте ключовими факторами згасання популяцій стали перепромисел та кліматичні аномалії (попри загально позитивні кліматичні зміни);

5) більшість описаних з території України «диких» (включаючи й здичавілих) популяцій кроля виявилися недовговічними і на сьогодні припинили своє існування; більшість з новостворених поселень існувала лише 3–5 років, а найдавніші та найбільш життєздатні з них проіснували до близько 2005–2010 рр., тобто близько 100 років. Наразі відомі лише малі колонії чисельністю до 100 особин, які існують фактично за підтримки і під наглядом людей.

Подяки

Важливі факти про знахідки тварин (або зникнення поселень) повідомили Д. Ахраменко (ПЧІ, Одеса), Н. Брусенцова (НПП Тузлівські Лимани), О. Вікирчак (НПП Дністровський каньйон), С. Григор'єв (зоопарк Межигір'я), І. Євстаф'єв (Кримська СЕС), Л. Назаренко (ОНУ, Одеса), В. Кириченко (Миколаївська обл. СЕС), М. Клецов (Нижньосульський НПП), М. Коробченко (ННПМ, Київ), Н. Лебедева (ЗПУ, Запоріжжя), В. Лобков (Одеський НУ), І. Наконечний (Миколаїв), І. Поліщук (БЗ Асканія-Нова), О. Савицький (Нижньосульський НПП), З. Селюніна (Чорноморський БЗ), М. Синиця (ННПМ), Р. Тимофєєв (УТМР, Одеса), В. Тищенко (НУБіП), Л. Шевченко (ННПМ), яким автор висловлює щирі подяки. Дякую Н. Брусенцовій, С. Григор'єву, О. Дятловій, Ю. Олійнику та М. Сону за надані у користування фотографії, а також Д. Якушенку та Г. Панахид за допомогу в аналізі першоджерел польською мовою.

Це дослідження не отримало спеціального фінансування від жодної організації; частково (стосовно колекційних зразків) його підтримано науковою темою ННПМ НАН України «Фундаментальні і прикладні аспекти вивчення біотичного різноманіття та представлення наукових досягнень в експозиції і просвітницькій діяльності музеїв» (2021–2022, Державний реєстраційний номер теми 0122U000701).

References

- Averin, V. G. 1923. Report on the I All-Ukrainian exhibition of hunting and fishing on July 22–29, 1923 in Kharkiv. *Hunting and Fishing*, No. 5–6: 9–24.
- Argatyuk, S. S. 2017. Landowners de Volans, Altests, Marchot-sky, Malachovsky. In: *Kraeved [Local Historian] (website)*. Odessa. <http://kraeved.od.ua/history/vgdazeml.php> [In Russian]
- Arkhipchuk, V., V. Gruzdev. 1986. Wild rabbits in Ukraine. *Hunting and Game Management*, No. 12: 8–10.
- Barabash, M. B., N. P. Grebeniuk, O. G. Tatarchuk. 2007. Features of changes in heat and moisture resources in Ukraine with modern climate warming. *Scientific works of the Ukrainian Research Hydrometeorological Institute*, **256**: 174–186. <https://goo.gl/FU7gv6> [In Ukrainian]
- Belik, V. P., J. E. Shergalin, Y. J. Franquien. 2013. M. M. Alferaki — The birds of the Lower Don river area: Passeriformes. *Streptet*, **11** (2): 5–22. [In Russian]
- Bobrov, V. V., A. A. Varshavsky, L. A. Khlyap. 2008. *Alien Species of Mammals in the Ecosystems of Russia*. KMK, Moscow, 1–232. (Series: Alien species of Russia). [In Russian]
- Boyko, M. F. S. G. Chorni. 2001. *Ecology of the Kherson region*. Terra, Kherson, 1–186. ISBN 966-7976-10-6. [In Ukrainian]
- Brauner, A. A. 1923. Suborder Duplicitentata. In: Brauner, A. A. *Agricultural Zoology*. Gosizdat Ukrainy, Kyiv, 75–80. [In Ukrainian]
- Bulakhov, V. L., O. Y. Pakhomov. 2011. *Biological Diversity of Ukraine. Dnipropetrovsk Region. Mammals (Mammalia)*. Dnipropetrovsk Univ. Press, Dnipropetrovsk, 1–356. ISBN 978-966-03-6619-0. [In Ukrainian]
- Bushakov, V. A., N. E. Drohobych. 1998. Toponymy of the Biosphere Reserve "Askania-nova". *News of the Askania-Nova Biosphere Reserve*, **[1]**: 12–19. <https://goo.gl/GRDkZF> [In Russian]
- Dulitsky, A. I. 2001. *Biodiversity of Crimea. Mammals: History, State, Protection, and Prospects*. SONAT, Simferopol, 1–208. ISBN 966-7347-52-4. [In Russian]
- Gizenko, A. I., L. S. Shevchenko. 1973. Prospects of breeding wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus* L., 1758) in Ukraine. *Vestnik zoologii*, No. 4: 10–15. [In Ukrainian]
- Golov, B. 2010. *Changes in Landscapes and Fauna of Poltava Region (electronic edition)*. Boris Golov (web-site), Poltava, 1–170. <https://bit.ly/2pFONYN>
- Golov, B. A. 1981. *Economic Modification of the Territory and Changes in the Landscape and Fauna of Terrestrial Vertebrates in the Forest-Steppe of Left-Bank Ukraine*. Poltava Museum of Local Lore, Poltava, 1–18. [In Russian]
- Golov, B. 2010. *Changes in Landscapes and Fauna of Poltava Region (electronic edition)*. Poltava, Boris Golov (web-site), 1–170. <https://bit.ly/2pFONYN> [In Russian]
- Heptner, V. G. 1933. *Hares*. Vneshtorgizdat, Moscow, Leningrad, 1–51. [In Russian]
- Kolomytsev, A. A. O. N. Budrinskaya. 2006. Rabbit myxomatosis. *Rabbit and Fur Farming*, No. 1. (online). <https://goo.gl/ZH35xP> [In Russian]
- Kolosov, A. M., N. P. Lavrov. 1968. Wild rabbit *Oryctolagus cuniculus* L. and domestic rabbit. In: Kolosov, A. M., N. P. Lavrov. *Enrichment of Commercial Fauna of the USSR*. Lesnaia Promyshlennost, Moscow, 171–174. [In Russian]
- Kolosov, A. M. 1975. *Protection and Enrichment of the Fauna of the USSR*. Lesnaya Promyshlennost, Moscow, 1–279. [In Russian]
- Kuzmovich, L. G., B. R. Pylyavskiy. 1980. The formation of parasitocenosis in a wild rabbit during acclimatization in the conditions of Ternopil Transnistria. *9th Conference of the Ukrainian Parasitological Society. Part 2*. Kyiv, 191–192. [In Russian]
- Kuznetsov, B. A. 1929. Wild rabbit in Ukraine. *Pushnoie Delo [Furry Business]*, No. 6: 61–67. [In Russian]
- Lytus, I. E. 1986. *Acclimatization of Wild Animals*. Urozhay Publ. House, Kyiv, 1–192. [In Russian]
- Lobkov, V. A. 2007. To the problem of preserving biological diversity in protected territories. *News of the Askania-Nova Biosphere Reserve*, **9**: 94–103. [In Russian]
- Lobkov, V. A. 2016. *Intra-Population Regulation of the Number of Mammals: Monograph*. Odessa National University named after I. I. Mechnikov, Odessa, 1–237. ISBN 978-617-689-144-4. <https://goo.gl/Qi9HgK> [In Russian]
- Małachowski, B. H. 1928. *Kronika rodu Jaxów Na Kozłowie Małachowie Małachowskich herbu Gryf*. Kraków 1–236. <http://www.genesis.jaxasoft.se>
- Matviychuk, O. A., A. B. Pirkhal, V. Yu. Reminnyi. 2015. *Cadastre of Terrestrial Tetrapods of the Vinnytsia Region*. Ed. V. G. Kuryata. Nilan-LTD, Vinnytsia, 1–436. [In Ukrainian]
- Myhulin, O. O. 1938. *Mammals of the Ukrainian RSR (Materials to Fauna)*. Acad. Sci. of Ukrainian SSR, Kyiv, 1–426. [In Ukrainian]
- Ognev, S. I. 1940. *Rodents*. USSR Academy of Sciences, Moscow, Leningrad, 1–615. (Series: Mammals of Eastern Europe and Northern Asia; Vol. 4). [In Russian]
- Oleinik, Yu., Yu. Suvorov. 2022. Volodymyr Oleksiyovych Lobkov: a life given to Nature. *Novitates Theriologicae*, **15**: 101–104. [In Ukrainian]
- Paczoski, I. K. 1904. *Essay on the Vegetation of the Dnipro District of the Taurida Province*. Odessa, 1–152. (Series: Notes of the Novorossiysk Society of Naturalists; Vol. 26). [In Russian]
- Paczoski, I. K. 1906. *Explanatory Catalog of the Natural History Museum of the Kherson Provincial Zemstvo*. Printing house O. D. Khodushina, Kherson, 1–204. [In Russian]
- Pivovar, A. V., O. I. Peshiy, K. V. Shlyakhovy (compilers). 2010. *Land Banks of the Novorossiysk Kray*. Akadempriodika, Kyiv, 1–619. <https://goo.gl/ZzhyLy> [In Ukrainian]
- Pontabla, H., A. de Lucas. 1976. Dialogue sur la myxomatose. *Saint-Hubert*, **75** (1): 7–9.
- Pysareva, M. E. 1960. Mammals of artificial forests in the steppe zone of the Ukrainian SSR. In: *Artificial Forests of the Steppe Zone of Ukraine*. Publishing house of Kharkiv State University, Kharkiv, 383–400. [In Russian]
- Regional... 2016. Regional report on the state of the natural environment in the Kherson region in 2015. *Ministry of Natural Resources of Ukraine (website)*. <https://goo.gl/4eK7uV>
- Report... 2008. Report on the state of the natural environment in Odessa region in 2007. *Black Sea Ecological Bulletin (Odessa)*, No. 3 (29): 5–167. <https://goo.gl/dD2QYz> [In Ukrainian]
- Schillinger, F. F. 1929. *Brown Hares, Hare and Wild Rabbit*. Kharkiv, 1–64. [In Russian]
- Selyunina, Z. 2014. Changes in the composition of mammal fauna in the Black Sea Reserve region because of invasion of species (History of studying of mammals and economic development of the region). *Proceedings of the Theriological*

- School, 12: 69–80. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Shatalova, S. P. 1972. Wild rabbit and features of its reproduction in the south of Ukraine. In: Naumov, S. P. (ed.). *Animal Fauna and Ecology*. Collection of scientific articles. MGPI, Moscow, 93–101. [In Russian]
- Shevchenko, L. S. 1986. Morphological characteristics of the wild rabbit in Ukraine. *Vestnik zoologii*, No. 5: 65–71. [In Russian]
- Shevchenko, L. S., S. I. Zolotukhina. 2005. *Catalogue of the collections of the Zoological Museum. Mammals. Issue 2: Insectivorous, bats, lagomorphs, rodents*. NMNH NAS of Ukraine. Kyiv, 1–238. [In Russian]
- Shevchenko, L. S. 2007. *Mammals. Issue 3. Carnivores. Lagomorphs (additions)*. Zoological Museum, NAS of Ukraine. Kyiv, 1–80. [In Russian]
- Shevchenko, A. A., L. V. Shevchenko, D. Yu. Zerkalev, [et al.]. 2011. Viral haemorrhagic disease of rabbits. *Veterinary in Kuban*, No. 2. online: <https://goo.gl/ymyBA7> [In Russian]
- Shevchenko, A. A., L. V. Shevchenko, D. Y. Zerkalev. [et al.]. 2014. Viral haemorrhagic disease of rabbits: prevention and treatment. *Veterinary in Kuban*, No. 5. Online: <https://goo.gl/usw39i> [In Russian]
- Shuliatiev, A. A. 1987. Breeding of wild rabbits in the anthropogenic landscape of the Crimea. *Influence of Anthropogenic Transformation of the Landscape on the Population of Terrestrial Vertebrates*: Abstracts of the All-Union Conference. Part 1. Moscow, 282–283. [In Russian]
- Smith, A. T., A. F. Boyer. 2008. *Oryctolagus cuniculus*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2008*: e.T41291A10415170. 2008. [CrossRef](#)
- Sokolov, V. E., E. Yu. Ivanitskaya, V. V. Gruzdev, V. G. Heptner. 1994. *Mammals of Russia and Adjacent Regions. Lagomorphs*. Nauka, Moscow, 1–272. [In Russian]
- Sokur, I. T. 1961. *Historical Changes and Use of the Mammalian Fauna of Ukraine*. Academy of Sciences of the Ukrainian SSR, Kyiv, 1–84. [In Ukrainian]
- Statistical... 2017. Statistical bulletin "Management of the hunting economy". *State Statistics Service of Ukraine* 2017. <https://goo.gl/dtzU3B> [In Ukrainian]
- Talposh, V. S., B. R. Pyliavsky. 1998. *Fauna of Vertebrates of Ternopil Region (Reference Book)*. Navchalna Knuha Bohdan, Ternopil, 1–80. [In Ukrainian]
- Tovpinets, N. N., I. L. Efstafiev. 2003. Natural foci of zoonosis infections in Crimea: epizootic and epidemiological aspects. *Voprosy Razvitiya Kryma; Volume 15*. Tavria-Plus Press, Simferopol, 94–104. [In Russian]
- Turianyn, I. I. 1975. *Fur-Industrial Beasts and Game Birds of the Carpathians*. Karpaty, Uzhhorod, 1–175. [In Ukrainian]
- Vaschenok, V. S., A. A. Shuliatiev. 1990. Fleas *Spilopsyllus cuniculi* as parasites of a wild rabbit in the territory of the USSR. *Parasitology*, 24 (2): 148–151. [In Russian]
- Vikyrchak, A., A. Bachynsky. 2019. Experience and results of acclimatization of the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in Ternopil region in 1976–1980. *Theriologia Ukrainica*, 17: 88–91. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Voliansky, B. 1924. Notes on the mammalian fauna of Odesa (mainly the outskirts of Odesa). *Yuzhnaia Okhota* [Southern Hunting], No. 2: 14–16. [In Ukrainian]
- Volokh, A. M. 2012. Introduction of hunting mammals in the Crimea and its results. *Bulletin of Hunting Science*, 9 (2): 237–252. [In Russian]
- Volokh, A. M. 2014. *Mammals Hunted in Steppe Ukraine: Monograph. Pt. 1*. Grinn D. S., Kherson, 1–412. [In Russian]
- Zagorodniuk, I. V. 1999. Steppe fauna core of Eastern Europe: its structure and prospects of protection. *Reports of the NAS of Ukraine*, No. 5: 203–210. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. 2006. Adventive mammal fauna of Ukraine and a significance of invasions in historical changes of fauna and communities. Zagorodniuk I. (ed.). *Fauna in Anthropogenic Environments*. Luhansk, 18–47. (Series: Proceedings of the Theriological School; Vol. 8). [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I., M. Korobchenko, V. Kirichenko. 2017. Mole-rats *Nannospalax leucodon* and *Spalax zemni* in Ukraine: identification criteria and border between their ranges. *Proceedings of the Theriological School*, 15: 97–104. [CrossRef](#)
- Zorya, O. 2005. Mammals of the Kharkiv region and their species richness. *Scientific Bulletin of Uzhhorod University. Series Biology*, 17: 155–164. [In Ukrainian]



THE EURASIAN OTTER (*LUTRA LUTRA*) IN THE NETWORK OF SMALL STEPPE RIVERS OF THE NORTHERN BLACK SEA REGION

Igor Nakonechny¹ , Yuliia Nakonechna²

Key words

Eurasian otter, *Lutra lutra*, population abundance, small rivers, Northern Black Sea region.

doi

<http://doi.org/10.53452/TU2512>

Article info

submitted 04.03.2023
revised 25.05.2023
accepted 30.06.2023

Language

Ukrainian, English summary

Affiliations

¹ Admiral Makarov National University of Shipbuilding (Mykolaiv, Ukraine); ² Odesa State Environmental University (Odesa, Ukraine)

Correspondence

Igor Nakonechny; Admiral Makarov National University of Shipbuilding; 9 Heroiv Stalins'koho Avenue, Mykolaiv, 54025 Ukraine; Email: nakonechniigor777@gmail.com
orcid: 0000-0002-3797-3725

Abstract

The Lower Bug region is the habitat of the Eurasian otter (*Lutra lutra*), which, relying on channel reservoirs as reserves, also exploits the seasonal and permanent resources of small steppe rivers. With the climate-driven decrease in surface runoff, small rivers have become subject to complete or partial drying up, making it difficult for semi-aquatic mammals to live. The survival of the otter in the Southern Steppe is ensured by its use of the static and foraging potential of channel reservoirs and ponds. The latter are the key sites that serve as permanent and off-season reserves for the species, ensuring the survival and sustainable existence of otters in the small river network. The habitat specificity of the otter's sustainable habitats covers areas with different spatial and landscape characteristics, and hydrological, and foraging features, which allows us to distinguish three ecologically and ethologically distinct forms of the species. The first is the primary riverine form, represented by animals inhabiting the Southern Bug, Syniukha, and Ingul rivers, the second is the lyman-estuarine form, and the third is the river-pond form associated with small rivers. The current number of otters in the Lower Pobuzhzhia is estimated at 86–108 individuals, which is 38.5% more than in 2000–2005 and 58.1% more than in 1992–1995. The average breeding density is 0.489 individuals/10 ha of water area (excluding the coastal and marine zone). In some habitats, the local density of otters ranges from 0.181 (Berezansky estuary) to 1.14 individuals/10 ha (lower reaches of the Syniukha River, Kovalivsky plains). At the same time, the main reserves of the species generally remain unchanged—the channel-floodplain habitats of the Southern Bug, Ingul, and Ingulets, from which the animals disperse to the tributaries of these rivers and adult males migrate through local watersheds. Some small otter habitats are associated with the peaks and banks of the Tiligul and Berezan estuaries. The least studied was and remains the Ingulets centre of existence of the species, which was significantly affected by the consequences of hostilities.

Cite as

Nakonechny, I., Yu. Nakonechna. 2023. The Eurasian otter (*Lutra lutra*) in the network of small steppe rivers of the Northern Black Sea region. *Theriologia Ukrainica*, 25: 150–163. [In Ukrainian, with English summary]

Видра річкова (*Lutra lutra*) в мережі (малих) степових річок Північного Причорномор'я

Ігор Наконечний, Юлія Наконечна

Резюме. Річкова мережа Північного Приазов'я в цілому, зокрема Нижнього Побужжя, є ареною існування видри річкової (*Lutra lutra*), яка опираючись на руслові водосховища в якості резерватів, освоєю також і сезонно-стаціональні ресурси малих степових річок. По мірі кліматично зумовленого зменшення поверхневого стоку малі річки стали піддаватись повному, або частковому пересиханню, ускладнюючи існування напівводних ссавців. Виживання видри в умовах Південного Степу забезпечено освоєнням нею стаціонально-кормового потенціалу руслових водосховищ і ставків. Останні є ключовими об'єктами, які слугуючи постійними, так і міжсезонними резерватами виду, забезпечують виживання і стале існування видри в гідромережі малих річок. Біотопна специфіка осередків сталого існування видри охоплює місцевості з різними просторово-ландшафтними, гідрологічними і стаціонально-кормовими характеристиками, що дозволяє виділити три екологічно та етологічні відмінні форми виду. Перша - первинно-річкова, представлена звірами, які є мешканцями Південного Бугу, Синюхи та Інгулу, друга — лимансько-естуарна і третя — річково-ставкова, пов'язана з малими річками. Сучасна чисельність видри в Нижньому Побужжі оцінена в 86–108 особин, що на 38,5 % більше рівня 2000–2005 рр. і на 58,1 % більше, ніж у 1992–1995 рр. Приведені показники свідчать про утримання тенденції до повільного зростання чисельності та розширення ареалу. Середня розрахункова щільність — 0,489 особин/10 га акваторії (без урахування прибережно-морської зони). По окремих ділянках існування показники локальної щільності видри коливаються від 0,181 (Березанський лиман) до 1,14 особин/10 га (понижся Синюхи, Ковалівські плавні). При цьому основні резервати виду загалом лишаються незмінними — це руслово-плавневі біотопи Південного Бугу, Інгулу та Інгульця, із яких і відбувається розселення звірів по притоках цих річок та міграція дорослих самців через місцеві водорозділи. Окремі невеликі осередки існування видри пов'язані з вершинами і берегами Тилігульського і Березанського лиманів. Найменш дослідженим був і лишається Інгулецький осередок існування виду, який зазнав значного впливу наслідків військового дій.

Ключові слова: видра річкова, *Lutra lutra*, сучасна чисельність, малі річки, Нижнє Побужжя.

Вступ

Видра річкова (*Lutra lutra* Linnaeus, 1758) є представником родини Mustelidae, різко відрізняючись в ньому вираженою екологічною та морфологічною адаптацією до водного середовища. Існування виду пов'язано з прісноводними і солонувато-водними водоймами — озерами, річками, їх дельтами та естуаріями. Це типовий транспалеаркт, аборигенний компонент української теріофауни, який здавна заселяє всі річкові басейни від Полісся до Чорноморського узбережжя [Korneev 1959]. Повсюди малочисельний звір, який по мірі водогосподарчої трансформації річок у другій половині XX ст. став рідкісним і в 1994 році набув «червонокнижного» статусу [Volokh & Rozhenko 2009]. Проте, досить неочікувано, впродовж останніх 30–40 років по всій Європі стали відмічати зростання чисельності видри та часткове відновлення її ареалу. Причинами цього явища стало майже повне припинення мисливського переслідування звірів та часткове відновлення природної саморегуляції річково-естуарних екосистем, що в поєднанні з високим рівнем екологічної пластичності виду забезпечило успішність розмноження видри [Hung & Law 2016].

Судячи з огляду літератури, поки що спеціальних узагальнень по даному виду для території Бузького Понижся не виконувалося, що й стало однією з причин підготовки даної статті. Окрім цього, в українській літературі практично відсутні дослідницькі матеріали щодо просторового розподілу та специфіки існування видри в малих річках степової зони, стан і структура біоценозів яких критично залежні від сезонних гідрорежимів. Таким чином, основний об'єкт уваги — екологічні аспекти існування цього напівводного хижака в гідромережі малих річок, що збігають до лиманів та Південного Бугу і жодним чином не зливаються між собою, формуючи серію субпаралельних дрібних і нестабільних за гідрорежимом водотоків.

Біоценози останніх досить «збіднені» в плані біорізноманіття, особливо за донними гідробіонтами та іхтіофауною і відповідно, мало привабливі для видри.

Окрім цього, невеликі річки, розташовані цілком в оточенні степо-польових ландшафтів, влітку-восени пересихають і перетворюються в каскад руслових ставків, відділених ділянками безводного річища. Саме наявна мережа штучних ставків формує особливі умови для мешкання напівводних ссавців, дозволяючи їм виживати в суто степових районах. Таким чином, метою роботи стало вивчення сучасного стану, чисельності та поширення видри євразійської (*Lutra lutra*) в гідромережі малих річок Нижнього Побужжя.

Аналіз основних досліджень і публікацій

Сучасні, переважно західно-європейські публікації з різноманітних питань біології видри значно різноманітні, охоплюючи в т.ч. генетичні аспекти локальних популяцій, особливості харчування, соціально-поведінкову специфіку різновікових особин тощо. Найбільша кількість ґрунтовних робіт закономірно належить дослідникам Західної Європи та скандинавських країн, де вид охороняється з середини минулого сторіччя і з тих часів підданий системному моніторингу [McCafferty 2005; Quaglietta et al. 2014]. Також набувають розвитку дослідження щодо ролі видри в гідроценозах, активізується її вивчення як перспективного об'єкту біоіндикації екологічного стану річок та їх естуаріїв [Smiddy 2016].

Перші повідомлення про наявність видри в районі Бузького Понизя належать ще Боплану [Boplan 1651], присутні вони також в «Описі Очаківської землі» Майєра [Meyer 1794]. Вид у межах зоогеографічної специфіки Дністровсько-Дніпровського межиріччя відмічав М. Шарлемань [Charlemagne 1937]. Постійне існування видри в Побужжі підтверджено О. Корнеєвим [Korneev 1959], якому належить одна з перших узагальнюючих робіт щодо даного виду в Україні, а також у монографічному огляді куніцевих В. Абеленцева [Abelentsev 1968]. Тематично-спеціалізовані публікації, присвячені українській видрі, належать А. Волоху [Volokh 2003] та Г. Панову [Panov 2002]. Матеріали саме по південним ділянкам ареалу публікували Є. Роман [Roman 2000] та М. Роженко [Rozhenko 2006]. Проте, питання взаємозалежності теріофауни, у т.ч. по видрі, від стану гідроморфних біотопів в умовах причорноморського Степу розглянуті лише в роботі З. Селюніної та О. Уманець [Selyunina et al. 2006], виконаної на матеріалах Чорноморського заповідника. Щодо Миколаївської області, результати дослідження видри в умовах НПП «Бузький Гард» опубліковано А. Андрусенком [Andrusenko 2012], окремі оцінки чисельності виду приведені І. Наконечним [Nakonechnyi 2012], проте узагальнюючі публікації щодо популяцій видри в системі малих річок Північного Причорномор'я (насамперед Нижнього Побужжя) поки відсутні.

Територія досліджень (рис. 1)

Досліджені річкові мережі розташовані в межах Миколаївської області України. При загально-степовому характері території області в її межах налічується 121 річка (довжиною понад 10 км), сумарна протяжність яких складає 3609,34 км, а загальна водовкрита площа (морська, лиманська, річкова, ставкова акваторія) становить 182,44 тис. га (7,3 %). Окрім природних, присутня значна кількість штучних водойм, побудованих у 1967–1994 рр., серед яких 39 водосховищ та 1158 ставків із сумарною площею водного дзеркала 16,2 тис. га, ще 5,6 тис. га займають канали, колектори і канали. Головною річкою є Південний Буг, окрім якої існує 7 середніх та 113 малих річок. Також є 26 озер загальною площею 1,37 тис. га, більша частина яких знаходиться на півострові Кінбурн. Болотяно-плавневі масиви збережені в заплаві Бугу, Кодими, Інгулу та Інгульця, їх сумарна площа 11,1 тис. га.

Уздовж морського узбережжя розташовані солонуватоводні лимани — Березанський, Бейкушський, Бузький, Дніпровсько-Бузький, Карабушський (частина), Тилігульський (частина) та Сасикський, загальною площею 90,1 тис. га¹. Поверхневі води суходільних водойм характеризує значний рівень мінералізації (800–1700 мг/дм³).

¹ Водний фонд Миколаївської області. Миколаїв. 2018. 1–178. pdf: <https://bit.ly/3mX2dka>



Рис. 1. Основні річки і водойми Нижнього Побужжя.

(<https://bit.ly/41ro3eW>).

Fig. 1. The main rivers and water bodies of the Lower Bug region.

За гідрохімічним складом вони належать гідрокарбонатно-кальцієвому типу з високим вмістом хлоридів, сульфатів і сполук магнію. Сезонні зміни водності річок спричиняють глибоку трансформацію гідрохімічних характеристик водойм, у т. ч. внаслідок евтрофікації та «цвітіння». Гідрологічно та гідрохімічно відносно стабільними є води цілорічно проточних Південного Бугу, Синюхи, Інгулу, Інгульця, Кодими та Мертвоводу. В цих же річках постійно присутня й різноманітна іхтіофауна, яка в малих пересихаючих водотоках виживає лише в руслових ставках. Закономірно, що найбільше природно-видове різноманіття гідробіонтів характерне для Південного Бугу, Синюхи, Інгулу та Інгульця, де представлено 20–30 видами риб, 3–4 видами двостулкових моллюсків, 2 видами ракоподібних та 4–5 видами амфібій [Nakonechna 2020]. Таким чином, степова частина Миколаївщини має понад 28 тис. га прибережно-водних угідь, які потенційно можуть слугувати ареною існування видри.

Матеріал та методи

Фактичним матеріалом, використаним у даній роботі, слугували результати тридцятирічних (1992–2022 рр.) досліджень екології видри на території Миколаївської області. За вказаний період мали місце деякі територіальні відмінності в реалізації окремих етапів досліджень — у 1992–1995 рр. обстеження водойм акцентовані до річок і лиманів Тилігуло-Бузького межиріччя, в 1995–2000 зміщені на територію північно-східних районів у межах Інгуло-Інгулецького межиріччя. Впродовж 2001–2009 років експедиційні виїзди охоплювали практично всю територію області, з невеликими інтервалами продовжуючися до 2018 року.

Новітній етап досліджень у 2019–2022 роках пов'язаний із експедиційно-експертними роботами щодо оцінки проектів впровадження природно-відновних джерел енерговиробництва, акцентованих до центральних і південних районів Нижнього Побужжя та частково до суміжних територій Одеської області.

Основним об'єктом досліджень слугували біоценотичні комплекси річкової гідромережі Тилігуло-Інгулецького межиріччя. В гідрографічному відношенні вона належить трьом річковим басейнам — басейну річок Причорномор'я (Царигол, Сасик, Березань), басейну Південного Бугу — правобережні (Кодима, Чичиклія, Бакшала і Чартала) та лівобережні (Синюха, Чорний Ташлик, Велика і Мала Корабельні, Гарбузинка, Мертвід із притоками, Гнилий Єланець, Інгул із притоками), а також басейну Нижнього Дніпра (Висунь, Боковенька, Вербова, Інгулець). Притокові балки вказаних річок і дрібно-локальні, тимчасово зволожені водотоки обліковували, проте полишали поза межами польових обстежень.

Використаний в даній статті матеріал поєднує багаторічні авторські дані, отримані за результатами гідроекологічних досліджень основних річок Нижнього Побужжя та багаторічними дослідницько-обліковими даними щодо видри.

Оцінки екологічного стану і водогосподарчої трансформації річок, їх гідрологічні та гідрохімічні параметри приведені в авторських публікаціях 2015–2022 років [Nakonechnyi & Khrystych 2015; Nakonechna *et al.* 2021, 2022]. Дані щодо наявності та чисельності видри періодично відображали в авторських публікаціях, присвячених оглядам фауністичних комплексів гідроморфних ландшафтів і підтримуваних ними паразитоценозів [Nakonechnyi & Poletaev 2005; Nakonechnyi 2012; Nakonechnyi & Serebryakov 2013].

Додатково використовували картографічні матеріали щодо особливостей рельєфу, ортографії, пересічних і абсолютних висот місцевості та наявних водотоків із використанням геоportалу Gis Map Server². Для детального картографування місць візуальної фіксації тварин чи їх схованок використовували кросплатформену геоінформаційну систему QGIS ver. 3.28.3³ (додаток SAGA GIS 7.8.2). Ландшафти досліджуваної території ідентифікували за Єдиною класифікацією природних і антропогенно змінених ландшафтних комплексів [Sorokina 2019], біотопи — відповідно Загальної класифікаційної схеми [Didukh 2020], оселища — за класифікацією EUNIS [Onyshchenko 2016]. Опрацьований і значний обсяг ретроспективного матеріалу щодо гідрологічного режиму, обсягів і сезонності стоку річок, запозиченим із спеціальної літератури, гідрологічних довідників та звітів, що позначено в тексті відповідними посиланнями. Аналітичне узагальнення матеріалів щодо екології видри та гідроекологічного стану місцевої гідромережі (як середовища існування даного виду) дозволило отримати первинні порівняльно-моніторингові висновки, приведені в даній роботі.

Методи досліджень, відповідаючи заявленій меті та задачам, поєднували два різноспрямовані методичних комплекси. Перший із них мав гідрологічно-водогосподарче спрямування (екологічний стан обстежуваних водойм, їх гідрологічний режим і статус, гідрохімічні особливості та багаторічну динаміку проточно-стокових характеристик), а другий поєднував засоби і методи, безпосередньо спрямовані на виявлення видри та слідів її життєдіяльності.

Їх можливо деталізувати у відповідності від базових методик за такою градацією:

а) різносезонні маршрутно-польові обстеження водойм та їх прибережних смуг із метою візуальної фіксації характерних слідів діяльності видри і самих звірів, обліку їх слідової та кормової активності, укриттів тощо. Всього виконано 311 обстежень, із яких 292 проведено на середніх і малих річках;

б) анонімне опитування місцевих жителів, пастухів, рибалок, мисливців і власників ставків щодо зустрічі видри та сліди її життєдіяльності, місця переходів, про знахідки загинилих чи здобуття звірів. За 30 років опитано 96 людей, більшість із яких неодноразово;

в) аналітичне опрацювання офіційної обліково-звітної інформації щодо видри та її чисельності в окремих ділянках гідромережі Нижнього Побужжя, а також усних повідомлень, отриманих від працівників природних парків і заповідників, власників мисливських угідь, працівників Миколаївського Управління Державного Агентства меліорації та рибного господарства, фахівців Миколаївського обласного управління лісового і мисливського господарства. З числа останніх опитано 57 фахівців (егері, інспектори, мисливствознавці, наукові співробітники, лісники, лоцмани).

Окрім цього, в 2019 та 2020 роках використовували надані власниками мисливських угідь три нічні фотопастки *Moultrie Game Spy M-880 Gen1*, які розміщували в різних ділянках річок Березань, Чартали і Мертвовід. Сумарно за 35 ночей із допомогою фотопасток фіксовано ссавців 11 видів, проте видра жодного разу в об'єктів не потрапила.

² Gis Map Server. Графічний сервер для програми ГІС 6, Map Draw 2 и Gis Web Client. Геопортал комплексу банку цифрових карт і даних дистанційного зондування Землі. <http://globalgis.com.ua/products/>

³ QGIS Desktop — настільна ГІС для створення, редагування, візуалізації, аналізу і публікації геопросторової інформації. URL: <https://www.qgis.org/uk/site/about/features.html>

Вся накопичена з 1992 року авторська, офіційно-звітна та анонімно-анкетована інформація, яка прямо чи опосередковано стосувалася знахідок і оцінок чисельності видри, фіксована в спеціальному обліковому журналі, що дозволяє виконувати грубі моніторингові узагальнення в розрізі років та окремих субтериторій зони досліджень.

Для цього первинні дані піддавали статистичному групуванню з одночасним урахуванням супутніх ландшафтних, гідро-кліматичних, гідрологічних, гідроекологічних, гідрохімічних та загально-екологічних характеристик місцевостей, річкових водотоків і належних їм штучних водойм. Отримані результати порівнювали з ретроспективними даними щодо стану річкових водойм періоду 1970-х років [Long-term... 1985], намагаючись виявити і простежити можливі зміни водоймищних і навколоводоймищних біотопів, пов'язаних із впливом природного (пересихання водойм, вітрові нагони води тощо) чи антропогенного, або техногенного характеру (меліорація, утворення водосховищ, ставків, заліснення тощо).

Результати досліджень

Загально-європейська тенденція стабілізації та часткового відновлення ареалу видри на межі сторічч поширилась і на територію України⁴, що супроводжувалося розширенням ареалу виду на південь і схід Степової зони⁵. В Нижньому Побужжі збільшення повідомлень про візуальне спостереження звірів припадає на 1998–2001 роки, при цьому видру та сліди її діяльності найчастіше відмічали в річках північно-степових районів — від смт Врадіївка до смт Єланця. Самі автори за цей період лише одного разу візуально спостерігали видру в Щербанівському водосховищі (на території Єланецького району), 27 разів на берегах річок і лиманів фіксували свіжі сліди (у т.ч. на території м. Миколаєва), двічі виявляли жилі норіві схованки звіра на Інгулі. За ці ж роки, згідно з повідомленнями мисливців, відомо про два випадки здобуття видри (обидва на річці Бакшала), про 1 випадок загибелі дорослої особини на автотрасі (Казанківський р-н) та двох особин у ятерах (річка Інгулець і ставок на Висуні). Окрім цього, за результатами опитувань фіксовано більше 30 повідомлень про випадкові зустрічі звіра, переважно на переходах через автотраси. Загалом, аналізуючи фактичні матеріали за 1992–2010 роки і опираючись на результати опитувань та авторські обліки, ситуацію по видрі Нижнього Побужжя для вказаного періоду слід вважати недостатньо вивченою, а для гідромережі малих річок — практично не з'ясованою.

За період 2011–2022 років обсяги візуальних спостережень видри та слідів її життєдіяльності зросли на порядок, акцентовано утримуючи залежність щодо долини Південного Бугу і водойм північних районів Миколаївської області. Водночас, із 2017 року різко почастішали повідомлення рибалок про зустрічі видр у ставках гідромережі Мертвоводу, Гнилого Єланця та приток Інгулу. Інформація про наявність видри в останні роки присутня в звітах та на офіційних сайтах практично всіх заповідників і природних парків.

Користуючись накопиченими даними щодо місць візуального спостереження звірів (відкидаючи при цьому всі сумнівні повідомлення), було побудовано дві картосхеми для просторово-часової оцінки поширення видри в Нижньому Побужжі. Картографічне відображення даних щодо місць знаходжень виду в 1992–2010 роках відображено на рис. 2, а. Поряд (рис. 2, б) відображено результати проведених опитувань та новіших обстежень (2019–2022) річкової гідромережі, ставків і водосховищ. На обох рисунках позначені точки зустрічі звірів і слідів їх діяльності, при цьому червоним кольором позначено місця за авторськими даними, жовтим кольором — за опитовими даними.

Аналіз картосхем свідчить, що в цілому, при явно різних кількостях облікових даних у часі, просторовий розподіл місць виявлення видри за 30 років (1992–2022) не зазнав особливих змін. Останні чітко тяжіють до русла і водосховищ Бугу, нижніх ділянок Кодими та Си-

⁴ Чисельність, розселення і добування видр (*Lutra lutra*) в Україні. За сайтом «Моніторинг біорізноманіття в Україні». <http://biomon.org/cadastre/2tp-hunting/lutra-lutra/>

⁵ Сторінка «2010 рік — рік видри (*Lutra lutra*) в Україні» (авт.: Є. Скоробогатов, І. Загороднюк): Вебсайт Українського теріологічного товариства НАНУ. <http://www.terioshkola.org.ua/ua/fauna/totem/lutra-2010.htm>

нюхи, плавнів Інгулу, Березані та Нижнього Інгульця. Водночас, помітно зросла кількість знаходжень видри у штучних водоймах навколо Південноукраїнської АЕС, у верхів'ях Мертвоводу та по лівому берегу Тилігульського лиману. Водночас відсутні дані про зустрічі видри в пониззі Бузького лиману, витоках Висуні та Боковеньки, а також по Чичиклії.

Потрібно відмітити, що сучасне зростання частот зустрічі видри частково зумовлено й збільшенням числа людей-спостерігачів та їх технічних можливостей (авто, човни, різні прилади спостереження, ехолоти). Явно, що влітку в ставкових водоймах кількість візуальних спостережень звірів має хибно-вторинний характер, спричинений суто ситуаційними явищами: а) стаціонарно-кормовими (концентрація тварин у найбільш сприятливих у кормовому відношенні стаціях); б) етологічними (зростання денної активності звірів при відсутності переслідування); в) міграційними (активація міжстаціональних та міжводоймищних переходів).

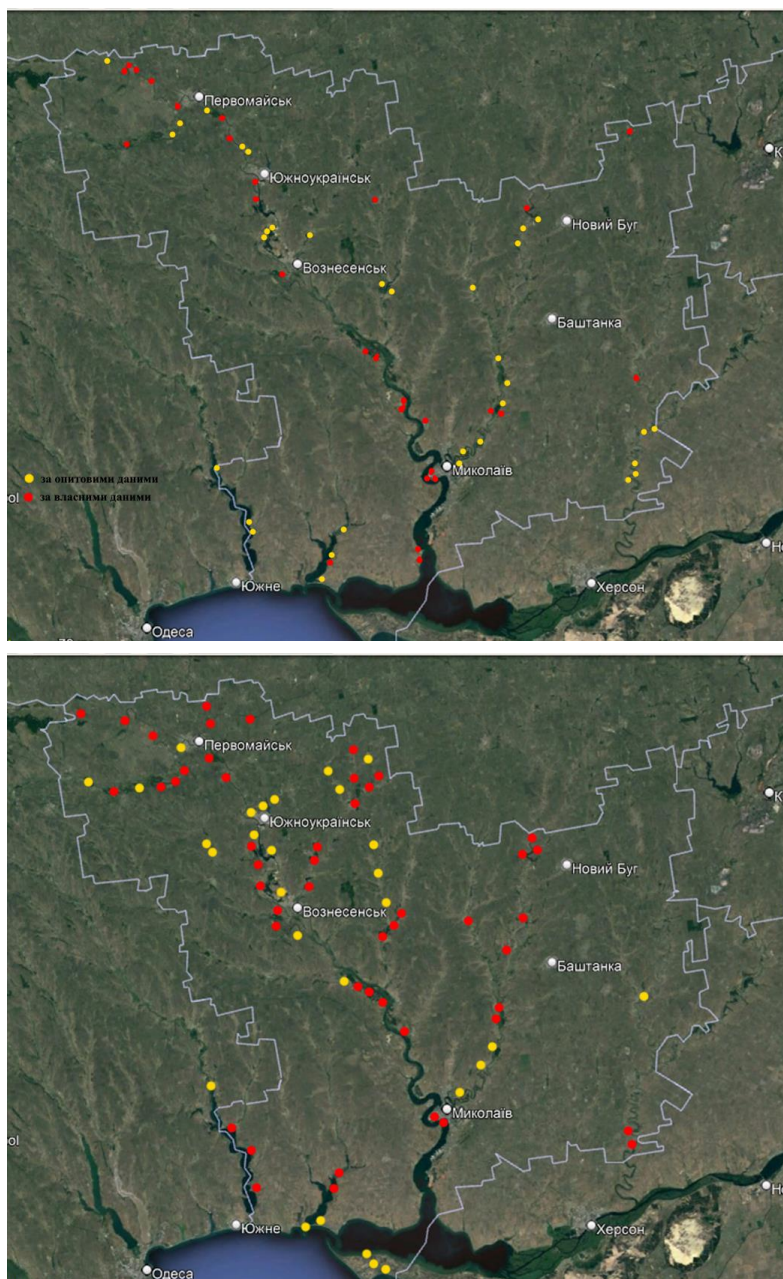


Рис. 2. Картографічне позначення місцезнаходжень видри на території Миколаївської області за два періоди: 1992–2010 (а) та 2019–2023 (б) роки.

Fig. 2. Map of otter records in the territory of Mykolaiv Oblast for two periods: 1992–2010 (a) and 2019–2023 (b).

Так, основна частка повідомлень про зустрічі звірів пов'язана саме з переходами видри через автомагістралі. Подібні переходи досить звичайні в районі дамби ставка-охолоджувача в руслі Сухого Ташлику побіля Південноукраїнської АЕС, на околицях смт Єланець, на дорогах уздовж берегів Олександрівського та Бакшалинського водосховищ. Із 7 зустрічей видри далеко від води (3–7 км), 6 випадків явно пов'язані з міграційними переходами звірів до степових ставків і лише один мав місце в сухому руслі Бакшали (поблизу с. Кузнецове). Судячи з опису таких зустрічей, всі вони стосувалися дорослих самців, один із яких вступив у бійку з лайкою, а другий спробував нападати на мисливців, які шукали в хащах підранка фазана.

Позитивним наслідком сучасної відсутності переслідування видри стало зменшення її обережності, що й сприяло зростанню частот візуального спостереження звірів, створюючи ілюзію їх значної чисельності. В деяких сільських ставках місцеві видри майже не бояться людей і навіть вдень часто пропливають коло рибаків та лякають купальників. Подібна поведінка характерна для окремих особин і родинних груп, що мешкають у руслових ставках верхів'їв Мертвоводу, в районі Мигійських порогів на Південному Бузі, в Софіївському водосховищі на Інгулі. Влітку 2021 р. на скелястому березі Кудрявського водосховища (у вершині річки Мертвовід) спостерігали самку з трьома молодими, які звикли до постійної присутності дітей на березі, але відразу ховались коли бачили нових людей. Це водосховище являє собою водонаповнений вузький (до 50 м), проте довгий і глибокий каньйон із гранітними берегами, в якому, за словами місцевих жителів, видри жили завжди.

Водойма ця стабільно проточна і досить рибна через значну глибину (до 5 м) та наявність гранітних глиб на дні, які перешкоджають використанню неводів. Основні види риб — карась, плітка, товстолобик білий, окунь і багато щуки, залишки (переважно голови) яких постійно виявляли в місцях годівлі видр на кам'янистих берегах. За 5 км від вказаного водосховища, в невеликому степовому ставку площею 2,3 га (за 0,6 км справа від русла Мертвоводу) теж присутні декілька видр із спокійним відношенням до людей. Можливо, що це одна і та ж родинна група, яка влітку періодично переходить у ставок із водосховища (де постійно купуються люди) та полишає його восени.

Узагальнення даних щодо біотопно-ландшафтної специфіки місць зустрічі звірів та слідів їх життєдіяльності свідчить, що видру виявляли в найрізноманітніших місцевостях — від руслових ділянок Південного Бугу до ставків і зрошувальних каналів і навіть на суходолі. Проте, закономірно простежується нерозривний зв'язок цих тварин із певними гідроморфними субтериторіями — лиманами, плавнями, водосховищами і ставками, тобто з водними стаціями, де присутня риба. Безперечно, що широкий спектр сучасних місць існування видри демонструє значну екологічну його пластичність та здатність швидкого формування вузькогрупових адаптаційних здатностей до виживання в умовах різнотипового середовища.

Аналізуючи результати польових досліджень і детально вивчаючи місця знаходження звірів, автори виділяють декілька просторових та локально-ландшафтних аспектів існування виду. Відповідно їм виділяються три екотипи видри. Їх представники за наявності багатьох спільних рис мають і певні локально-екологічні відмінності, виражені в комплексах просторово-ландшафтної, кормової та етологічної специфіки.

Екотип 1. Перший і явно первинний екотип, належить суто річковим видам, які мешкають у річках Південний Буг, Синюха, Інгул, Інгулець і належних їм руслових водосховищ. Найбільш оптимальними за кормовими умовами та зимово-льодовим режимом для існування звірів річкової екогрупи є швидкотечійні ділянки річки Південний Буг і його приток — Синюхи і Чорного Ташлику, середня та нижня частини річки Інгул. Резерватне, явно більш сезонне значення утримують також озероподібні глибокі плеса річки Кодими і прируслові плавневі ділянки річок Громоклія та Інгулець.

Ключовим резерватом тварин річкового екотипу була і лишається долина Південного Бугу, в межах якої присутні дві біотопічно різні ділянки (північна та південна) постійного існування виду. Північна ділянка бузького резервату розташована від села Красненке Первомайського району до міста Вознесенська (разом із низинням Кодими, Синюхи, Мертвоводу), де

поєднані суто каньйони швидкотечійні частини річки, острови, пороги і перекати. Південна, рівнинно-плавнева частина річки Південний Буг розташована вниз від міста Вознесенськ і до південних околиць села Баловне, охоплюючи таким чином і вершину Бузького лиману. Цю резерватну ділянку постійного існування видри біотопно відрізняє рівнинний характер річки, наявність глибокого русла, великих площ плавнів і чисельних плавневих озер із чисельними протоками між ними. Проте, в плавнях практично відсутні можливості побудови норових схованок, що в умовах льодового режиму ускладнює зимове виживання звірів, спричиняючи їх переміщення до фарватеру. Близьким до умов Південно-Бузької зони є Нижньо-Інгульська ділянка (від устя Громоклії поблизу села Новопетрівка і вниз до міста Миколаєва), які раніше певно складали єдине ціле. Інгульська річкова арена існування видри також містить дві ландшафтно-біотопні частини — північну швидкотечійну та південну рівнинно-плавневу і слугує досить уособленим резерватом виду, нині мало залежним від Південно-Бузької популяції. Остання в кінці ХХ ст. вірогідно й стала основою для нових осередків виду в руслових водосховищах Південного Бугу, Кодими, Бакшали та Мертвоводу.

Екотип 2. Друга, екологічно відмінна група (екоформа) представлена мешканцями лиманів та морського узбережжя в межах басейну річок Причорномор'я. Чим саме і настільки представники цієї групи морфологічно відмінні від суто річкових видр, оцінити важко через брак спостережень і обмірів. Проте, існування тварин в екотонних біотопах річкових естуаріїв та солонуватоводних лиманів безперечно вимагає від них значних адаптацій у харчовому і поведінковому відношенні, в тактиці виведення молодняка тощо.

На відміну від скандинавських та британських популяцій виду, в яких значну частку складають представники приморсько-естуарного екотипу [Riley *et al.* 2020], для півдня України це скоріше згасаюча форма. Зумовлено це суцільним рекреаційним перетворенням морського узбережжя і прибережних схилів більшості лиманів, що практично ліквідувало стаціональний простір видри та інших напівводних ссавців. Окрім фактору неспокою та збіднення іхтіофауни лиманських акваторій, навіть у безлюдних ділянках на їх берегах відсутні й необхідні захисні умови для існування видри. Так, при дослідженнях берегів Бузького, Тилігульського та Березанського лиманів відмічено майже повну відсутність пригніблених ділянок за переважання суцільних площ прибережного мілководдя (0,2–0,4 м), яке періодично піддається висиханню/затопленню під впливом змін вітрового режиму. Вказані ділянки акваторії практично безрибні та небезпечні для водних ссавців через відсутність схованок. Видра і ондатра в таких умовах не мають змоги побудувати та використовувати надводні чи норіві укриття, тож за останні роки повідомлень про зустрічі цих тварин уздовж берегів Бузького лиману (вниз від Миколаєва) відсутні. Вірогідно, що по берегам лиманів видра стикається з антагонізмом зі сторони шакала, основними стаціями і шляхами поширення якого в Нижньому Побужжі стали морські та лиманські схили.

Загалом станом на 2022 рік зустрічі видри чи слідів її життєдіяльності в приморсько-лиманських біотопах відомі лише для вершини Березанського лиману та невеликої ділянки лівого берега Тилігульського лиману — в районі естуарію річки Царигол. В ландшафтному відношенні — це лиманська затока та низка намитих уздовж урвистого берега піщано-черепашникових кіс, порослих щільною трав'янисто-чагарниковою рослинністю тугайного типу. Вказана місцевість входить до меж РПП «Тилігульський» і піддається постійним обстеженням зі сторони охорони парку, тож виявлення слідів видри в цій місцевості фіксовано з 2019 року і підтверджено авторами при зимових обліках птахів у 2021 і 2022 роках. При обліках зимуючих птахів 18 лютого 2023 р. в проточному ставку балки Сухий Царигол вперше для цієї місцевості візуально спостерігали видру, що полювала на качок. Також в 2019–2020 роках були окремі повідомлення працівників НПП «Білобережжя Святослава» про зустрічі видри на узбережжі та в озерах Кінбурну. Постійне існування звірів у мілководних і пересихаючих озерах півострова украй сумнівне, вірогідно що це були особини, які сезонно полювали в гніздових колоніях коловодних птахів. Нинішній стан цієї території та й загалом біоценозів Кінбурну, в умовах військових дій є невідомим.

Окремо потрібно вказати на видр, що мешкають уздовж берегів Бузького лиману в межах міста Миколаєва. Про візуальне виявлення цих звірів та знаходження слідів часто повідомляють рибалки, вказуючи на їх присутність по лівому березі від устя Інгулу до річкового порту, тобто на ділянці довжиною 5,4 км. При неодноразових обстеженнях піщаних берегів у 2019–2022 рр. сліди видри постійно знаходили лише на краю штучної коси в районі мікрорайону «Намив». Сліди належали принаймні трьом різним дорослим особинам. У межах міської акваторії присутні до 6–7 особин, які по сезону та наявності риби широко переміщуються.

Екотип 3. Третя екологічно специфічна група видр Нижнього Побужжя пов'язана з малими річками та їх ставковим водоймами. Звірі, що постійно мешкають у ставках степових річок просторово є досить уособленими від основних резерватів виду і відрізняються здатністю існувати поряд із людиною. Про те, що це не ситуаційна група тварин-мігрантів, сезонно мігруючих із річок, а група саме осілих (чи довготривало існуючих) у ставках із достатнім кормовим ресурсом звірів, свідчить їх постійна присутність там і наявність жилих нір та схованок. Та й сама здатність видри до існування в специфічних умовах сільських ставків за постійної присутності людей і свійських тварин, також вимагає адаптації та закріплення відповідних поведінкових комплексів. Цій екогрупі властива здатність до частих і довгих переходів уздовж річок, а також через місцеві водорозділи. Переходи відбуваються восени і на початку зими, іноді навесні, тобто в період розселення молодих звірів та в період гону. Можливо і влітку мають місце не менш інтенсивні переміщення, проте повідомлень про літні зустрічі видр на переходах чи їх слідів за межами річкових долин поки не фіксовано.

Основна зона існування ставкової екоформи — це каскади ставкових водойм у долинах Мертвоводу, Гнилого Сланця і Громоклії, а також їхніх приток. Витоки всіх цих річок знаходяться на водорозділі басейнів Південного Бугу, Чорного Ташлику та Дніпра, який можливо слугує місцем міжбасейнових переходів особин різних субпопуляцій.

Чисельність та її оцінки

Аналіз публікацій західноєвропейських дослідників, присвячених оцінкам чисельності видри, показує значну складність даного питання, яке важко піддається вирішенню навіть в умовах давно існуючих біологічних стаціонарів заповідників і природних парків. Зумовлено це в першу чергу скритністю видри взагалі, міжстаціональними міграціями тварин, відносним характером осілого існування звірів в естуаріях річок Англії, Ірландії та скандинавських країн, а також обмеженістю методів обліку. За різними авторами, помилки оцінок чисельності видри для локальних субпопуляцій в монотипових біотопах складають від 20–30 % при візуальних обліках і до 120–140 % при екстраполяції даних, при чому амплітуда коливань рівня помилки має негативну, так і позитивну спрямованість [Chanin 2003; Findlay *et al.* 2015].

Аналізуючи зібрані дані, у т. ч. й опитові матеріали, середню чисельність видри в Миколаївській області для другої половини ХХ ст. закономірно оцінити в 25–30 особин, а з урахуванням значної скритності виду максимальний обсяг вірогідно не перевищував 35 особин при щорічному вилученні 5–7 особин (полювання, автотранспорт тощо). На межі сторіч чисельність виду збільшилась і явно була не меншою 50–60 особин, що в цілому й відповідає обліково-звітним даним Миколаївського обласного управління Лісового та Мисливського господарства. Упродовж 2005–2010 років, на фоні зростання повідомлень щодо зустрічі звірів, чисельність виду залишалася близькою до попереднього рівня. Головним фактором стримування стала сезонно-динамічна несталість стаціонального простору через пересихання ставків і малих річок, що спонукало звірів до переміщень в інші водойми. Подібні міграції супроводжувалися порушенням меж сімейних ділянок та відтворювального потенціалу тварин.

Опираючись на результати обстежень водойм у 2019–2022 роках і враховуючи особливості стану річкової гідромережі Миколаївської області за цей період, авторами проведено аналіз розподілу наявних даних щодо обліку звірів у розрізі окремих річок. Останні групували за річковими басейнами, що дозволило поєднати оцінки чисельності з даними щодо площі акваторій і гідроекологічного стану цих водних об'єктів (табл. 1).

Отримані результати щодо показників чисельності та локальної щільності видри в межах території Миколаївської області дозволяють оцінити чисельність виду в 2019–2023 роках у 89–108 особин при середній щільності 0,489 особин/10 га акваторії. Ці показники на 38,5 % вищі за оцінки чисельності для періоду 2000–2005 років та на 58,1 % більше, ніж у 1992–1995 роках [Nakonechnyi & Poletaev 2005; Nakonechnyi 2012]. Більш вірогідно, що вказаний обсяг у 89–108 особин відображає мінімальну оцінку, в якій не враховані особини, полишені за межами обліку та особини-мігранти. Водночас, показник локально-розрахункової щільності є відносним щодо середньо-сезонної площі акваторій, тобто він статистично більш тяжіє до максимальних рівнів присутності видри в окреслених ділянках стаціонального простору.

У реальності місця існування видри в Нижньому Побужжі відрізняє просторова мозаїчність, яка жорстко пов'язана з стаціонально-кормовими характеристиками водойм та їх сезонно-гідрологічними станом, а також профілем берегів (рис. 3–4). Проте, даним розрахунком не враховується залежність місць оселення видри та локальна динаміка чисельності від інших факторів, які можуть бути визначальними. Серед останніх — наявність умов для норіння і відпочинку, наявність критичного в певні сезони кормового ресурсу (раки, беззубки), залежність від фактору неспокою та статеві-вікової структури місцевих груп.

Цілісний комплекс вказаних чинників сам по собі є багатофакторним і динамічним, мінливість якого помітно впливає на ті чи інші умови існування тварин, що й відповідають на них певними етологічними реакціями у вигляді зміни кормових об'єктів, прагненням до осілості, чи навпаки — інтенсивним переміщенням у стаціях тощо.

Розгляд сумарної кількості особин виду в розрізі річкових басейнів також демонструє пряму залежність показників локальної чисельності від потужності розвитку гідромережі, гідроекологічного стану водойм та їх кормових ресурсів.



Рис. 3. Тугаї р. Бакшала формують оптимальні укриті умови для осілого існування видри, 12.08.2022.

Fig. 3. Tugai of the Bakshala River form optimal sheltering conditions for the sedentary existence of the otter, 12.08.2022.



Рис. 4. Високі ґрунтові береги річки Мертвовод (біля смт Братське), придатні для побудови норових схованок видри. 24.01.2023.

Fig. 4. The high soil banks of the Mertvovod River (Bratske village) suitable for otter burrows. 24.01.2023.

Таблиця 1. Оцінки чисельності та щільності видри в річках Миколаївської області (за річковими басейнами)
 Table 1. Estimates of the number and density of otters in rivers of Mykolaiv Oblast (by river basins)

Річка	Характеристика водойми в місцях існування виду	Чисельність, ос.	Щільність, ос./10 га**
<i>Басейн річок Причорномор'я</i>			
Царигол*	Солонуватоводний мікролиман гирла річки Царигол та частково пригирлова ділянка лівого берега Тилігульського лиману (4,2х3 км)	2–3	0,172
Сухий Царигол	Каскад із 4 руслових ставків, від с. Краснопілля до Тилігульського лиману (3,2 км)	2–3	0,261
Сасик	Не відмічено	0	0
Березань та Березанський лиман	а) Проточні водонакопичувальні ставки у верхніх ділянках лівого витoku (в межах південно-Бузької зрошувальної системи) б) Природне русло та руслові ставки середньої і нижньої частини річки, від с. Степове до с. Нечаяне (18 км) в) Руслове водосховище гирлової частини, вниз від с. Нечаяне (6,8 км)	Прохідні особини	?
Анчекрак	Каскад 4 руслових ставків від с. Кам'янка до лівого берега Березанського лиману (7 км)	1–2 2–3 ≥ 3	0,181 0,187 0,514
<i>Річки басейну Південного Бугу (правобережні)</i>			
Чичиклія	Постійно обводнена гирлова ділянка вниз від с. Покровка (4,6 км)	1–2	0,547
Чартала	Прибужанське руслове водосховище в пониззі річки Чартала (3,19 км) та його плавнева вершина (2,1 км)	2–3	1,08
Бакшала	а) Природне русло та 3 руслові ставки, від с. Маринівка до передгирлової частини — 39,5 км по пересихаючому руслу б) Бакшалинське руслове водосховище, від села Шуцьке до правого берегу Південного Бугу (Олександрівського водосховища) — 4,2 км	≥ 3 2–3	0,283 0,817
Кодима*	Пониззя довжиною 21,88 км по руслу, що містить меандруюче проточне природне русло, руслове водосховище та чисельні заплавно-руслові озера	≥ 5	0,618
<i>Річки басейну Південного Бугу (лівобережні)</i>			
Синюха*	Природне постійно проточне річище, довжина — 15,6 км по руслу	2–3	1,14
Чорний Ташлик*	Природне постійно проточне річище — 36,73 км довжини по руслу	2–3	0,326
Велика Корабельна	Природне річище та каскад із 9 руслових ставків, довжина 30,32 км по руслу	1–2	0,278
Мала Корабельна	Каскад із 7 руслових ставків та окремі ділянки проточного річища, довжина по руслу 25,27 км	Прохідні особини	?
Гарбузинка	Окремі проточні ділянки річища та 5 руслових ставків, 39,6 км по руслу	2–3	0,305
Комишувата	Каскад із 8 руслових ставків, довжина 17 км по руслу	Прохідні особини	0
Мертвовод	Стабільно проточна мала річка з 2 водосховищами та значною кількістю (29) ставків у межах притокових балок, довжина — 118 км по руслу	6–7	0,419
Гнилий Сланець	Пересихаюча у вершині та в пониззі річка з 2 великими водосховищами та ставками (14) притокових балок, довжина обводненої частини 18,9 км	7–8	0,822
Інгул*	Стабільно проточна середня річка з каскадом великих (7) водосховищ, плавнями (218 га) і чисельними ставками (19) основних приток	10–11	0,709
Південний Буг* і лиман	А. Швидко-течія ділянка від північної межі Миколаївської області з Олександрівським водосховищем до міста Вознесенська (71,7 км) Б.Пониззя Південного Бугу разом із Ковалівськими плавнями (63 км) і Бузький лиман (42 км)	25–30	0,912
Боковенька*	Каскад невеликих ставків і проточна ділянка річки довжиною 11 км (у межах Казанківського р-ну)	Прохідні особини	?
Висунь	а) Каскад рибоводних ставків у верхній частині річки та ставки притокових балок, 18 км по руслу. Середня частина річки (32 км) постійно суха б) Постійно обводнена ділянка пониззя вниз від села Федорівка до впадіння в Інгулець, довжина 27,4 км	≥ 3 ≥ 3	0,307 0,580
Вербова*	Невелика річка — притока Висуні, з ставками і плавневими ділянками у понизі, загальною довжиною обводненої ділянки 7,8 км	Прохідні особини	?
Інгулець*	Ділянка річки і плавнів у межах Снігурівського р-ну (23 км по руслу)	≥ 5	0,707
Всього/середнє		89–108	0,489

* Ділянки річки в межах Миколаївської області; ** щільність оцінено на площу акваторії.

Відповідно, основна частина місцевої видри (79 %) на території Побужжя так чи інакше зосереджена в самому Бузі та в пониззі його приток, тобто являє по суті просторово інтегроване через басейнову гідромережу угруповання із високим потенціалом генетично-міграційного перемішування особин. На відміну від них, тимчасово проточні малі річки Причорномор'я (Царигол, Березань, Анчекрак) та малі річки басейну Нижнього Дніпра (Висунь, Вербова, Боковенька) відрізняються несприятливими стаціонально-кормовими умовами для осілого існування видри. Постійні коливання стоку та сезонні пересихання річок змушують місцевих звірів весь час переміщатись у пошуках їжі, укриття та статевих партнерів, що збільшує обсяги випадкових втрат популяції. Так, у 2019–2022 роках не виявлено сліди життєдіяльності видри у степових масивах межиріччя Тилігулу-Сасику та Сасику-Березані, а також у межах плакорної рівнини Інгуло-Інгулецького межиріччя, де показники густини розвитку річкової мережі — одні з найменших в Україні (0,08–0,006 км/км)⁶.

У межах досліджуваної арени існування виду простежується залежність репродуктивного ядра звірів від багатих рибою руслово-проточних ділянок річок, руслових водосховищ та великих ставків. Поза межами цих гідроморфних утворень постійно осілі особини майже не зустрічаються, замість них переважають дорослі проходні звірі-одиначки, які періодично обстежують річки та сусідні степові ставки. Їх переходи мають у край різний характер — від сезонних до щоденних, перші відбуваються по водотокам, другі — суходолом із річки до сусіднього ставка чи з одного ставка до іншого. Невеликі внутрішньо-стаціональні переміщення сезонного типу характерні також для звірів, що мешкають у прибережній смузі лиманів — Бузького, Дніпро-Бузького, Березанського і Тилігульського, хоча детально екологічна та кормова специфіка тварин цієї екогрупи не досліджена.

Висновки

1) Сучасна територія Нижнього Побужжя є ареною існування видри, місця знаходження звірів станом на початок 2023 року фіксовані практично у всіх адміністративних районах Миколаївської області. Проте, більша частина особин лишається зосередженою в річищі та руслових водосховищах Південного Бугу і його повноводних приток, якими є річки Кодима, Синюха, Мертвовод та Інгул.

2) Наявна чисельність виду оцінена в 86–108 особин при середній розрахунковій щільності 0,489 ос./10 га акваторії (без урахування прибережно-морської акваторії), що на 38,5 % більше рівня 2000–2005 рр. та на 58,1 % більше рівня 1992–1995 рр. Відповідно, місцева популяція видри на території досліджуваної арени існування виду утримує акцентовану тенденцію до повільного зростання.

3) Початковий (на 1992 рік) ареал загалом є незмінним — основними резерватами виду лишаються долини Південного Бугу та Інгулу. Окремі осередки існування видри в малих річках Нижнього Побужжя міграційно пов'язані з річковими угрупованнями суміжних територій (вершина Тилігульського лиману, гідромережа Південно-Придніпровської Височини) та автохтонними плавневими резерватами пониззя Інгульця і Нижнього Дніпра.

4) Малі та деякі середні степові річки (Чичиклія, Гнилий Єланець, Висунь) упродовж досліджуваного періоду щороку піддаються повному, або частковому (ділянками) пересиханню, що різко ускладнює існування видри. Виживання звірів у пересихаючих річках забезпечено переміщенням до основних річкових (лиманських) резерватів та можливостями використання стаціонально-кормового потенціалу руслових водосховищ і ставків. Останні є ключовими об'єктами, які слугуючи постійними, так і міжсезонними резерватами виду, забезпечують виживання і стає існування видри у водоймах Південного Степу.

Перспективи подальших досліджень мають загальні та спеціальні напрямки: перші з яких спрямовані на організацію обліків видри під час масових обстежень зимуючих птахів, другі передбачають стаціонарно-польові дослідження звірів різних екогруп (зокрема, в Ковалівсь-

⁶ MERIT Hydro Visualization and Interactive Map, online: <https://shorturl.at/fEFJZ>

ких плавнях, в Тилігульському лимані, Софіївському водосховищі на Інгулі). Без таких досліджень неможлива розробка дієвих, еколого-раціональних рекомендацій щодо охорони та збереження видри. Особливо вразливими є групи звірів, які мешкають в гідрмережі малих річок, деградація в умовах кліматичної нестабільності яких щороку поглиблюється.

Подяки

Автори щиро дякують І. В. Загороднюку за підтримку та допомогу в редагуванні статті. Автори не отримали жодної фінансової підтримки для проведення дослідження, за авторство та публікацію цієї статті.

References

- Abelentsev, V. I. 1968. *Mustelids*. Naukova Dumka, Kyiv, 1–280. (Series: Fauna of Ukraine. Vol. 1; Is. 3). [In Ukrainian]
- Andrusenko, A. 2012. The state of the population of river otter (*Lutra lutra*) on the territory of the National Park "Bugsy Gard". *Proceedings of the Theriological School*, **11**: 138–140. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Boplan, G. L. 1990 (1648). *Description of Ukraine, several provinces of the Kingdom of Poland, stretching from the borders of Muscovy to the borders of Transylvania [...]*. Naukova Dumka, Kyiv, 1–256. [In Ukrainian]
- Chanin, P. 2003. *Monitoring the Otter Lutra lutra. Conserving Natura 2000 Rivers. Monitoring Series*, **10**: 1–47. <https://bit.ly/42whZSf>
- Charlemagne, M. V. 1937. *Zoogeography of the Ukrainian SSR*. Kyiv, 1–247. [In Ukrainian]
- Didukh, J. P. (ed.). 2020. *Biotopes of the steppe zone of Ukraine*. DrukArt, Kyiv, Chernivtsi, 1–392. [In Ukrainian]
- Findlay, M., L. Alexander, C. Macleod. 2015. Site condition monitoring for otters (*Lutra lutra*) in 2011–2012. *Scottish Natural Heritage Commissioned Report*, № 521: 1–169. <https://bit.ly/3NMAUJJ>
- Hung, N., C. J. Law. 2016. *Lutra lutra* (Carnivora: Mustelidae). *Mammalian Species*, **48**: 109–122. [CrossRef](#)
- Korneev, O. P. 1959. River Otter in Ukraine, its ecology and ways of sustainable use. *Proceed. Zool. Mus., Kyiv State University*, **1** (6): 9–58. [In Ukrainian]
- Long-term... 1985. *Long-term data on the regime and resources of land surface waters. Vol. 2. Ukrainian SSR. Is. 1. Basins of the Western Bug, Danube, Dniester, Southern Bug (1976–1980)*. Gidrometeoizdat, Leningrad, 1–524. [In Russian]
- McCafferty, D. J. 2005. Ecology and conservation of Otters (*Lutra lutra*) in Loch Lomond and the Trossachs National Park. *The Glasgow Naturalist*, **24** (2): 29–35.
- Meyer, A. K. 1794. *Vestige, earth-measuring and aesthetic description of Ochakov land, contained in two reports*. Typogr. I. K. Shnor. St. Petersburg, 1–203. [In Russian] <https://www.twirpx.com/file/1405662/>
- Nakonechnyi, I. V., O. G. Poletaev. 2005. *Game Management in the South of Ukraine*. Mykolaiv, 1–445. [In Russian]
- Nakonechnyi, I. V. 2012. Ecological and epizootic approach in epidemic assessment of faunal groups of the Steppe zone of the South of Ukraine. *Bulletin of Taras Shevchenko National University of Kyiv. Biology series*, **60**: 35–39. [In Ukrainian]
- Nakonechnyi, I. V., V. V. Serebryakov. 2013. *Pathogens of natural focal infections in ecosystems of the South of Ukraine*. T. Shevchenko KNU, Kyiv, 1–227. [In Ukrainian]
- Nakonechnyi, I. V., V. V. Serebryakov. 2012. Ecological and epizootic characteristics of parasitocenotic communities of wetlands of the Northern Black Sea coast. *Ecology of Swamps and Peatlands*. Ed. V. V. Konishchuk. DIA, Kyiv, 120–125. [In Ukrainian]
- Nakonechnyi I. V., Yu. O. Khrystych. 2015. Hydrological state and seasonal mineralization of the water of the Mertvovid river within the village of Bratske, Mykolaiv region. *Journal of Agroecology*, No. 3: 45–51. [In Ukrainian] <https://bit.ly/42wF3QT>
- Nakonechna, Yu. O. 2020. Fish fauna and fisheries of the region. *Ecology of Mykolaiv region*. Ed. I. V. Nakonechny. Admiral Makarov NUS, Mykolaiv, 203–254. [In Ukrainian]
- Nakonechna, Y., A. Chugai. 2022. Hydromorphological and hydrochemical features of the Chichiklia River. *Problems of Chemistry and Sustainable Development*, **2**: 52–60. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Nakonechna, Yu. O., A. V. Chugay. 2021. Current state of the network of surface watercourses of the North-Western Black Sea coast. *Environmental Sciences*, **6** (33): 29–34. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Onyshchenko, V. A. 2016. *Habitats of Ukraine according to EUNIS classification*. Phytosociocenter, Kyiv, 1–56. [In Ukrainian]
- Panov, G. M. 2002. The dynamics of ranges and of abundances of semi-water fur-bearing mammals in Ukraine during second part of the 20th century. *Visnyk of Lviv University. Biology Series*, **30**: 119–132. [In Ukrainian]
- Quaglietta, L., V. C. Fonseca da Silva, A. Mira, L. Boitani. 2014. Sociospatial organization of a solitary carnivore, the Eurasian otter (*Lutra lutra*). *Journal of Mammalogy*, **95** (1): 140–150. [CrossRef](#)
- Riley, T., J. J. Waggitt, A. J. Davies. 2020. Distribution modelling of the Eurasian otter (*Lutra lutra*) on the isle of Anglesey, Wales. *Otter. Journal of the International Otter Survival Fund*, **6**: 30–39. <https://shorturl.at/MO278>
- Roman, E. G. 2000. Mammals of the mustelidae family of the Azov-Black Sea region of Ukraine. *Vestnik Zoologii — Supplements*, **14**: 129–135. [In Russian]
- Rozhenko, N. V. 2004. The dynamics and the current state of the fauna of carnivorous mammals in Dniester and Danube deltas. *Scientific Notes of the Taurida University. Series Biological Sciences*, **17** (56, No. 2): 115–120. [In Russian]
- Selyunina, Z. V., O. Y. Umanets. 2006. Changes in natural complexes of the Northern Black Sea coast under the influence of natural and anthropogenic hydrological factors. *Proceedings of the Theriological School*, **8**: 48–51. [In Ukrainian]
- Smiddy, P. 2016. Distribution of the otter *Lutra lutra* in the Munster River Blackwater catchment. *Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy, Series B*, **116** (2): 103–108. [CrossRef](#)
- Sorokina, L. Yu. 2019. *Unified classification of natural and anthropogenically changed landscape complexes*. Stal Publ. House, Kyiv, 1–105. [In Ukrainian] <https://bit.ly/3M4qVZV>
- Volokh, A. M. 2003. The current distribution and the numbers of the river otter (*Lutra lutra* L., 1758) in Ukraine. *Visnyk Zaporizhzhya National University. Phys., Math. and Biol. Sci.*, No. 1: 1–7. [In Ukrainian]
- Volokh, A. M., M. V. Rozhenko. 2009. River otter (*Lutra lutra* Linnaeus, 1758). In: Akimov, I. (ed.). *Red Data Book of Ukraine. Animals*. Globalconsulting, Kyiv, 543. [In Ukrainian]



HABITATS AND DIET OF THE EUROPEAN BISON IN THE TSUMANSKA PUSHCHA NATIONAL NATURE PARK (UKRAINE)

Vitalii Derkach¹, Halyna Herasymchuk¹, Volodymyr Loyko¹, Pavlo Khoyetskyy² 

Key words

Bison bonasus, biotope, seasonal patterns, growing season, forest stands, meadow complexes

doi

<http://doi.org/10.53452/TU2513>

Article info

submitted 07.03.2023
revised 12.06.2023
accepted 30.06.2023

Language

Ukrainian, English summary

Abstract

The conservation and restoration of the bison (*Bison bonasus* L.) is one of the fundamental issues of international importance in the Tsumanska Pushcha National Nature Park, Ukraine. The distribution of bison in the territory of the park and adjacent areas is associated with the specific requirements of the species regarding food and protective properties of the terrain. In spring, with the beginning of the growing season, the grass cover is thin and the amount of food is insufficient, so bison prefer swampy biotopes. In March–April, birch–alder and aspen–birch–alder stands provide optimal feeding conditions for the animals. Within the territory of spring distribution of bison, the biotopes they inhabit are represented by wet and fairly fertile sites (types C₃ and C₄), as well as moist and fairly infertile pine site (type B₃). Biotopes these animals inhabit during the spring–summer period (March–August) cover an area of about 1640 hectares, of which 350 hectares are within the national park, and the rest are part of the territory of the Muravyschen-sky and Sokyrchivsk forests of the Kivertsy Forestry State Enterprise. The territory of the forest districts is characterised by a mosaic structure of stands, alternating areas of broad-leaved and coniferous species, wetlands and grass glades with good feeding conditions for the animals. The animals have adapted to almost all types of forest biotopes. During the entire growing season, the trophic activity of bison is particularly high in pastures, forest clearings, and swampy meadows adjacent to woodlands. The main bison biotopes are located at a large distance from human settlements and characterised by poorly developed road network, low level of disturbance, and favourable living conditions. The current size of the bison population in the national park is 21 individuals, and the presence of calves and young animals is a sign of favourable conditions and positive population dynamics that may lead to further increase in the future. In order to minimise the impact of negative factors, relevant measures should be implemented to maintain the stability of the subpopulation, to protect the habitats of the animals, and to conduct active educational and informational activities in the park. The technologies of forest felling, harvesting of minor forestry products, and other forestry works must include elements aimed at preventing negative effects on bison.

Affiliations

¹ Tsumanska Pushcha National Nature Park (Kivertsy, Ukraine);

² Ukrainian National Forestry University (Lviv, Ukraine)

Correspondence

Pavlo B. Khoyetskyy; Ukrainian National Forestry University; 103 Chuprynsky Street, Lviv, 79057
Ukraine; Email: hpb@ua.fm;
orcid: 0000-0001-9726-953X

Cite as

Derkach, V., H. Herasymchuk, V. Loyko, P. Khoyetskyy. 2023. Habitats and diet of the European bison in the Tsumanska Pushcha National Nature Park (Ukraine). *Theriologia Ukrainica*, 25: 164–172. [In Ukrainian, with English summary]

Біотопи існування та живлення зубра в Національному природному парку Цуманська Пуща (Україна)

Віталій Деркач, Галина Герасимчук, Володимир Лойко, Павло Хосцький

Резюме. Збереження і відновлення популяції зубра (*Bison bonasus* L.) є одним із основних завдань Ківерцівського національного природного парку «Цуманська пуща». Поширення зубрів на території цього парку та суміжних територій пов'язане з видоспецифічними потребами кормових та захисних властивостей угідь. В весняний та літній період зубри надають перевагу заболоченим біотопам та лісовим масивам з добре розвиненим трав'яним покривом. Упродовж березня–квітня оптимальними кормовими умовами для тварин характеризуються березово-вільхові та осиково-березово-вільхові насадження. У межах весняного осередку поширення зубрів біотопи існування знаходяться в умовах сирого, вологого сугруду (Сз, С4) та вологого субору (Вз). Біотопи існування звірів впродовж весняно-літнього періоду (березень — серпень) охоплюють близько 1640 га, з яких 350 га знаходяться у національному парку, інші — у межах Муравищенського та Сокиричівського лісництв Державного підприємства «Ківерцівське лісове господарство». Територія лісництв характеризується мозаїчною структурою насаджень, чергуванням ділянок лісу з листяних та хвойних порід, заболочених ділянок та галявин з добрими кормовими умовами для тварин. Звірами освоєні майже всі типи біотопів лісництв. Упродовж усього вегетаційного періоду значна трофічна діяльність зубрів відбувається на прилеглих до лісових масивів пасовищах, лісових галявинах, заболочених луках. Основні біотопи зубра знаходяться на істотній відстані від населених пунктів, характеризуються малорозвиненою мережею доріг, незначним чинником неспокою, що формує сприятливі умови для їхнього існування. Сучасна чисельність становить 21 особину, а наявність молодняка і телят свідчить про сприятливі умови існування і позитивну динаміку чисельності Цуманської субпопуляції, що дає надію на подальше зростання її чисельності у майбутньому. З метою мінімізації впливу негативних чинників необхідні заходи з підтримки сталої субпопуляції, охорони середовищ існування звірів тощо. Технології рубок лісу, побічного користування лісом та інші лісгосподарські роботи повинні включати елементи, направлені на попередження негативного впливу на зубрів.

Ключові слова: *Bison bonasus*, біотоп, сезонність, вегетація, лісові насадження, лучні комплекси, національний парк «Цуманська пуща».

Вступ

Зубр (*Bison bonasus* L.) є одним з двох видів роду *Bison* фауни світу і єдиний вид у фауні України, найкрупніший представник сучасної лісової теріофауни Європи. Збереження і відновлення зубра є однією із важливих міжнародних проблем сучасного суспільства [Kryzhanovskiy 2007]. З 1965 р. у відповідності до програми відновлення виду проведено ре-акліматизацію зубра в Україні [Halaka 1973; Tatarinov 1973]. У тому ж році 15 голів завезли з Біловезької пущі (Білорусь) на територію Цуманського державного мисливського господарства Волинської області [Gerus & Kryzhanivskiy 2005; Smagol & Gavris 2013]. Тварин випустили в угіддя Звірівського лісництва, які на той час характеризувалися значною мозаїчністю та істотними кормовими ресурсами. Вони успішно акліматизувалися, збільшилась їх чисельність і на середину 90-х років XX ст. сформувалась стала Цуманська субпопуляція [Sharapa *et al.* 2008, Khojetsky 2010]. У 1994 р. вона досягнула максимальної чисельності і становила понад 200 голів [Bondarenko *et al.* 1999; Khojetsky 2011].

На початку XXI ст. зареєстровано значне зменшення чисельності, зумовлене неконтрольованим полюванням, яке, маючи глибоке соціальне коріння, набуло істотних обсягів, а також внаслідок зменшення площі високопродуктивних кормових угідь спричинене зміною вологості біотопів існування зубрів. У 2015 р., з початку функціонування Ківерцівського національного природного парку «Цуманська Пуща», чисельність тварин становила 12 голів (згідно офіційних статистичних даних обліку лісгосподарських підприємств). Сучасна чисельність становить 21 особину.

Проведені дослідження у різних субпопуляціях зубра України свідчать, що для тварин характерні сезонні переміщення зумовлені погодними умовами, кормовими та захисними властивостями біотопів [Delehan 2001; Kozlo 2006; Khoyetskyi 2007; Khoyetskyi 2009; Smagol *et al.* 2010]. В умовах Волинського Полісся біотопи зубрів представлені листяними лісами, які чергуються з відкритими галявинами [Smagol *et al.* 2011]. Сезонність стацій існування Цуманської субпопуляції подано у монографії В. Смаголя та Г. Гаврися [Smagol & Gavris 2013]. Автори зазначають, що з появою снігового покриву зубри переміщуються у південно-західну частину Цуманської Пущі та зосереджуються недалеко від годівниць із сіном, у квартали, які знаходяться неподалік господарських будівель Державного підприємства «Ківерцівське ЛГ».

Проте у сучасний період внаслідок проведення зимової підгодівлі вони локалізуються у кварталах 13, 16, 27, 28, 32, 40 Муравищенського лісництва (ДП «Ківерцівське ЛГ»), що знаходяться у північно-західній частині Цуманської пущі. Відбулися деякі зміни в переміщенні тварин в інші сезони зумовлені зміною кліматичних умов, зокрема зменшенням вологості, що вплинуло на кормові ресурси і на біотопи поширення звірів. Дослідження особливостей поведінки та живлення зубрів, одного з найбільших стадних фітофагів, становлять основу модельної реконструкції складу, структури та флористичного різноманіття лісо-лучних комплексів, які регулюються середовищевірною діяльністю цих тварин. Тому мета дослідження — аналіз сезонного поширення та видового різноманіття рослин, які є об'єктами живлення зубра, в угіддях Ківерцівського НПП «Цуманська Пуща» і суміжних територій.

Методика дослідження

Угіддя НПП окремими урочищами дисперсно розташовані на території основних землекористувачів — ДП «Цуманське ЛГ» та ДП «Ківерцівське ЛГ». Упродовж 2017–2022 рр. у межах парку та прилеглих угіддях державних підприємств лісового господарства досліджували лісорослинні умови біотопів існування зубрів, аналізували лісівничо-таксаційні описи окремих ділянок (виділів) та ін. У місцях постійного існування тварин аналізували склад панівного ярусу лісу, супутніх деревних порід, характеризували видовий склад підросту і підліску, надґрунтовий покрив, їх густоту [Vorobiov 1967]. Тип умов місцезростання наведено за едафічною сіткою Алексеева-Погребняка [Pogrebniak 1993]. Виділення біотопів ґрунтувалося на лісотипологічній основі із врахуванням стацій їх поширення у різні періоди року.

Упродовж 2016–2021 рр. живлення зубра вивчали шляхом стежування звірів, а також у місцях концентрації тварин тощо. На основі численних спостережень, в місцях виявлення зубрів фіксували свіжоз'їдені рослини з геоприв'язкою до відповідних кварталів, виділів для нанесення на карту-схему. Уточнення назв видів рослин та їх визначення проводили за визначником вищих рослин України [Dobrochaeva *et al.* 1987].

Результати та їх обговорення

Для зубрів характерна зміна локальних біотопів існування, що зумовлено сезонним ритмом вегетації рослинного покриву. Звірі споживають трав'яні та деревні види рослин, що визначає приуроченість їх життєдіяльності до мозаїчних угідь. В умовах вільного утримання зубри поїдають понад 110 видів рослин, у т. ч. об'їдають листя і пагони понад 30 дерево-чагарникових порід, обгризають і з'їдають кору 15 дерево-чагарникових видів, споживають 84 види трав і плоди п'яти видів деревних рослин [Tatarinov & Diakun 1969].

Навесні, з початком вегетації та за наявності рідкого трав'яного покриву і недостатньої кількості кормів, зубри надають перевагу заболоченим біотопам, які характеризуються кращими кормовими умовами. Упродовж березня–квітня оптимальними умовами існування для тварин слугують березово-вільхові та осиково-березово-вільхові насадження на території Муравищенського лісництва (квартали 14, 27, 28, 16, 53) (рис. 1), які займають широку понижену смугу із фрагментами боліт і заболочених лук. У трав'яному покриві переважають осоки: зближена (*Carex appropinquata*), видовжена (*C. elongata*), чорна (*C. nigra*), омська (*C. elata*), а також очерет (*Phragmites* sp.) і куничник сіруватий (*Calamagrostis canescens*).

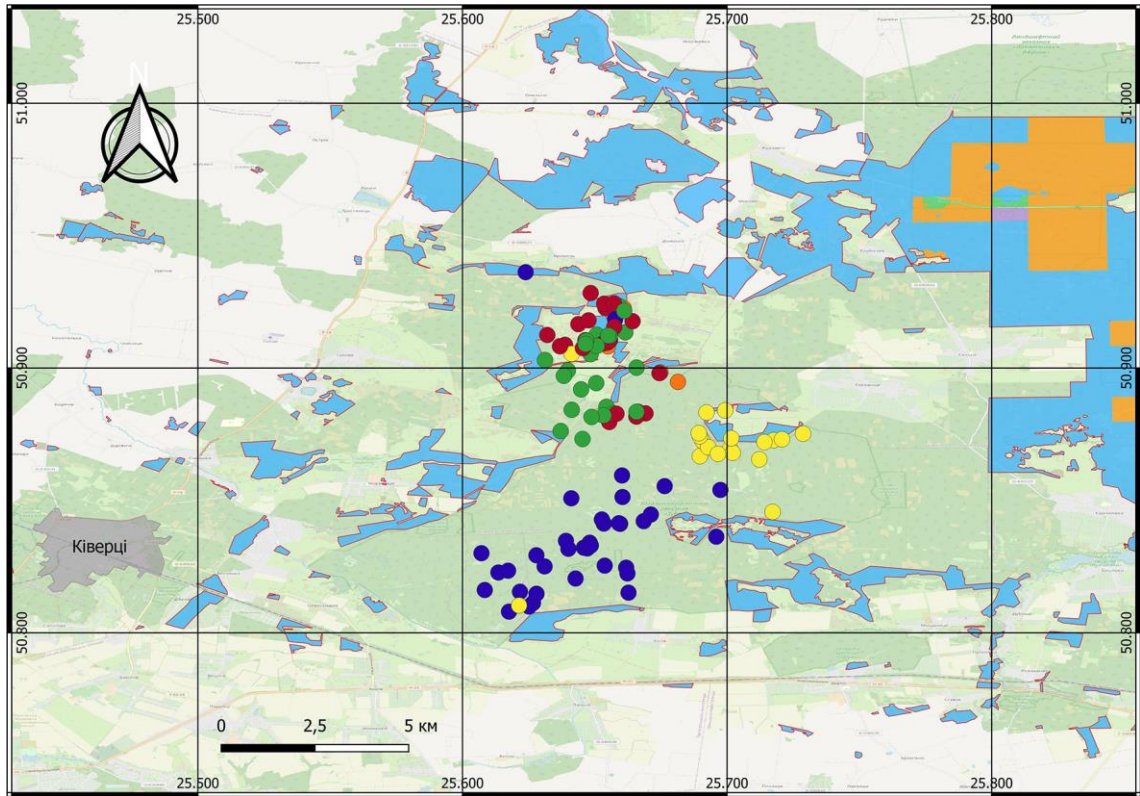


Рис. 1. Карта-схема біотопів поширення зубрів Цуманської субпопуляції (*Bison bonasus*) на території Ківерцівського НПП «Цуманська пуща» та прилеглих територій. Позначення: блакитні ареали — господарська зона Парку, помаранчеві ареали — заповідна зона Парку. Коліркові кола: ● (синій) — зима, ● (жовтий) — весна (березень–квітень), ● (червоний) — початок літа (травень–червень), ● (зелений) — літо (липень–серпень).

Fig. 1. Map-scheme of biotopes inhabited by bison of the Tsuman subpopulation in the territory of the Tsumanska Pushcha National Nature Park and adjacent areas. Legend: blue areas—economc zone of the park; orange areas—protected zone of the park. Coloured circles: ● (blue) winter, ● (yellow) spring (March–April), ● (red) early summer (May–June), ● (green) summer (July–August).

У складі мішаних насаджень переважають листяні породи, перший ярус утворюють вільха (*Alnus glutinosa*) або береза (*Betula pendula*), трапляється дуб (*Quercus robur*), у численних пониженнях поширені заболочені вільшаники. Другий ярус формують осика (*Populus tremula*), ясен (*Fraxinus excelsior*), верба біла (*Salix alba*). Підлісок представлений переважно вербою козячою (*S. caprea*), крушиною ламкою (*Frangula alnus*) і ліщиною звичайною (*Corylus avellana*). Надґрунтовий покрив середньої густоти, однак по мірі росту листя на деревах він стає рідшим внаслідок значного затінення підліском та верхніми ярусами деревостану [Smagol et al. 2022]. За віком, основна частина всіх деревостанів на території весняного поширення зубра належить до пристигаючих насаджень. У межах весняного осередку поширення тварин біотопи їх існування знаходяться в умовах вологого та сирого сугруду (С₃, С₄) та волого субору (В₃). Весною за рідкого трав'яного покриву, недостатньої кількості кормів зубри активно переміщуються у пошуках корму. У середині літа вони зосереджуються на ділянках з достатніми кормовими ресурсами і упродовж тривалого терміну їх не залишають.

Площа осередку весняно-літнього поширення зубрів (травень–червень) охоплює 725 га лісових насаджень Муравищенського (квартали 5, 6, 4, 49) і Сокиричівського (кв. 1, 2, 11, 12, 13) лісництв. Переміщення тварин навесні й влітку відбувається поступово у напрямку з півдня на північний схід, де лісові насадження сформовані в умовах вологої грабової судіброви та сирого чорновільхового сугруду. Вони також надають перевагу середньовіковим та пристигаючим деревостанам із вільхи чорної та берези повислої [Smagol et al. 2022] (рис. 2).



Рис. 2. Сирий чорновільховий сугруд та місця відпочинку зубрів. Фото авторів, 24.05.2022.

Fig. 2. Wet black alder fairly fertile site type and bison resting places. Photo by the authors, 24.05.2022.

Траплялися зубри і в чорницевих та зеленомохово-чорницевих соснових насадженнях. Серед супутніх порід у складі деревостанів найбільший відсоток становлять дуб, осика, граб, ясен. У густому підліску переважають ліщина звичайна, крушина ламка, верба козяча, горобина звичайна (*Sorbus aucuparia*), із трав — ожина сиза (*Rubus caesius*) та малина лісова (*Rubus idaeus*). У трав'яному покриві представлені лісові та болотні види, тут чітко помітний вплив льодовикових вод на формування рослинності за наявності ділянок з багатими ґрунтами. У західній частині території поширення зубра простягається смуга лісів, які зростають у багатих лісорослинних умовах і прилягають до осушеного лучно-болотного масиву урочища «Добра», багатого на різнотрав'я пасовища [Andrienko & Klestov 2004]. Вологий та затінений ліс є багатим флористично і представлений, переважно, кропивою дводомною (*Urtica dioica*), яглицею звичайною (*Aegopodium podagraria*), зеленчуком жовтим (*Lamium galeobdolon*), квасеницею звичайною (*Oxalis acetosella*), гравілатом річковим (*Geum rivale*), безщитником жіночим (*Athyrium filix-femina*), копитняком європейським (*Asarum europaeum*) тощо. На пониженій та зволоженій території поширена осока пухирчаста (*Carex vesicaria*), північні болотні (*Iris pseudacorus*), калюжниця болотна (*Caltha palustris*), паслін солодко-гіркий (*Solanum dulcamara*) та інші [Blazhko 2000].

У період активності кровосисних комах тварини надають перевагу грабовим судібровам та боровим грядам, які добре продуваються вітром. Для свого відпочинку вони використовують лежки, які розміщені під деревами у вигляді вибитих ям за відсутності трав'яного покриву (див. рис. 3). Їх тварини використовують протягом декількох років.

Про значення трав'янистої рослинності, яка становить 80% раціону зубрів, свідчить ряд публікацій [Tatarinov & Diakun 1969; Khoyetsky 2002; Khoyetsky 2012; Smagol *et al.* 2011]. Автори наголошують на сезонній принадності трав'янистих кормів саме у вегетаційний період, коли їх енергетична цінність незрівнянно вища від деревно-чагарникових кормів.

Таблиця 1. Біотопи поширення Цуманської субпопуляції зубра

Table 1. Biotopes of distribution of the Tsuman subpopulation of bison

Період року	Тип лісу	Біотопи
Ранньо-весняний (березень-квітень)	Вологий дубово-сосновий субір, сирий чорновільховий сугруд, волога та сира грабова судіброва, вологий грабово-дубово-сосновий сугруд	Евтрофні болота зарослі вільхою чорною або березою, сіножаті, галявини, листяні та хвойні насадження
Весняно-літній (травень-червень)	Вологий та сирий дубово-сосновий субір, сирий чорновільховий сугруд, вологий грабово-дубово-сосновий сугруд, волога грабова судіброва	Листяні насадження, заболочені луки, евтрофні болота зарослі вільхою та березою, чорницеві та зеленомохові-чорницеві субори
Літній	Вологий та свіжий дубово-сосновий субір, сирий чорновільховий сугруд, волога грабова судіброва	Лісові галявини, пасовища, листяні насадження (заболочені вільшаники)
Осіnnий	Вологий та сирий субір, мокрий березово-сосновий субір, сирий та мокрий чорновільховий сугруд, грабова судіброва	Евтрофні болота зарослі вільхою та березою, дубово-сосновий та грабовий ліс, сіножаті.
Зимовий	—	Підгодівельні майданчики

Для Цуманської субпопуляції зубра притаманна сезонні зміни ділянок існування. По мірі переміщення на північ (квартали 65, 64, 48, Муравищенське лісництво), тип умов місцезростання змінюється від сирого чорновільхового сугруду на вологий (місцями свіжий) субір (В2-3), де основними породами виступають вільха, сосна та дуб (табл. 1).

Таким чином, заболочені вільшаники, березняки, частина яких поширена у багатших лісорослинних умовах з домішкою дуба, і чорницеві субори, є кормовими біотопами зубра. Впродовж усього вегетаційного періоду значна трофічна діяльність тварин проходить на лісових галявинах, прилеглих до лісових масивів пасовищах, заболочених луках.

Субпопуляція зубра характеризується високою адаптаційною здатністю і кормовою пластичністю. У літній період достатньо кормів звірі знаходять у середньозатінених вільшаниках та похідних вільшняках з достатньою кількістю вологи та зарослими густопереплетеними злаковими травами, очеретом та ін. Свіжість трав зберігається до пізньої осені, що зумовлює вибір тваринами біотопів. Зубри проводять у вільшаниках більшу частину літа. Насадження характеризуються властивими видами трав, які охоче поїдають тварини (табл. 2):

куничник прямий (*Calamagrostis neglecta*), просянка розлога (*Milium effusum*), костриця овеча (*Festuca ovina*), стоколос м'який (*Bromus hordeaceus*), чина лісова (*Lathyrus sylvestris*), горошок лісовий (*Vicia sylvatica*), кропива дводомна, гірчак перцевий (*Persicaria hydropiper*), жовтець кашубський (*Ranunculus cassubicus*) і повзучий (*R. repens*), гравілат річковий, перстач болотний (*Comarum palustre*), хвощ лісовий (*Equisetum sylvaticum*), безщитник жіночий, теліптерис болотний (*Thelypteris palustris*), жовтяниця черговоліста (*Chrysosplenium alternifolium*), осот звичайний (*Cirsium lanceolatum*), підмаренник болотний (*Galium palustre*) і багновий (*G. uliginosum*), вовконіг європейський (*Lycopus europaeus*), яглиця звичайна, ситник розлогий (*Juncus effusus*), осока лисяча (*Carex vulpina*) та багато інших.

Загалом кормовий раціон зубра налічує 183 види рослин, які належать до 52 родин. Родина Роасеае представлена 21 видом, по 12 видів зареєстровано з родин Rosaceae, Astraceae, 11 видів — з родини Fabaceae. В інших родин налічується менше 10 видів. Понад 20 родин представлені одним видом.

Важливе значення для зубрів становлять прилеглі до лісових масивів урочища «Юзефіна», «Добра» та «Софіївка». Пасовища урочищ із різнотрав'я сформувалися тут після проведеної меліорації.

Рослинність відкритих стацій досить різноманітна за видовим складом:

конюшина повзуча (*Trifolium repens*) і середня (*T. medium*), горошок мишачий (*Vicia cracca*), медова трава шерстиста (*Holcus lanatus*), підмаренник чіпкий (*Galium aparine*), ожика рівнинна (*Luzula campestris*), осока висока (*Carex elata*), тимофіївка лучна (*Phléum pratense*), тонконіг лучний (*Poa pratensis*), пажитниця багаторічна (*Lolium perenne*), дзвінець малий (*Rhinanthus minor*) та інші [Andrienko 2006].

Для випасу зубри вибирають вечірні та ранкові години. Вдень, стурбовані надокучливими комахами, розшукують затінені місця, де можуть під час масового нападу оводів тертися до дерев. Ввечері знову виходять на пасовища, де пасуться всю ніч. Тут зубри надають перевагу лісовим галявинам та сіножатям. Для них характерна певна поведінка при випасі на відкритих пасовищах — чергування поїдання рослин з переходами від одного місця до іншого, що забезпечує рівномірне відновлення фітомаси трав'яних рослин [Khoyetskyy 2003]. Територія сезонного ареалу поширення зубрів характеризується найкращими біотопами, що знаходяться у віддалених місцинах з малорозвиненою мережею доріг, населених пунктів та багатою кормовою базою.

По мірі висихання луків тварини переміщуються під намет лісу до штучно створених водойм, які використовують як водопій. У спекотливу погоду, вони відвідують водопій двічі на добу. Зубри ніколи не використовують калюжі, болото. Купальнею тваринам слугує пісок або розрихлена суха земля. Для цього вони вибирають місця вільні від трави, створюючи заглиблення, які по народному називають «купальнями» зубрів (рис. 4).

Таблиця 2. Кількість видів рослин, які входять до раціону зубра

Table 2. The number of plant species included in the bison's diet

Родина	Кількість видів	Тип лісорослинних умов	Родина	Кількість видів	Тип лісорослинних умов
Adoxaceae	2	CD ₂₋₄	Lamiaceae	8	B ₂₋₅ CD ₁₋₅
Apiaceae	5	CD ₂₋₄	Liliaceae	4	B ₂₋₃ CD ₂₋₄
Aristolochiaceae	1	CD ₂₋₃	Malvaceae	1	CD ₂₋₄
Asparagaceae	3	CD ₂₋₃	Menyanthaceae	1	BCD ₄₋₅
Astraceae	12	A ₁₋₂ B ₁₋₄ C ₁₋₅ D ₂₋₅	Oleaceae	1	D ₂₋₃
Balsaminaceae	1	CD ₄₋₅	Onagraceae	2	CD ₂₋₅
Betulaceae	6	AB ₂₋₄ CD ₂₋₅	Orchidaceae	1	ACD ₂₋₃
Brassicaceae	3	ABD ₂₋₃	Orobanchaceae	1	ABC ₁₋₂
Boraginaceae	3	A ₁₋₂ B ₁₋₃ C ₁₋₅ D ₂₋₅	Oxalidaceae	1	CD ₃₋₄
Campanulaceae	4	A ₁₋₂ BC ₁₋₃ D ₂₋₃	Primulaceae	3	BC ₂₋₄
Caprifoliaceae	2	C ₃₋₄ D ₂₋₄	Poaceae	21	A ₁₋₂ B ₁₋₃ CD ₁₋₅
Caryophyllaceae	6	B ₂ CD ₂₋₅	Polygonaceae	4	A ₁₋₃ BCD ₂₋₄
Celastraceae	2	CD ₂₋₃	Ranunculaceae	8	CD ₂₋₅
Convolvulaceae	2	CD ₄₋₅	Rhamnaceae	1	CD ₂₋₄
Cyperaceae	8	B ₃₋₄ CD ₃₋₅	Rosaceae	12	B ₂₋₅ CD ₁₋₅
Dennstaedtiaceae	1	BC ₂₋₃	Rubiaceae	5	B ₂₋₃ CD ₂₋₄
Dryopteridaceae	2	CD ₂₋₄	Salicaceae	1	BCD ₃₋₄
Equisetaceae	5	BCD ₂₋₄	Sapindaceae	2	CD ₂₋₄
Ericaceae	5	AB ₁₋₅ C ₁₋₄ D ₃₋₄	Saxifragaceae	1	CD ₄₋₅
Euphorbiaceae	1	D ₂₋₃	Scrophulariaceae	3	B ₄ C ₂₋₄ D ₁₋₄
Fabaceae	11	BCD ₁₋₃	Solanaceae	1	CD ₄₋₅
Fagaceae	1	CD ₂₋₃	Thelypteridaceae	1	CD ₄₋₅
Geraniaceae	3	CD ₂₋₄	Thymelaeaceae	1	CD ₂₋₃
Hypericaceae	2	A ₁₋₂ BC ₁₋₃	Urticaceae	2	CD ₃₋₅
Iridaceae	1	CD ₄₋₅	Vacciniaceae	1	AB ₃₋₅
Juncaceae	2	AD ₂₋₃ BC ₂₋₅	Violaceae	1	CD ₂₋₃



Рис. 4. Купальня зубра. Фото авторів, 04.05.2018 (ліворуч) та 24.05.2022 (праворуч).

Fig. 4. Bison wallow. Photo by the authors, 04.05.2018 (left) and 24.05.2022 (right).

Отже, в умовах мінімального антропогенного навантаження дислокація тварин визначається переважно наявністю кормів, при істотному впливі фактора неспокою збільшується значення захисних властивостей біотопу. Значення лучних формацій істотно збільшується у другій половині весни, що зумовлено інтенсивною вегетацією трав'янистої рослинності. У цей період лісові насадження відіграють зазвичай захисну функцію. Трави та чагарники становлять основу кормового раціону зубрів.

Зменшення або збільшення споживання тваринами кожного виду трав і чагарників пов'язано із змінами вмісту поживних речовин упродовж року. В ранньовесняний період, коли трав'яниста рослинність рідка, основу живлення зубрів становлять кора і пагони дерев та молода ожина. У пізньовесняний період (кінець квітня-травень) вони найчастіше поїдають калужницю болотну, очеретянку звичайну (*Phalaris arundinacea*), розрив траву звичайну (*Impatiens noli-tangere*), безщитник жіночий. Також у раціон тварин входять пагони та кора дерев та чагарників: бруслини бородавчастої (*Euonymus verrucosus*), осики, ясена звичайного, верби козячої тощо.

Біотопи існування звірів впродовж весняно-літнього періоду (березень–серпень) охоплюють близько 1640 га, з яких 350 га знаходяться у Парку, інші — у межах території Муравищенського та Сокиричівського лісництв ДП «Ківерцівський ЛГ». Територія лісництв характеризується мозаїчною структурою насаджень, чергуванням ділянок лісу з листяних та хвойних порід, заболочених ділянок та галявин з хорошими кормовими умовами для тварин.

Висновки

Чисельність Цуманської субпопуляції зубра в угоддях Ківерцівського національного природного парку «Цуманська пуща» є незначною і становить 21 особину. Угоддя парку та прилеглих територій державних підприємств лісового господарства характеризуються хорошими кормовими і захисними умовами для звірів. Листяні (дубові та грабово-дубові), мішані (з переважанням дуба та сосни) та соснові насадження, заболочені ділянки і численні водотоки на досліджуваній території формують різноманітні біотопи. В умовах парку виділено понад 10 біотопів, тваринами освоєні майже всі типи біотопів.

Поширення зубрів пов'язане з видоспецифічними потребами у кормових та захисних властивостях угідь. Упродовж весняно-літнього періоду за віковою характеристикою, основна

частка усіх деревостанів на території сезонного ареалу зубра відноситься до пристигаючих лісових насаджень, що зумовлено передусім оптимальними (захисними та кормовими) умовами існування, і рідко трапляються у молодих насадженнях. В усі сезони року найкращими кормовими умовами для звірів характеризуються узлісся та лісові галявини з домінуванням злакових, розових, айстрових та бобових видів рослин, у пошуках яких тварини здійснюють переміщення. У раціоні виявлено 183 види рослин.

За типами лісорослинних умов вони найчастіше траплялися у сугрудах в едафотопях С₃, С₄, у суборах — В₂, В₃. Весняно-осінні місця життєдіяльності зубрів — переважно лісові біотопи, вільшняки, зазвичай обводнені, із розрідженою вільхою, та трав'яні (лучні) угруповання (включаючи колишні сінокоси та пасовища).

Подяки

Дослідження проведено за власною ініціативою авторів, поза будь-якими плановими чи грантовими темами.

References

- Andrienko, T. L., M. L. Klestov. 2004. *Biodiversity of the Tsumanska Pushcha and the issue of its conservation*. Phytosociological Center, Kyiv, 1–136. [In Ukrainian]
- Andrienko, T. L. 2006. *Phytodiversity of the Ukrainian Polissia and its protection*. Phytosociological Center. Kyiv, 1–316. [In Ukrainian]
- Blazhko, O. A. 2000. Analysis of the flora of the Tsumanska Pushcha. *Natural Resources, ecology and health protection of the Polissia*. Issue III. Lutsk, 17–21. [In Ukrainian]
- Bondarenko, V. D., R. P. Kotsaba, P. B. Khojetskyy. 1999. Are bison over the abyss again? *Scientific Bulletin: Collection of scientific and technical works*, 9: 120–126. [In Ukrainian]
- Delehan, I. V. 2001. Species composition and frequency of eating woody, shrubby and herbaceous plants by bison in the conditions of the Ukrainian Carpathians. *Bulletin of the Zaporizhzhya State University*, No. 1: 1–8. [In Ukrainian]
- Dobrochaeva, D. N., M. I. Kotov, Yu. N. Prokudyn, et al. 1987. *Determinant of higher plants of Ukraine*. Naukova dumka, Kyiv, 1–548. [In Russian]
- Gerus, K., V. Kryzhanivskiy. 2005. Current status of bison populations in Ukraine. *Bulletin of Lviv University*, 39: 110–113. [In Ukrainian]
- Halaka, B. O. 1973. Present-day distribution of bison (*Bison bonasus* L.) in Ukraine. *Collection of works of the Zoological Museum*, 35: 85–87. [In Ukrainian]
- Khojetskyy, P. B. 2002. On the migration of bison in the Rosokhatsky Polonyna. *Scientific Bulletin: Collection of scientific and technical works*, 12 (3): 83–86. [In Ukrainian]
- Khojetskyy, P. B. 2003. The state of the bison population (*Bison bonasus* L.) in the Skole Beskydy. *Scientific Bulletin of Lviv University*, 32: 128–133. [In Ukrainian]
- Khojetskyy, P. B. 2007. Impact of environmental factors on the number of bison population (*Bison bonasus* L.). *Bulletin of the Vasyl Stefanyk Carpathian National University (Ivano-Frankivsk)*, 7–8: 136–138. [In Ukrainian]
- Khojetskyy, P. B. 2009. Stan populacji żubra (*Bison bonasus* L.) w zachodnim regionie Ukrainy. *European Bison Conservation Newsletter*, 2: 30–33. <https://shorturl.at/lqyX7>
- Khojetskyy, P. B. 2010. Reasons for extinction of the European bison (*Bison bonasus* L.) in the Western region of Ukraine. *European Bison Conservation Newsletter*, 3: 25–31.
- Khojetskyy, P. 2011. The history and current state of the *Bison bonasus* L. population in Western Ukraine. *European Bison Conservation Newsletter*, 4: 21–30.
- Khojetskyy, P. 2012. The prospects for *Bison bonasus* (L.) restoration to the Eastern Carpathians in the Ukraine. *European Bison Conservation Newsletter*, 5: 73–78.
- Kozlo, P. G. 2006. Dynamics of the number of bison (*Bison bonasus*) in Belarus. *Forestry of Ukraine in the context of global trends in the development of Forestry: Proceedings of the International conference*. Lviv, 230–232. [In Ukrainian]
- Kryzhanovskiy, V. I. 2007. Action plan for the conservation of bison (*Bison bonasus* L.) in the fauna of Ukraine. *Hunting and fishing in Ukraine*. Kyiv, 25–33. [In Ukrainian]
- Pogrebniak, P. S. 1993. Forest Ecology and forest typology. Selected works. Naukova Dumka, Kyiv, 1–496. [In Ukrainian]
- Sharapa, O. P., V. M. Smagol, P. B. Khojetsky. 2008. Dynamics of the number of bison in the lands of the Zviriv Hunting State Enterprise. *Scientific Bulletin of UNFU*, 19 (8): 73–80. [In Ukrainian]
- Smagol, V. M., O. S. Sharapa, P. B. Khojetskyy. 2010. Prospects for the restoration of bison (*Bison bonasus* L.) in the National Nature Park "Skole Beskydy". *Scientific Bulletin of NUBiP of Ukraine*, 147: 353–361. [In Ukrainian]
- Smagol, V. M., A. V. Sagaidak, O. S. Sharapa. 2011. Forestry and ecological characteristics of seasonal bison distribution stations (*Bison bonasus* L.) in the territory of the Zviriv Forest Hunting State Enterprise. *Scientific reports of NUBiP of Ukraine [electronic journal]*, 5 (27): 1–10. [In Ukrainian] <https://shorturl.at/hnACO>
- Smagol, V. M., G. G. Gavis. 2013. Bison, *Bison bonasus* (Mammalia, Artiodactyla) in Ukraine: population dynamics, distribution, stations and limiting factors. Kyiv, 1–127. [In Russian]
- Smagol, V., P. Khojetskyy, V. Yarysh, V. Smagol, K. Maievskiy, G. Plumb. 2022. Habitat characteristics of European bison (*Bison bonasus*) in Ukraine. *European Journal of Wildlife Research*, 68: 29. [CrossRef](https://doi.org/10.1007/s00433-022-02000-0)
- Tatarinov, K. A., F. A. Diakun. 1969. Reacclimatization of bison in the forests of Volyn region. *Zoologicheskii Zhurnal*, 48 (4): 612–614. [In Russian]
- Tatarinov, K. A. 1973. *Vertebrate Fauna of Western Ukraine*. Lviv University Publishing House. Lviv, 1–257. [In Ukrainian]
- Vorobiov, D. V. 1967. *Methods of forest typological research*. Urozhai, Kyiv, 1–388. [In Russian]



THE ELK (*ALCES ALCES*) AT THE SOUTHERN LIMIT OF ITS GEOGRAPHIC RANGE: POPULATION STATUS IN THE CENTRAL POLISSIA, WOLF PREDATION, AND VULNERABILITY TO CLIMATE WARMING

Sergiy Zhyla 

Key words

elk, wolf, climate change, predation, Polissia, Ukraine

doi

<http://doi.org/10.53452/TU2515>

Article info

submitted 05.04.2023

revised 26.06.2023

accepted 30.06.2023

Language

Ukrainian, English summary

Abstract

In the latter less hot years after the decline in the number of elk (2019–2020), the stabilisation and increasing trend in the number of this species have been observed throughout the study area. Due to migrations, the winter elk population exceeds the summer one and amounts to 2 individuals/thousand hectares (40 individuals; against 1.3 individuals/1 thousand hectares in summer) in the Polissia Reserve, and 1–6 individuals/1 thousand hectares (940 individuals) in the Chornobyl Reserve. Data on the vulnerability of elk to climate change are presented. In hot weather at different times of the year, elks may show signs of heat stress. In summer, elk can be inactive, and in the leafless period, when chased by wolves, they can get heat stress and die. In the heat of the day, elk choose swamps, waterlogged forests with a dense tree canopy and better cooling, which are comfortable for these ungulates in the face of global warming. Climate change causes marshes to dry up and overgrow, reduces the moisture content of habitats, and worsens the fodder capacity of the land. In case of even partial restoration of lowland marshes in the Chornobyl Biosphere Reserve, the reserves of summer and winter food for elk may increase by 2–3 times. In the Polissia Reserve, in 2011–2013, lowland bogs with bush willows (*Salix*) were restored on fallow land near the Zholobnytsia drainage system, creating highly productive habitats for the elk, which is a promising measure for different areas of Polissia. Climate warming has led to an increase in the red deer (*Cervus elaphus*) population and a decrease in the elk population in the Polissia, and if no special measures are taken, these trends will intensify. Outside of protected areas, given the lack of a high legal status for wolves (*Canis lupus*), a strategy for conserving the elk population and reducing predation mortality in combination with other elk habitat management strategies can be recommended to hunting ground users, including limiting poaching, restoring the natural regime of forest fires in reserves, improving winter provision of branch fodder, reducing the disturbance factor, and introducing a ban on staying in the forest with dogs for berry and mushroom pickers.

Affiliations

Chornobyl Radiation and Ecological Biosphere Reserve (Ivankiv, Ukraine)

Correspondence

Sergiy Zhyla; Chornobyl Radiation and Ecological Biosphere Reserve; 28 Tolochyna Street, Ivankiv, Kyiv Oblast, 07201 Ukraine; Email: drevazila@gmail.com; orcid: 0000-0002-3471-6790

Cite as

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

Лось (*Alces alces*) на південній межі ареалу: стан популяції Центрального Полісся, хижацтво вовка та вразливість до потепління клімату

Сергій Жила

Резюме. В останні менш спекотні роки після спаду чисельності лося (2019–2020) спостерігаються стабілізація і тенденція до зростання чисельності цього виду на всій території дослідження. Завдяки міграціям зимова чисельність лося перевищує літню і становить у Поліському заповіднику 2 ос./тис. га (40 ос.; проти літніх 1,3 ос./тис. га), у Чорнобильському заповіднику — 1–6 ос./1 тис. га (940 ос.). Наведені дані про вразливість лося до змін клімату. У спекотну погоду в різні періоди року у лося можуть спостерігатися ознаки теплового стресу. Влітку лосі можуть знаходитись у малорухомому стані, а в безлистяний період при переслідуванні вовками потрапляти у тепловий стрес і гинути. Лосі в спеку вибирають болота, перезволожені ліси зі щільним наметом деревостану та кращим охолодженням, котрі є комфортними для цих копитних в умовах глобального потепління. Кліматичні зміни спричиняють пересихання і заростання боліт, зменшують зволоженість біотопів, погіршують кормову ємність угідь. У разі навіть часткового відновлення низинних боліт у Чорнобильському біосферному заповіднику запаси літніх і зимових кормів для лося можуть зрости у 2–3 рази. У Поліському заповіднику у 2011–2013 р. на перелогах біля Жолобницької осушувальної системи було відновлено низинні болота з кущовими вербами (*Salix*), що сформувалися високопродуктивні оселища для лося, що є перспективним заходом для різних районів Полісся. Потепління клімату спричинило збільшення популяції оленя (*Cervus elaphus*) і скорочення популяції лосів на Поліссі, і в разі неприйняття спеціальних заходів ці тенденції будуть посилюватися. За межами природоохоронних територій, зважаючи на відсутність високого правового статусу вовка (*Canis lupus*), можна рекомендувати користувачам мисливських угідь стратегію збереження популяції лося і зменшення його смертності від хижацтва в поєднанні з іншими стратегіями управління лосиними оселищами, включно з обмеженням браконьєрства, відновленням природного режиму лісових пожеж в заповідниках, покращення зимового забезпечення гілковим кормом, зниження фактору непокоєння, упровадження заборони перебування у лісі з псами для збирачів ягід і грибів.

Ключові слова: лось, вовк, зміни клімату, хижацтво, Полісся, Україна.

Вступ

Лось — великого розміру вид північного походження, котрий особливо чутливий до змін клімату на південній межі ареалу у Центральному Поліссі України. Інші популяції цього виду на півдні ареалу знижують чисельність або мають невисоку життєздатність [Ruprecht *et al.* 2016]. Зважаючи на важливість проблематики потепління клімату терморегуляційна поведінка лося є популярною темою в сучасній прикладній екології.

Окрім того, лось — важливий екосистемний вид-інженер [Morales *et al.* 2010]. Цей вид виділяє тепло переважно завдяки диханню та теплопровідності, оскільки не здатний розсіювати тепло завдяки потовиділенню. Цей великий ссавець з критичним співвідношенням поверхні тіла до об'єму має повільний теплообмін порівняно з меншими видами, що обумовлює сповільнену реакції та зниження адаптивності до змін температури [Gardner *et al.* 2011]. Це робить лося ідеальним модельним видом до змін клімату, вивчення впливу підвищення температури на зміни поведінки та фізіологічний стан [Beest *et al.* 2012; Broders *et al.* 2012]. При цьому вид прискорює дихання, збільшуючи енергетичні витрати на терморегуляцію та підвищуючи споживання кисню [Renecker & Hudson 1986].

У Європі дослідження теплового стресу у лосів проводились переважно у скандинавських країнах. При цьому ці копитні рятувалися від високих температур, ховаючись в тіні під наметом деревостану (кронами), і вибирали достатньо високі та густі лісові насадження [Beest *et al.* 2012]. Під час спеки тінь і густі хащі лісу також може забезпечити ефективний захист від кровосисних комах, переслідування яких сильніше у більш теплому освітленому сонцем середовищі, ніж у затінених місцях.

Наукова інформація про фактори негативного впливу має важливе значення, оскільки зниження життєздатності популяції лося з причини потепління клімату здатне викликати скорочення чисельності і ареалу виду. Зміна клімату здатна впливати на глобальному рівні у Європі. При цьому південно-західні популяції лося у Європі мають не тільки специфічні адаптації, але і найвищу генетичну різноманітність [Niedziałkowska *et al.* 2016]. Тому південні популяції лося на межі ареалу виду повинні мати особливий статус охорони.

Потепління клімату на південній межі ареалу здатне зменшити ємність оселищ, особливо інтенсивно, зважаючи на катастрофічний стан боліт і їх часті пересихання у другій половині літа. Ємність ландшафту — це кількість копитних тварин, яку ландшафт може забезпечити поживними властивостями, без того, щоб особини не відчували погіршення стану тіла [Hobbs *et al.* 1985].

В Україні інформацію про літні і зимові оселища лося, про структуру лісу, місця розміщення раннесукцесійної рослинності можна отримати у місцевому лісгоспі у таксаційних описах незіжмкнуті лісові культури, згарища, лісові молодняки до 10 років.

Лось має високу яскравість поширення у раннесукцесійному середовищі з високими запасами гілкового корму у місцях заготівлі деревини та комфортному середовищі (необхідного режиму сезонної терморегуляції) [Fisher *et al.* 2005].

Рослинність ранніх сукцесійних спільнот після заготівлі деревини включає види, які є кращим кормом для лосів і є достатньо якісними, щоб підтримувати високу щільність лося порівняно зі старовіковими лісами [Peterson *et al.* 2020; Schrempf *et al.* 2019].

Доступ до великої кількості високоякісного корму може покращити фізіологічний стан, що є життєво важливим для видів у регіонах з екстремально теплими температурами.

Лось може уникати нещодавно вирубаних територій через непокоєння та лісозаготівельні роботи у сусідніх насадженнях, відсутність рослинності одразу після лісозаготівель, вивезення лісопродукції або зміну складу раннесукцесійної рослинності в бік небажаних кормів [Milligan *et al.* 2013].

Незважаючи на ці застереження, раннесукцесійне середовище існування є вкрай важливим для лося і частіше всього має основне значення при виборі середовища існування [Mumma *et al.* 2021]. Після 1992 р. в Україні розпочалося стрімке щорічне зменшення чисельності лося на $25,3 \pm 5,8$ %, котре було зумовлене надмірним полюванням. Вилучення перевищувало річний приріст популяції. До кінця XX ст. лосі були винищені з більшості районів степової зони. Сучасний південний ареал лося став обмеженим лісовими середовищами існування. Унікальна степова популяція зникла з України [Volokh 2009]. Динаміка чисельності лося у великій мірі відбувалася за рахунок міграцій і розселення, котрі частково описані у науковій літературі [Volokh 2008]. Насправді степова українська популяція в умовах потепління клімату навіть без впливу браконьєрства без постійної міграції і розселення з півночі нежиттєздатна.

Основними причинами зменшення чисельності лося в Україні традиційно називають браконьєрське полювання та хижацтво вовка [Domnich *et al.* 2008; Smagol *et al.* 2012]. Вибірковість хижацтва вовка щодо лося і причини смертності цього виду лишається малодослідженою темою в Україні [Жила 2006].

Матеріал і методика

Встановлення причин загибелі від хижацтва

Відстеження за слідами пересування лосів, вовків та встановлення причин загибелі від хижацтва і конкретних обставин нападів проводилися з використанням власного досвіду та існуючих методик [Lavrovsky 1990]. Найбільше рекомендацій написані для тлумачення ознак смертності домашніх тварин. Для диких тварин подібні рекомендації не підходять. Необхідне впровадження надійних експертно перевірених польових методик, котрі можуть бути повторно використані іншими виконавцями. Дослідження причин смертності має проводити дві

людини, щоби забезпечити вимоги безпеки [Cristescu *et al.* 2022]. Створення змістовного фотоархіву свіжоздобутих жертв і решток загиблих копитних могло б допомогти науковцям-початківцям у визначенні причин загибелі тварин.

Ідентифікувати причину смертності і виключити смертність пов'язану з людиною, як то полювання чи загибель на дорогах. Коли жертва не з'їдена повністю, то опис решток дає цінну інформацію для встановлення причин смертності. Одинокий хижак поїдає жертву в одному місці, а чисельна зграя у багатьох. Видоспецифічне поводження хижаків на трупах є дуже відмінним і сталим [Cristescu *et al.* 2022].

Встановлення причин загибелі копитних становить значну трудність, особливо для малодосвідчених науковців. У науковій літературі майже нема чітких діагностичних

Більшість університетів не надають у своїх навчальних програмах польовій роботі і відповідним методикам, то має бути довіра до оцінки смертності, а науковий матеріал інформативним [Tewksbury *et al.* 2014]. На жаль навіть у найбільш повних оглядових публікаціях по темі встановлення смертності відсутній необхідний фотоматеріал з коментарями, а переважно прописуються вимоги техніки безпеки та пропонується стандартизований протокол огляду [Cristescu *et al.* 2022]. При встановленні причини загибелі лося навіть високого ступеня утилізації необхідно звертати увагу не тільки на наявність слідів вовків, екскрементів, але і на сліди розрубання кісток сокирою чи сліди ножа при обрізуванні шкіри. Шкіра має бути частково прикріплена до тулубу. В стані встановлювати причину загибелі більш складно. В минулому при сильному промерзанні зимові рештки лося лишалися лежати до їх розмерзання весною. Більшість фото жертв вовка містять різні форми фальшування.

Для трупів лося за межами Чорнобильського заповідника і Зони відчуження характерна мінімальна присутність круків і майже відсутність пташиних екскрементів (рис. 1).

Рештки здобичі вовків чи браконьєрів спершу знаходять круки, потім лисиці. За криками круків можна найбільш ефективно знаходити решки загиблих копитних. Рештки здобичі мисливців можна визначити за розрубаними чи розчленованими частинами хребта, кінцівок, шкірою повністю відділеною від хребта, наявністю неподалік слідів авто чи відпочинку мисливців (рис. 2). У здобутого браконьєрами звіра шкіра обрізана ножом, біля трупу відсутнє волосся, кишковик і шлунки в грудині, м'язи червоного кольору, необвітрені і не об'їдені птахами. Натомість, у загиблого оленя птахи виїли око, шкіру і м'язи обрізала людина (рис. 3).

Наявність на фото вовків не є ознакою достовірності і часто супроводжується грубим фальшуванням у формі частини свіжоздобутої мисливцями туші копитного, що легко помічається навіть малодосвідченими фахівцями (рис. 4).



Рис. 1. Рештки лося добутого вовками (фото автора). Околиці Поліського заповідника, 16.03.2006.



Рис. 2. Рештки лося добутого браконьєрами (фото автора). Околиці Поліського заповідника, 06.02.2006.

Fig. 1. Remains of an elk killed by wolves (photo by the author). The outskirts of the Polissia Reserve, 16.03.2006.

Fig. 2. Remains of an elk killed by poachers (photo by the author). The outskirts of the Polissia Reserve, 06.02.2006.

Встановити фальшування причини загибелі копитного по фото інколи непросто і при цьому потрібно враховувати різні ознаки. Так потрібно проаналізувати всі ознаки поступовості утилізації туші вовками, птахами чи іншими падальщиками. Так, коли ребра лося чи оленя в добре збереженому стані і на ребрах містяться м'язи червоного кольору в необв'ятому стані, а біля шкіри тримається тільки частина однієї кінцівки, то це є надійною ознакою фальшування (рис. 5).

Найбільш складно діагностувати істинне хижацтво та поїдання падла. Але і тут є чіткі діагностичні ознаки. Це передусім відсутність яскравого кольору у місцях вовчих погризів м'яса, відсутність витікання крові на ґрунтовий покрив, відсутність на тілі жертви слідів нападів вовків. Тварина має лежати у неприродній позі з відкинутими убік кінцівками, а не підібраними під себе. Все це разом зі слідами боротьби, витоптаним ґрунтом має свідчити про насильницьку загибель в стані агонії. Уразі, коли перелічені ознаки відсутні, і на фото цілий труп, відсутні сліди боротьби і конвульсивних рухів кінцівок на надґрунтовому покриві, то це неприродне фото (рис. 6).



Рис. 3. Фальшування утилізації туші хижаками і падальщиками. Джерело: <https://shorturl.at/AMOPS>

Fig. 3. Falsification of carcass utilisation by predators and scavengers. Source: <https://shorturl.at/AMOPS>



Рис. 4. Грубо сфальшоване фото. Джерело: <https://shorturl.at/cmX5>

Fig. 4. A brutally tampered photo. Source: <https://shorturl.at/cmX5>



Рис. 5. Фальшування на якісному професійному рівні. Бещади, Польща, автор G. Lucacijewski. Джерело: <https://shorturl.at/guQWZ>

Fig. 5. Falsification on a highly professional level. Bieszczady, Poland, by G. Lucacijewski. Source: <https://shorturl.at/guQWZ>



Рис. 6. Туша загиблого копитного, викладена в якості приманки для фотопасток. Джерело: Wildgame innovations NNP RANOE 0093 01.02.2019.

Fig. 6. The carcass of a dead ungulate laid out as bait for photo traps. Source: Wildgame innovations NNP RANOE 0093 01.02.2019.

Встановлення запасу гілкового корму

Встановлення запасу гілкового корму за методиками [Smirnov 2007; Smirnov & Larionov 2012; Pylypko 2016]. Загальноприйнятої методики з визначення гілкового запасу до нашого часу нема і найбільш зручною та ефективною є методика встановлення ваги пагонів через середній діаметр у місці скусування, котрий визначається в польових умовах. Ця методика з часом удосконалювалась. Вважається, що середній діаметр скусу залежить від продуктивності рослинності та від пасовищного навантаження. Лось при високій щільності здатний поїдати більш товсті гілки і утримувати упродовж певного часу висоту підросту майже на одній і тій висоті (в межах доступного кормового простору). У наш час подібні високі щільності лося у Центральному Поліссі відсутні, за винятком лівобережжя р Прип'ять у Чорнобильському заповіднику. Особливістю території Чорнобильського заповідника є наявність свіжих і великих за площею пожеж 2020 р. У Поліському природному заповіднику згарища різного віку, лісосіки (зруби) в охоронній зоні та протипожежні розриви мають високі запаси кормів для копитних, що зумовлює інтенсивну і як правило, короткочасову міграцію лося за межі заповідника. Типологічно і за породним складом ліси Чорнобильського заповідника більш різноманітні та трофічно більш багаті.

Облік кормових запасів має проводитися після початку листопаду, коли ріст пагонів і трав призупинився. При цьому на маршрутах закладаються кругові площадки радіусом 126 см або площею 5 м². З причини нерівномірного підросту, кущів, підліску площадки розміщувались на ділянках маршруту у місцях з мінімальними, максимальними і середніми показниками. У подальшому на частині пробних площ запаси гілкового корму визначались окомірно (в експертній оцінці) за методиками, котрими традиційно користуються лісові таксатори при проведенні лісовпорядкування.

Використання малозатратних у часі методик дало змогу обстежити достатню кількість території Чорнобильського, Поліського заповідників та їх околів, створити достатню базу даних та забезпечити відповідну репрезентативність. На площадках реєстрували всі пагони висотою до 3 м з встановленням виду, висоти від землі і діаметру на висоті 10 см. Висоту виміряли палицею, а діаметр штангенциркулем. Визначення середнього діаметру скусу гілки лосям виконувався під час стежування при наявності снігового покриву або при обліку на маршрутах за купками зимових екскрементів. Запаси гілкового корму, деревні запаси підросту і підліску, для чого проводиться суцільний облік підросту та підліску висотою до 3 м з визначенням деревних порід, висот і діаметрів на висоті 10 см над поверхнею землі. Запаси гілкового корму встановлюються шляхом множення кількості особин підросту та підліску на середню вагу одного висушеного 20-см деревного пагону. Середню вагу деревного пагону визначають в сирому та висушеному стані, як середню з 10 відібраних пагонів.

Упродовж з жовтня 2019 р. до лютого 2022 р. на території Чорнобильського радіаційно-екологічного біосферного проводились обліки чисельності копитних і лося під час гону, весняні маршрутні обліки за купками екскрементів, маршрутні обліки на проораних мінералізованих смугах, зимові маршрутні обліки. Вивчалось харчування лося шляхом аналізу вмісту трьох шлунків, стежуванням за пересуванням лосів (див. «Літопис Природи ЧРЕБЗ» за 2020 та 2021 рр.). Розбіжності у даних чисельності та просторовому розподілу лося в літній і зимовий період не можна пояснити наявністю похибок у роботах з встановлення чисельності чи недоліками використовуваних методик. Проводили опитування працівників лісової охорони, егерської служби, місцевих жителів-збирачів ягід. До речі місцеві жителі часто виходять на збір ягід разом з псами, що неймовірно посилює негативний вплив теплового стресу.

Обліки чисельності

Проведення картування літніх оселищ і місць шлюбної активності (родинних груп) лося стверджує, що ключову роль у збереженні поліської популяції відіграють мозаїчні лісобо́лотні території, перезволожені ліси і тому проекти з відновлення заболочених запла́в з вербо́лозами як літніх оселищ лося мають пріоритетне значення у охороні виду в Україні.

Використовувалася сукупність методик і англомовна наукова література. Проводяться обліки чисельності за слідами, обліки копитних за зимовими екскрементами, візуальні спостереження та фотографування, вивчення поведінки та соціальної структури перелічених видів за слідами.

Маршрутні обліки тварин, як візуальні, слухові чи слідові, є одними з найбільш поширених. Обліки чисельності за слідами мають давню історію. Першопочаткова методика ЗМО¹ в подальшому багато разів удосконалювалася².

Найбільш перспективним методом обліку копитних в умовах Полісся виявився маршрутний облік купок екскрементів з шириною облікової смуги 4 м. Фекалії традиційно використовуються для моніторингу багатьох видів наземних ссавців [Lonsinger *et al.* 2015] і в т. ч. для копитних [Cromsigt *et al.* 2009]. Метод підрахунку екскрементів-гранул є найбільш поширеним при обліку чисельності копитних у Європі і світі, котрий має високу точність і високу кореляцію між гранулами і копитними [Putman 1984; Campbell *et al.* 2004].

Проблема помилкової ідентифікації екскрементів була описана давно і науковці весь час пропонували свої критерії розрізнення морфологічно ідентичних гранул і у т. ч. встановленням рівня кислотності чи ДНК-маркерів. Надмірна довіра до морфології посліду може привести до помилкових результатів [Spitcer *et al.* 2019].

Облік чисельності шляхом прогону та інші методики, котрі використовували у мисливському господарстві, виявилися ненадійними, бо подвійного підрахунку неможливо уникнути. Облік чисельності методом підрахунку екскрементів є більш точним [Cederlund *et al.* 1998].

Території Чорнобильського і Поліського заповідників по щільності популяції лося і інших копитних згідно даних маршрутних обліків за купками екскрементів є вкрай неоднорідними. Це створює потужну основу для варіацій ризику хижацтва та вироблення упродовж певного часу відповідних поведінкових компромісів [Atuo & O'Connell 2017].

Болотяні осичники та лозняки, що, як правило, мають пірогенне походження приваблюють типових дендрофагів таких, як лось [Sahaidak & Samchuk 2006].

Результати

Стан популяції

В останні роки після невеликого спаду чисельності узимку 2019–2020 рр. спостерігається стабілізація і невелика тенденція до зростання чисельності лося. У районі Поліського природного заповідника дещо зросла інтенсивність міграції і відмічена група мігрантів чисельністю 6 ос. Такі чисельні групи лосів у минулому за винятком 1980-х р. тут не зустрічались. Однак і надалі місцева популяція лося лишається розрідженою, малочисельною у порівнянні з ємністю угідь та запасами гілкового корму. Сучасна літня чисельність лося у Поліському заповіднику склала біля 25 ос. (1,3 ос./1 тис. га), зимова — 40 ос. (2 ос./тис. га), у Чорнобильському заповіднику — 940 ос. (1–6 ос./1 тис. га).

Вразливість до потепління клімату

У лося автор у польових умовах Центрального Полісся спостерігав зовнішні ознаки теплового стресу у різні періоди року. Про це також повідомляли респонденти. Так інженер Державного підприємства «Північна Пуща» В. Пономаренко повідомляв, що у літню спеку він зустрічав на болотах Чорнобильського заповідника лосів з ознаками важкого дихання. Особливо велика кількість загиблих дорослих лосів була відмічена у вкрай теплу, суху і безсніжну зиму 2019–2020 р. Відомими є факти загибелі дорослих на невеликих пожежних водоймах Чорнобильського заповідника (С. Гащак та С. Паскевич, особ. повід.). У районі Поліського заповідника у 2020 р. були знайдені рештки лося з рогами на шість відростків.

¹ Жарков, И. В., В. П. Теплов. 1958. Инструкция по количественному учету охотничьих животных на больших площадях. Главохота РСФСР. М:25.

² Кузякин, В. 2018. Зимний маршрутный учет: проблемы остались. <https://www.ohotniki.ru/hunting>

Польові обстеження масового відвідування місць водопоїв благородними оленями та кіньми Пржевальського ЧРЕБЗ не виявили схожих по масовості відвідування водопоїв лосями.

За слідами переслідування вовками лосів встановлена дорослих самців втеча до дрібних водойм, слабка інтенсивність опору і загибель у мілководних водоймах Чорнобильського біосферного заповідника взимку 2019–2020 рр. Інтенсивність шлюбної активності під час обліків лося на стогін була найвищою у більш прохолодну погоду і особливо на світанку. Така поведінка вважається типовою і до деякої міри адаптацією для польської популяції лося, котра здатна частково пристосовуватись до змін середовища існування [Borowik *et al.* 2020].

Вивчення і встановлення площ раннесукцесійної рослинності, запасів літніх і зимових (гілкових) кормів у конкретному ландшафті є важливою умовою для встановлення ємності оселища та впровадження ефективного управління популяцією.

За результатами стежування у 1986–2004 рр. вразливість лося до хижацтва вовка та питома вага лося у спектрі живлення вовка виявились не постійними. Упродовж 1994–2004 р. відмічена тенденція до зростання смертності лося від хижацтва вовка [Zhyla 2009]. У зимовий період 2022–2023 р. у районі Поліського природного заповідника не встановлені факти загибелі лося від вовків з причини відсутності тут місцевої територіальної зграї і наявності нетериторіальних вовків.

Літнє поширення лося в районі Поліського заповідника та ЧРЕБЗ виявилось ідентичним і пов'язаним з болотами та перезволоженими лісами, де можна сховатись у густу тінь. Лось в ЧРЕБЗ на свіжих згарищах з болотами без тіні був відсутнім. Не відмічені сліди літнього перебування цього виду на мезо- та оліготрофних болотах Поліського заповідника. При цьому у зимовий час ці копитні були неодноразово помічені на мезотрофних болотах. У Поліському заповіднику при виконанні спільного з ЄС проекту з адаптації управління природоохоронними територіями до змін клімату були відновлені дві ділянки низинних боліт на місці полищених сільськогосподарських угідь, котрі у подальшому стали високопродуктивними оселищами для лося [Balabukh *et al.* 2013].

Зміни клімату впливають на лося по різному. Це передусім зміни біотопів та зменшення запасів гілкового корму, тепловий стрес і посилення вразливості до хижацтва вовка та результативності браконьєрських полювань, пожежі. Так в умовах теплового стресу більш вразливими до хижацтва вовка стають особини великого розміру і переважно самці. Такі тенденції почали реєструватись на початку 2000-х років, але тепла суха зима 2019–2020 р. у порівнянні з наступною зимою 2020–2021 рр.

Зміни клімату спричинюють масове заростання боліт лісом, зменшують зволоженість біотопів і в цілому погіршують кормову ємність угідь для лося. Мезотрофні і оліготрофні болота без впливу пожеж заростають переважно сосною, і у цьому разі вони мають невисоке кормове значення для лося. Густі осичники пірогенного походження на болотах мають великі запаси якісного гілкового корму, але у наш час у Центральному Поліссі цей раннесукцесійний тип рослинності рідкість (рис. 7–8).

Найбільш високі запаси гілкового корму осики і верби зустрічаються у перезволожених біотопах, котрі зменшують свої площі під впливом потепління (рис. 9). Завдяки пагоновому відновленню листяні породи раніше від сосни створюють кормове поле для лося. З цієї і інших причин зміни клімату негативно впливають на кормові запаси для лося.

Запаси гілкового корму у сухих і свіжих біотопах сягають порівняно невеликих запасів, але подекуди у Чорнобильському заповіднику саме у невеликих за площею острівцях сухих сосняків існують високі концентрації лося (рис. 10). Загальна закономірність післяпожежної сукцесії рослинності у тому, що з роками якість гілкового корму знижується, а найвищі запаси кормів для лося зустрічаються у віці 6–10 років.

Інтенсивність з'їдання гілкових пагонів можна вивчати при порівняно високих щільностях лося, котрі нині є у Чорнобильському заповіднику.



Рис. 7. Осика (*Populus tremula*) разів об'їдена лосем і зупинена у розвитку на раннесукцесійній стадії розвитку, коли дерево продукує майже виключно гілковий корм для копитних. Чорнобильський радіаційно-екологічний біосферний заповідник, фото автора, 14.08.2020.

Fig. 7. Aspen (*Populus tremula*) repeatedly eaten by elk and stopped in its development at the early successional stage, when the tree produces almost exclusively branch fodder for ungulates. Chornobyl Radiation and Ecological Biosphere Reserve. Photo by the author, 14.08.2020.



Рис. 8. Масове післяпожежне заростання осикою (*Populus tremula*) і березою (*Betula*) насінневого походження при вкрай низькому пасовищному навантаженні лося. Поліський природний заповідник, фото автора, 13.06.2016.

Fig. 8. Massive post-fire overgrowth of aspen (*Populus tremula*) and birch (*Betula*) of seed origin with extremely low grazing load of elk. Polissia Nature Reserve. Photo by the author, 13.06.2016.

Найбільш висока інтенсивність об'їдання характерна для дубу і природне відновлення дубняків у Чорнобильському заповіднику фактично відсутнє. Найбільш інтенсивне об'їдання гілок характерне для верби, дубу і дещо менше для осики (рис. 11).

Дуб інтенсивно об'їдається майже виключно у Чорнобильському заповіднику. Кущові види верб знаходяться переважно в деградованому стані через зниження рівня ґрунтових вод, погіршення трофіки з причини припинення повеневого водного режиму і старіння кущів. Особливістю трофіки лося у Чорнобильському заповіднику є те, цей тут цей вид харчується гілками шатроподібних сосен у віці навіть більше 12–20 років, котрі ростуть розріджено або поодинокі на перелогах. Можна припустити, що такі сосни з кронами до поверхні ґрунту у долісокультурний період були широко поширеними у Поліссі і відігравали помітну роль у харчуванні лося.

Обговорення

Потепління клімату має вплив на популяцію лося на межі південного ареалу і у т. ч. у Центральному Поліссі. Отже на біокліматичній межі географічного ареалу виду лось потрапляє у стресовий стан через не тільки підвищення температури, але і через кліматичні зміни середовища. Великі розміри тіла лося роблять його чутливим до теплового стресу. У Центральному Поліссі виявлені зміни поведінки лося та його вразливості до хижацтва вовка, полювання людини в залежності від погоди, ландшафту та присутності хижаків. Лосі не здатні тривалий час втікати від переслідування вовками чи псами під час полювання, змушені зупинятись, відпочивати чи забігати у воду для охолодження при аномально високих температурах. У 1986–2022 рр. фіксувалась поведінка лосів близька до теплового стресу при їх переслідуванні мисливцями та вовками.

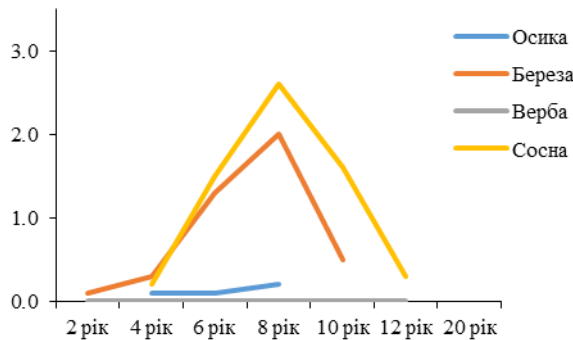
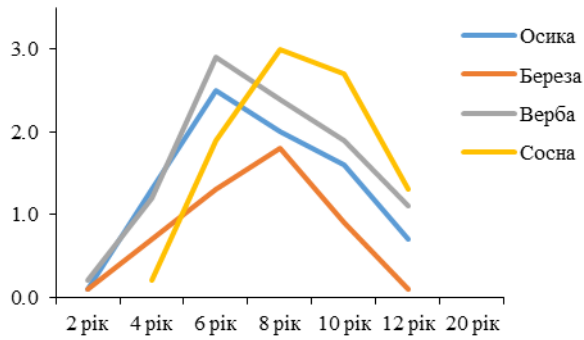


Рис. 9–10. Запаси гілкового корму для лося на згарищах різного віку у вологих, перезволожений і заболочених біотопах (ліворуч) та у сухих і свіжих біотопах (праворуч) Центрального Полісся при невисоких інтенсивностях згризання пагонів та суцільному лісовідновленню.

Fig. 9–10. Reserves of branch fodder for elk on burns of different ages in wet, waterlogged and swampy habitats (left) and in dry and fresh habitats (right) of the Central Polissia at low intensities of shoot gnawing and continuous reforestation.

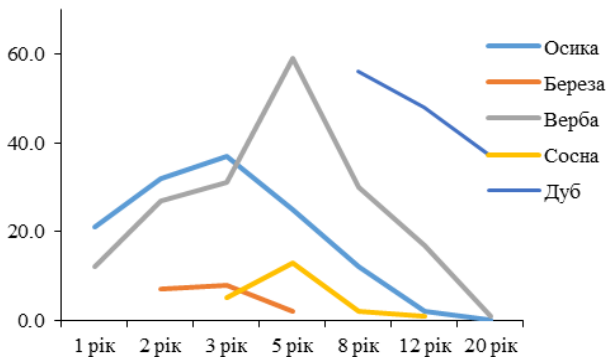


Рис. 11. Інтенсивність об'їдання гілкових пагонів у залежності від деревної породи і віку дерева у Чорнобильському радіаційно-екологічному біосферному заповіднику (%).

Fig. 11. Intensity of branch shoots eating depending on the tree species and age of the tree in the Chornobyl Radiation and Ecological Biosphere Reserve (%).

Особливо вразливим до хижацтва цей вид у теплу зиму, з низьким рівнем ґрунтових вод 2019–2020 р. Лось використовує обводнені водно-болотні угіддя Полісся для легкої втечі від переслідування, але відсутність води на болотах змінили швидкість пересування лося і вовків і зробили лося більш уразливим у порівнянні з оленем. Ця обставина є поясненням того, чому упродовж 2019–2020 р. у дісті вовків ЧРЕБЗ переважав лось, а у наступні сніжні зими — олень. Хижацтво вовків, як явище є складним механізмом і різним за результативністю у залежності від досвідченості, отриманих навичок від дорослих вовків у зграї, інтелектуальних здібностей окремих особин, погоди, пори року, якихось випадковостей. Окрім того окремі зграї мають свій особливий «почерк» проведення полювань. При зміні одного з партнерів репродуктивної пари, як правило, результативність хижацтва дещо знижується. Про всі ці особливості хижацтва вовків в сучасній науковій літературі і математичних моделях мова не йде. Різке зменшення добових переходів навесні, ні за яких обставин не можна відносити до впливу потепління. Це природна зміна поведінки на появу зелених кормів і зменшення теплових витрат на обігрів тіла. За наявності вовків ці зміни більш помітні. Особливо важко відшукати сліди перебування вагітних самок та молодих телят.

За прогнозами зміни клімату матимуть вплив на чисельність видів у всьому світі [Ripple *et al.* 2016]. Температури перевищуватимуть їхні теплові пороги [Pörtner *et al.* 2002], а рослини сукцесії проходилимуть неприродним шляхом і можуть змінювати спільноти копитних. Такі зміни можуть програмувати іншу поведінку хижаків, які змінюють конкуренцію або динаміку хижак-жертва [Post *et al.* 1999]. Для ЧРЕБЗ масове поширення кунічника, інвазії робінії, клена ясенелистого, інтенсивне всихання кущових верб, майже зникнення кабана роблять вкрай складним прогнозування змін чисельності і видового складу конкретних угруповань копитних у залежності від біотопів.

Тварини, що мешкають на біокліматичних краях свого ареалу, зіткнуться з найдраматичнішими та найпершими наслідками зміни клімату. Розуміння того, як окремі тварини реагують на існуючі варіації умов навколишнього середовища, які, за прогнозами, призведуть до найбільших змін, забезпечать найкращу індикацію майбутньої стійкості [Franco *et al.* 2006], тенденції чисельності [Forchhammer *et al.* 2001] та зміни ареалу [Hampe *et al.* 2005].

Наприклад, тварини можуть вибирати кілька середовищ існування, але цей простий зв'язок може не відображати, як тварина використовує кожне з них (наприклад, одне середовище існування може надавати термальний притулок, а інше — можливості пошуку їжі [Street *et al.* 2016]. Подібним чином ці моделі можуть не визначити, чи використовує тварина середовище проживання лише в певний час, щоб зменшити ризик хижацтва [Latombe *et al.* 2014]. На щастя, удосконалені методології аналізу руху тварин можуть допомогти нам розпізнати, які типи поведінки відбуваються в різних середовищах існування, і як ця поведінка може змінитися залежно від поточних екологічних умов [Edelhoff *et al.* 2016].

Лось є ключовою рослинноїдною твариною і чутливим видом-індикатором змін клімату і вивчення мінливого природного середовища на південній межі ареалу і встановлення біокліматичного порогу. Лосі фізіологічно чутливі до спеки [McCann *et al.* 2013] і різко змінюють вибір середовища існування, коли температура навколишнього середовища підвищується [Schwab & Pitt 1991; Beest *et al.* 2012; Street *et al.* 2016]. Лось змушений тратити енергію на пошук середовищ існування, які діють як термальні притулки [Dussault *et al.* 2004; McCann *et al.* 2013]. Енергетичні витрати від змін клімату включають прямі витрати на розсіювання тепла через збільшення швидкості метаболізму, включаючи в екстремальних випадках дихання для зменшення надлишку тепла [Renecker & Hudson 1986; Renecker & Schwartz 1998] і непрямі витрати через відмову від можливостей пошуку їжі, збільшення часу на відпочинку, щоб уникнути перегріву [Street *et al.* 2016]. Ці витрати можуть призвести до погіршення фізіологічного стану і до підвищення ризику смертності [Beest & Milner 2013].

У південній частині ареалу лосі демонструють ознаки погіршення здоров'я, зниження плодючості [Ruprecht *et al.* 2016]. літній тепловий стрес є одним із кількох потенційних факторів майже знищення популяції лося на північному заході Міннесоти, США. На додаток до поточних загроз, з якими стикаються лосі, прогнозується, що бореальні ліси північної Міннесоти стануть сухими і відкритими біотопами у найближчі десятиліття [Galatowitsch *et al.* 2009]. Таким чином зменшуючи здатність лосів знаходити місця існування, які зазвичай використовуються для пошуку їжі і термальні притулки.

Зміна кліматичних умов може призвести до збільшення популяції оленів і скорочення популяції лосів [Weiskopfye *et al.* 2019]. Залежно від правового статусу вовків у регіоні, можна застосовувати ту саму стратегію для зменшення хижацтва. Менеджери також можуть розглянути альтернативні стратегії управління середовищем існування покращити середовище існування для лосів, наприклад, створювати місця з кращими охолоджуючими властивостями та якістю їжі [Weiskopfye *et al.* 2019].

Поріг комфортної весняної теплової поведінки становить біля 15°C, що може бути результатом природного пристосування лося до низьких зимових температур і швидких змін у погоді та весняній фенології, що посилюється залишками зимової шерсті. У цей час тепловий стрес посилюється відсутністю намету, затінку та покриву листяної рослинності.

Більш ранні високі температури весни можуть принести користь лосям, оскільки вони роблять зелений весняний корм більш рясним і доступним.

Лосі вибирають місця існування, які забезпечують кращу тінь і охолодження, коли температура навколишнього середовища підвищується [McCann *et al.* 2016]. Ці дослідження загалом сходяться на тому, що низинні ліси з щільним наметом є найбільш придатними для лосів під час високих температур навколишнього середовища.

Висновки

За умов потепління клімату відновлення боліт, залишення на певний час порубкових решток у місцях проведення рубок, зрізання бензопилами старіючих вербологів для створення раннесукцесійної гілкової рослинності. Спостереження у Поліссі не підтверджують того, що для уникнення теплового стресу лосі будуть відпочивати частіше, відмовляться від протяжних міграційних переходів з Білорусі в Україну або зменшувати рухливість у пошуках їжі. В окремі особливо теплі роки, як наприклад у 2019–2020 р., з причини теплового стресу знижуватись життєздатність популяції лося, вразливість цього виду до хижацтва вовка та полювання, що привело до падіння чисельності упродовж 2020 р. на 10 %. Високі температури несуть найбільші ризики інтенсивності втечі лосів при переслідуванні їх вовками чи мисливцями може знижуватись, що спричинювати посилену загибель лосів великого розміру.

У разі навіть часткового відновлення низинних боліт у ЧРЕБЗ може зрости ємність угідь, запаси літніх і зимових кормів для лося можуть зрости у 2–3 рази. У Поліському заповіднику у 2011–2013 р. у рамках пілотного проекту на покинутих сільськогосподарських полях на протяжності біля 2 км двох бічних каналів Жолобницької осушувальної системи були відновлені болота для лося. Бічні канали осушувальних систем необхідно перекривати повністю. Використовувати землерийну техніку для перекриття водного стоку води на господарсько освоєних територіях не можна з причини появи конфліктних ситуацій і можливих подальших судових штрафних санкцій. У межах природоохоронних територій використання землерийної техніки ускладнюється нанесенням шкоди довкіллю та необхідністю розробки технічної документації та екологічної експертизи. Відновлені болота в кв. 62 Копищанського НДПВ Поліського заповідника і в його охоронній зоні є найбільш захищеними від непокоєння та найбільш продуктивними літніми оселищами лося. Зважаючи на потенційно можливі території відновлення боліт у ЧРЕБЗ згідно з картою Волинської губернії 1855–1877 рр. тут необхідно використовувати дешеві і масові технології зведення гребель на каналах, відновлення повеневого водного режиму з фільтрацією мулу у заплавах.

Зміна кліматичних умов може призвести до збільшення популяції оленів і скорочення популяції лосів. Залежно від правового статусу вовків у регіоні, можна застосовувати ту саму стратегію для зменшення хижацтва. Менеджери також можуть розглянути альтернативні стратегії управління середовищем існування покращити середовище існування для лосів наприклад, просуvalu місця з кращими охолоджуючими властивостями та якістю їжі.

Подяки

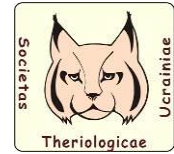
Щиро дякую колегам В. Пономаренку, С. Гацаку та С. Паскевичу за повідомлення важливих деталей з екології лося. Автор не отримав жодного спеціального фінансування для виконання цієї роботи.

References

- Atuo, F. A., T. J. O'Connell. 2017. The landscape of fear as an emergent property of heterogeneity: contrasting patterns of predation risk in grassland ecosystems. *Ecology & Evolution*, 7 (13): 4782–4793. [CrossRef](#)
- Balabukh, V. O., S. M. Zhyla, O. O. Orlov, O. A. Yaremchenko. 2013. Biotechnical measures in the Polissia Reserve. In: *Vulnerable Ecosystems of the Polissia Nature Reserve and its Environs in the Context of Global Warming: Problems and Solutions*. Published by NPP Interservice LLC, Kyiv, 60–63. [In Ukrainian]
- Beest, F. M. van, B. Van Moorter, J. M. Milner. 2012. Temperature-mediated habitat use and selection by a heat-sensitive northern ungulate. *Animal Behaviour*, 84: 723–735. [CrossRef](#)
- Beest, F. M. van, J. M. Milner. 2013. Behavioural responses to thermal conditions affect seasonal mass change in a heat-sensitive northern ungulate. *PLoS One*, 8 (6): e65972. [CrossRef](#)
- Borowik, T., M. Ratkiewicz, W. Maślanko, *et al.* 2020. Too hot to handle: summer space use shift in a cold-adapted ungulate

- at the edge of its range. *Landscape Ecology*, **35**: 1341–1351. [CrossRef](#)
- Broders, H. G., A. B. Coombs, J. R. McCarron. 2012. Ecothermic responses of moose (*Alces alces*) to thermoregulatory stress on mainland Nova Scotia. *Alces*, **48**: 53–61.
- Campbell, D., G. Swanson, J. Sales. 2004. Comparing the precision and cost-effectiveness of fecal pellet group count methods. *Journal of Applied Ecology*, **41**: 1185–1196. [CrossRef](#)
- Cederlund, G., J. Bergqvist, P. Kiellander, R. Gill, J. M. Gaillard, [et al.]. 1998. Managing roe deer and their impact on the environment: maximizing the net benefits to society. In: Duncan, P. & J. D. C. Linell (eds). *The European roe deer: the Biology of Success*. Scandinavian University Press, Oslo, 337–372.
- Cromsigt, J., S. Rensburg, R. Etienne, H. Olff. 2009. Monitoring large herbivore diversity at different scales: comparing direct and indirect methods. *Biodiversity and Conservation*, **18**: 1219–1231. [CrossRef](#)
- Cristescu, B., L. M. Elbroch, T. D. Forrester, M. L. Allen, D. B. Spitz, [et al.]. 2022. Standardizing protocols for determining the cause of mortality in wildlife studies. *Ecology and Evolution*, **12** (6): e9034. [CrossRef](#)
- Domnich, V. I., M. O. Malevanova, I. D. Delegan. 2008. Some reasons for changes in the number of elk in Ukraine in the predator-prey system. Forestry and landscape gardening. *Scientific Bulletin. National Forestry University of Ukraine*, **18** (7): 55–63. [In Ukrainian]
- Dussault, C., J.-P. Ouellet, R. Courtois, J. Huot, L. Breton, [et al.]. 2004. Behavioural responses of moose to thermal conditions in the boreal forest. *Écoscience*, **11**: 321–328. [CrossRef](#)
- Edelhoff, H., J. Signer, N. Balkenhol. 2016. Path segmentation for beginners: an overview of current methods for detecting changes in animal movement patterns. *Movement Ecology*, **4**: 21. [CrossRef](#)
- Fisher, J. T., L. Wilkinson. 2005. The response of mammals to forest fire and timber harvest in the North America boreal forest. *Mammal Review*, **35**: 51–81. [CrossRef](#)
- Forchhammer, M. C., T. H. Clutton-Brock, J. Lindstrom, S. D. Albon. 2001. Climate and population density induce long-term cohort variation in a northern ungulate. *Journal of Animal Ecology*, **70**: 721–729. [CrossRef](#)
- Franco, A. M. A., J. K. Hill, C. Kitschke, Y. C. Collingham, D. B. Roy, [et al.]. 2006. Impacts of climate warming and habitat loss on extinctions at species' low-latitude range boundaries. *Global Change Biology*, **12**: 1545–1553. [CrossRef](#)
- Galatowitsch, S., L. Frelich, L. Phillips-Mao. 2009. Regional climate change adaptation strategies for biodiversity conservation in a midcontinental region of North America. *Biological Conservation*, **142**: 2012–2022. [CrossRef](#)
- Gardner, J. L., A. Peters, M. R. Kearney, L. Joseph, R. Heinsohn. 2011. Declining body size: a third universal response to warming? *Trends in Ecology & Evolution*, **26**: 285–291. [CrossRef](#)
- Hampe, A., R. J. Petit. 2005. Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters*, **8**: 461–467. [CrossRef](#)
- Hobbs, N. T., D. M. Swift. 1985. Estimates of habitat carrying capacity incorporating explicit nutritional constraints. *Journal of Wildlife Management*, **49**: 814–822. [CrossRef](#)
- Latombe, G., D. Fortin, L. Parrott. 2014. Spatio-temporal dynamics in the response of woodland caribou and moose to the passage of grey wolf. *Journal of Animal Ecology*, **83**: 185–198. [CrossRef](#)
- Lavrovsky, V. V. 1990. Feeding of the wolf and its importance in the territory of the Oksky reserve. In: *Multiyear dynamics of natural objects of the Oksky reserve*. Main Directorate of Hunting under the Council of Ministers of the RSFSR. Moscow, 53–109. [In Russian]
- Lonsinger, R. C., E. M. Gese, L. P. Waits. 2015. Evaluating the reliability of field identification and morphometric classifications for carnivore scats confirmed with genetic analysis. *Wildlife Society Bulletin*, **39**: 593–602. [CrossRef](#)
- McCann, N. P., R. A. Moen, T. R. Harris. 2013. Warm-season heat stress in moose *Alces alces*. *Canadian Journal of Zoology*, **91**: 893–898. [CrossRef](#)
- McCann, N. P., R. A. Moen, S. K. Windels, T. R. Harris. 2016. Identifying thermal refugia for a cold-adapted mammal facing climate change. *Wildlife Biology*, **22**: 228–237. [CrossRef](#)
- Milligan, H. R., J. Koricheva. 2013. Effects of tree species richness and composition on moose winter browsing damage and foraging selectivity: An experimental study. *Journal of Animal Ecology*, **82**: 739–748. [CrossRef](#)
- Morales, J. M., P. R. Moorcroft, J. Matthiopoulos, J. L. Frair, J. G. Kie, R. A. Powell, et al. 2010. Building the bridge between animal movement and population dynamics. *Philos Transact Royal Society B*, **365** (1550): 2289–2301. [CrossRef](#)
- Mumma, M. A., M. Gillingham, S. Marshall, C. Proctor, A. Bevington, M. Scheideman. 2021. Regional moose (*Alces alces*) responses to forestry cutblocks are driven by landscape-scale patterns of vegetation composition and regrowth. *Forest Ecology and Management*, **481**: 118763. [CrossRef](#)
- Niedziałkowska, M., K. J. Hundertmark, B. Jędrzejewska, V. E. Sidorovich, [et al.]. 2016. The contemporary genetic pattern of European moose is shaped by postglacial recolonization, bottlenecks, and the geographical barrier of the Baltic Sea. *Biological Journal of the Linnean Society*, **117** (4): 879–894. [CrossRef](#)
- Peterson, S., D. Kramer, J. Hurst, J. Frair. 2020. Browse selection by moose in the Adirondack Park, New York. *Alces*, **56**: 107–126.
- Pörtner, H. 2001. Climate change and temperature-dependent biogeography: oxygen limitation of thermal tolerance in animals. *Naturwissenschaften*, **88**: 137–146. [CrossRef](#)
- Pörtner, H. 2002. Climate variations and the physiological basis of temperature dependent biogeography: systemic to molecular hierarchy of thermal tolerance in animals. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*, **132**: 739–761. [CrossRef](#)
- Post, E., R. O. Peterson, N. C. Stenseth, B. E. McLaren. 1999. Ecosystem consequences of wolf behavioural response to climate. *Nature*, **401**: 905–907. [CrossRef](#)
- Putman, R. J. 1984. Facts from faces. *Mammal Review*, **14**: 79–97. [CrossRef](#)
- Pylypko, E. N. 2016. Analysis of trophic activity of mammalian phytophages in different biogeocoenoses. *Proceedings of the Saratov University. Series Chemistry, Biology, Ecology*, **16** (4): 441–444. [In Russian] [CrossRef](#)
- Renecker, L. A., R. J. Hudson. 1986. Seasonal energy expenditures and thermoregulatory responses of moose. *Canadian Journal of Zoology*, **64**: 322–327. [CrossRef](#)
- Renecker L. A., C. C. Schwartz. 1998. Food habits and feeding behavior In: Franzmann AW, Schwartz CS, editors. *Ecology and Management of the North American Moose*. Smithsonian Institution Press, Washington (DC), 403–440.
- Ripple, W. J., G. Chapron, J. V. López-Bao, S. M. Durant, D. V. Macdonald, [et al.]. 2016. Saving the World's Terrestrial Megafauna. *Bioscience*, **66** (10): 807–812. [CrossRef](#)
- Ruprecht J. S., K. R. Hersey, K. Hafen, K. L. Monteith, N. J. DeCesare, [et al.]. 2016. Reproduction in moose at their southern range limit. *Journal of Mammalogy*, **97**: 1355–1365. [CrossRef](#)
- Sahaidak, A., M. Samchuk. 2006. Influence of pyrogenic succession on the hunting fauna of the Mizhrichynskiy RLP marshes. In: Zagorodniuk, I. (ed.). *Fauna in the Anthropogenic Environment*. Luhansk, 206–209. (Series: Proceedings of the Theriological School; Vol. 8). [In Ukrainian]
- Schrempf, T. V., J. Rachlow, R. Johnson, L. Shipley, R. Long,

- [et al.]. 2019. Linking forest management to moose population trends: The role of the nutritional landscape. *PLoS ONE*, **14**: e0219128. [CrossRef](#)
- Schwab, F. E., M. D. Pitt. 1991. Moose selection of canopy cover types related to operative temperature, forage, and snow depth. *Canadian Journal of Zoology*, **69**: 3071–3077. [CrossRef](#)
- Smagol, V. M., G. Gavrys, O. O. Salgansky Jr. 2012. Distribution and abundance of elk, *Alces alces* (Mammalia, Artiodactyla) in Ukraine at the beginning of the XXI century. *Vestnik zoologii*, **46** (2): 161–166. [In Ukrainian]
- Smirnov, K. A. 2007. The experience of estimating forage reserves of forest ungulates using the relationship between shoot diameter and shoot weight. *Zhoologicheskii zhurnal*, **86** (7): 883–890. [In Russian]
- Smirnov, K. A., K. O. Larionov. 2012. Methods for estimating the stock of wood and vegetative fodder of forest ungulates. *Lesovedenie*, **4**: 56–60. [In Russian]
- Spitcer, R., M. Churski, J. P. C. Cromsigt. 2019. Doubting dung: eDNA reveals high rates of misidentification in diverse European ungulate communities. *European Journal of Wildlife research*, **65**: 28. [CrossRef](#)
- Street, G. M., J. Fieberg, A. R. Rodgers, M. Carstensen, R. Møen, et al. 2016. Habitat functional response mitigates reduced foraging opportunity: implications for animal fitness and space use. *Landscape Ecology*, **31**: 1939–1953. [CrossRef](#)
- Street, G. M., A. R. Rodgers, J. M. Fryxell. 2015. Mid-day temperature variation influences seasonal habitat selection by moose. *Journal of Wildlife Management*, **79**: 505–512. [CrossRef](#)
- Tewksbury, J. J., J. G. T. Anderson, J. D. Bakker, T. J. Billo, P. W. Dunwiddie, [et al.]. 2014. Natural history's place in science and society. *Bioscience*, **64**: 300–310. [CrossRef](#)
- Volokh, A. M. 2008. Dynamics of elk (*Alces alces*) range in Ukraine. *Vestnik okhotovedeniya*, **5** (1): 17–27. [In Russian]
- Volokh A. M. 2009. History and status of population dynamics of moose in the steppe zone of Ukraine. *Alces (A Journal Devoted to the Biology and Management of Moose)*, **45**: 5–12.
- Weiskopf, S. R., O. E. Ledee, L. M. Thompson. 2019. Climate change effects on deer and moose in the Midwest. *Wildlife*, **4**: 769–781. [CrossRef](#)
- Zhyla, S. 2006. Wolf, wild ungulates and cattle in the north of Zhytomyr region: selective predation. In: Zagorodniuk, I. (ed.). *Fauna in the Anthropogenic Environment*. Luhansk, 160–164. (Series: Proceedings of the Theriological School; Issue 8). [In Ukrainian]
- Zhyla, S. M. 2009. The wolf and the elk. In: Zhyla, S. M. *Wolf (Canis lupus L., 1758) in Polissia Nature Reserve and its vicinity: monitoring, spatial structure, ecology, management*. Selezivka, 117–128. [In Ukrainian]



CONSERVATION OF RODENTS *EX SITU*: EXPERIENCE OF KEEPING THE NORTHERN MOLE VOLE (*ELLOBIUS TALPINUS*) IN CAPTIVITY

Marina Korobchenko 

Key words

northern mole vole, *Ellobius talpinus*, conservation *ex situ*, captivity

doi

<http://doi.org/10.15407/TU2515>

Article info

submitted 16.03.2023

revised 20.06.2023

accepted 30.06.2023

Language

English, Ukrainian summary

Abstract

The article presents data on the biology of *Ellobius talpinus* kept in captivity. The creation of semi-underground conditions in a terrarium and long-term observations of a group of mole voles during 2003–2014 are described. The course of the life cycle of these animals in the terrarium is presented: daily and seasonal activity, burrowing activity, diet and food preferences, and reproduction. It has been revealed that captive mole voles change their daily activity on the surface from crepuscular to diel or even diurnal, which is related to the absence of disturbance factors or sudden changes in temperature and light. Seasonal activity in captivity is not pronounced, and is represented by two cases of reproduction that occurred in the summer months. The burrowing activity is extremely high; mole voles burrow or clean their passages daily and often with every activity, without any particular need, demonstrating a stereotypical form of behaviour. Social behaviour, specifics of communication between individuals, and vocalisation are described. It has been noted that mole voles are characterised by high communication activity, both tactile between adults and when exploring the environment. Cases of special high-frequency vocalisation such as ‘grinding’ directed not towards another individual, but to the corners of the terrarium, where the mole voles were searching for the possibility of making passages, were repeatedly observed and recorded on video. The following aspects of behaviour were also analysed: reaction to the observer, new conditions, and disturbances, as well as features of group behaviour, including aggression, joint rest, and feeding. Mole voles consumed food both where it was placed and in their chambers, but most often they attempted to make stocks in the chambers. They preferred roots and bulbs of cultivated plants. The experience of forming breeding pairs was gained, which allowed us to study the course of pregnancy and the development and growth of the neonates and young. The appearance and condition of neonates are described along with the presence of teeth, the time when the eyes open, the process of feeding and weaning, growth and weight gain, the ability to move and burrow, and features of parental care. The experience gained demonstrates both the possibility of introduction of the species and the formation of reserve groups to restore lost natural populations.

Affiliations

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

Correspondence

Marina Korobchenko; National Museum of Natural History, NAS Ukraine; 15 Bohdan Khmelnytsky Street, Kyiv, 01054 Ukraine; Email: zoozag@ukr.net orcid: 0000-0002-1063-482X

Cite as

Korobchenko, M. 2023. Conservation of rodents *ex situ*: experience of keeping the northern mole vole (*Ellobius talpinus*) in captivity. *Theriologia Ukrainica*, 25: 187–202. [In English, with Ukrainian summary]

Збереження гризунів *ex situ*: досвід утримання сліпачка (*Ellobius talpinus*) у неволі

Марина Коробченко

Резюме. Представлено дані про утримання і особливості біології *Ellobius talpinus* в умовах неволі. Описано створення умов напівпідземного середовища у тераріумі та довготривалі спостереження протягом 2003–2014 років за групою сліпачків. Наведено перебіг життєвого циклу тварин в умовах тераріуму: добову і сезонну активність, рийну діяльність, харчування, харчові переваги, розмноження. Показано, що в умовах неволі сліпачки змінюють свою добову активність на поверхні з сутінкової на цілодобову і навіть денну, що пов'язано з відсутністю факторів непокою чи різких перепадів температури і освітлення. Сезонна активність в умовах неволі не виразна, представлена двома фактами розмноження, які відбулися у літні місяці. Рийна діяльність є надзвичайно високою, сліпачки рили або чистили ходи щодня і часто при кожній активності, без особливої потреби, демонструючи стереотипну форму поведінки. Описано соціальну поведінку, особливості комунікації між особинами, звукову вокалізацію. Відмічено, що для сліпачків характерна висока комунікаційна активність, як тактильна при контактах дорослих особин між собою так і при освоєнні навколишнього простору. Багаторазово відмічено і зафіксовано на відео випадки особливої високочастотної вокалізації типу «скреготання», спрямованої не в сторону іншої особини, а в кутки тераріуму, де сліпачки шукали можливість прокладки ходів. Проаналізовано також такі аспекти поведінки: реакція на спостерігача, нові умови, турбування і особливості групової поведінки, включаючи прояви агресії, спільний відпочинок, поїдання кормів. Сліпачки поїдали їжу як на місці викладки, так і в коморах, але найчастіше в коморах були спроби створення запасів. Вони надавали перевагу коренеплодам та цибулинам культурних рослин. Отримано досвід утворення репродуктивних пар, завдяки чому досліджено перебіг вагітності, особливості розвитку й росту новонароджених і молодих. Описано вигляд та стан новонароджених особин, наявність зубів, час до відкриття очей, процес вигодовування та відлучення від грудей, ріст та набір ваги, здатність до пересування та рийної діяльності, прояви турботи про нащадків. Отриманий досвід свідчить як про можливість введення виду в культуру, як і формування резервних груп для відновлення втрачених природних популяцій.

Ключові слова: підземні гризуни, *Ellobius talpinus*, збереження *ex situ*, життєвий цикл.

Introduction

In the protection, conservation, and restoration of natural populations of rare and endangered animal species, programmes and initiatives aiming to create reserve populations *ex situ* have a key importance [Golenko *et al.* 2008]. The first step in creating such populations is to form particular artificial groups, which requires certain experience in the keeping of animals for a long time under artificial conditions. The next stage is breeding and subsequent release of the animals into the wild. These tasks have been a key component in the work of zoos and vivaria, and are one of the seven main stipulations in the materials of the Red Data Book of Ukraine (RDBU) [Akimov, 2009], formulated as reproduction and breeding under artificial conditions.

In recent years, research has focused on scientifically sound management of controlled populations (those being conserved), which should guarantee their 'success' in the sense that they are stable in the conservation of genetic diversity and in the reduction of inbreeding. For the past forty years, the concentration of irreplaceably threatened animal populations in zoos has aimed at their conservation and minimisation of genetic decline during a long period, and considerable success has been achieved in management technologies of closed populations. Research, however, revealed that not all conservation programmes of closed and artificial animal populations kept in zoos can ensure achieving the 'stability' of these populations. It was found that, at present, most captive populations (in zoos and aquariums) do not conform to the stipulated 'viability criteria' that would ensure their long-term biological viability [Putnam *et al.* 2023].

To achieve such stability, it is necessary to develop methods of management optimisation of isolated populations with the inclusion of part of the metapopulation and a carefully thought out

exchange between populations along the entire spectrum from *ex situ* to *in situ*. The management of zoo populations as components of a complex species conservation strategy would require to study the specifics of genetic, physiological, behavioural, and morphological variations and their role in the viability of a given population, as well as to develop a number of methods and instruments to assess impact on population viability, both captive and those released into the wild [Lacy 2012; Putnam *et al.* 2023].

Despite the fact that yet more research is needed into scientifically sound management of captive populations in order to achieve their stability and long-term viability after they are released into the wild, conservation in captivity is important at the current stage and it contributes to the conservation of species of first priority for a longer period compared to what could be provided otherwise. Unfortunately, in most cases, as shown by the analysis of RDBU, species accounts include information on the absence of experience in keeping animals in captivity or that ‘keeping the species in captivity is not difficult, but no experience in long-term keeping and, particularly, breeding.’

The northern mole vole, *Ellobius talpinus*, is no exception. This rodent species is highly adapted to the subterranean environment while actively using the terrestrial habitat as well. The northern mole vole is listed in the third edition of RDBU (2009) and remains one of the least studied mammal species of the Ukrainian fauna. Only a few special works have been published on the biological features of this species within the Ukrainian part of its geographic range [Zubko 1940; Sakhno 1971, 1978; Korobchenko 2008; Korobchenko *et al.* 2014 and others].

In regard to keeping northern mole voles in captivity, experience is limited by I. Sakhno’s publications [Sakhno 1971, 1978]¹, which mainly focus on the species composition of plants in the diet of the northern mole vole and on its food selectivity, as well as the publication by M. Moshkin and colleagues [Moshkin *et al.* 2007], who presented study results on physiological features of mole voles as adaptations to the subterranean ecotope (metabolism intensity, hormonal balance and immune state, and energetic costs of foraging, thermoregulation, and reproduction). The timeliness of such research is also related to the fact that in both Ukraine and other countries the interest and resources are usually focused on the conservation, protection, and breeding of captive populations of large- and medium-sized mammals, whereas small mammals (including rodents) are being generally neglected in this respect, although a large number of studies is devoted to this very group. The restoration of populations of steppe rodents has become especially relevant in the light of the devastating impact of military actions taking place on a large part of the range of *Ellobius talpinus*.

Programmes have already been developed on keeping and breeding small mammals, such as hamster, in captivity with their subsequent release into the wild in order to restore their extinct or declining populations [Stanytsina & Zagorodniuk 2021]. Principles of keeping small mammals in zoos have also been considered, which is effective for both species conservation and expansion of living zoological exhibitions [Gippoliti & Amori 2007].

Materials and Methods

Localities and numbers of the collected material. The author has gained experience in keeping *Ellobius talpinus* in captivity with a particular focus on creating artificial living conditions, methods of care, feeding, and observation of the animals. Observation data on the reproduction of mole voles in captivity have been collected. Information on the biology and life activities of vole moles kept in a terrarium for a long period is generalised. Such data have been collected in 2003–2013, during which mole voles were extracted from the Donets population (Luhansk Oblast, Ukraine).

The animals were trapped in two localities:

- (1) nearby to the Novo-Illienko biological station, near the local railway station and in the Shariv Kut tract; (2) nearby to the Trokhizbenskyi Steppe Reserve, including two distant localities—Saryi Aidar and the outskirts of Kriakivka, Shchastia Raion.

¹ The author is also aware of the publication by D. Smirnov [Smirnov 1922] on this species with a description of the specifics of keeping mole voles from Murgap (Turkmenistan) in captivity in a glass terrarium, including feeding, behaviour, and communication.

Experimental groups and types of observation. Research into the biology of captive mole voles has been carried out since 2007 according to previous experience shared by and gained together with colleagues, particularly O. Kondratenko in 2003–2004 and I. Zagorodniuk in 2004–2014 [Korobchenko 2008; Korobchenko & Zagorodniuk 2008]. The obtained data were fully considered in further studies of the biology of captive mole voles. Systematic observations for a period of 16 months were carried out on a group of three mole voles (two males and one female), which were caught in June 2009 near Staryi Aidar, Stanytsia-Luhanska Raion, Luhansk Oblast, Ukraine.

This first group had an unsuccessful attempt of breeding in the spring of 2011 (the female could not give birth and died in the process of parturition). Thereafter, the experimental conditions were entangled: the second group of mole voles (three individuals), originating from Staryi Aidar and the Novo-Illienko station, was placed in a spacious terrarium in order to monitor their life activities. These very individuals reproduced a year after being kept, which allowed monitoring the growth and development of the young. In this terrarium, mole voles were kept under practically wild conditions. They were not tamed and therefore we could obtain data on their biology in a state close to natural. For a year, on the example of this family group, we studied the specifics of biology, life activities, and individual features of captive mole voles. Such aspects were considered as diel activity, burrowing activity in an artificial subterranean environment, locomotor activity, building of shelters and reaction to artificial shelters, vocal communication, reaction to the observer, behaviour under new conditions and when disturbed, group behaviour, feeding volume and food selectivity, reproduction and parental care, and specifics of growth and development.

Keeping conditions. A methodology was developed to create the conditions of subterranean environment in a terrarium. For this purpose, we used a glass terrarium with a basis size of 50x100 cm and a height of 30 cm. The terrarium was covered by stripes of organic glass to prevent the animals from escaping. In addition, small terrariums of the same height or litre jars with punctured caps or metal medical boxes with side openings were used for temporary storage of animals during the cleaning of the terrarium or other manipulations. However, given the size of the main terrarium, cleaning with a change of the substrate could be carried out even without displacing the animals.

When arranging the environment in the terrarium various substrates were used, such as sawdust, hay, and wood. Soil was not used in the terrariums, but a volume of about five litres of sand was put in a corner in the warm period of the year, in which the mole voles preferred to burrow. It is important to note that mole voles have a low rate of water metabolism and almost no odour is accumulated, meaning that the substrate requires changing no more than once a week. Each substrate change included the renewal of a volume of about 15 litres with the addition of hay and sawdust that are used by the mole voles to arrange their nests, most often near driftwood. Additionally, driftwood was used to provide means for wearing down teeth, which mole voles were doing regularly.

Food was placed on the surface, in the corner, and the mole voles either started to eat on the surface or dragged the food into the substrate. Drinking bowls were not used, instead wet juicy feed such as carrot and potato was given.

In a terrarium of the above size (with an area of 0.5 m²), up to five adult mole voles caught at the same locality could be kept simultaneously, or a pair of adults with two or three of their own young already born in captivity. In our case, such a terrarium was inhabited by three adults and two juveniles. This space was clearly sufficient for them as evidenced by their active nest building and burrowing behaviour as well as their successful breeding.

Particular features of burrowing activity related to feeding should be noted. For instance, mole voles regularly moved the given food (cut vegetables and fruits) into chaotically chosen hiding places in different part of the terrarium, and such stocks were buried (in our case covered with substrate materials). These stocks were never large. Additionally, in one of the corners of the terrarium mole voles arranged a toiled under the substrate. These mole vole toilets are characterised with no scent, which, in our opinion, is related to the practically total absence of animal food in their diet and very small amount of urine. Owing to the latter, there was no need to change the substrate very often.

Diel, seasonal, and locomotor activity

Diel activity

Changes in the diel activity of captive mole voles were monitored during the entire period of their keeping. In the wild, we have repeatedly observed the burrowing activity of mole voles in the morning and during daytime (noon and afternoon), including digging holes and pushing out soil onto the surface, during which the animals almost entirely exited the burrows. In captivity, mole voles were kept in terrariums with a layer of sand on the bottom. Changes in their diel activity were recorded hourly for two weeks, and a number of features were revealed.

In particular, it was found that atmospheric conditions have an impact on the diel activity of mole voles. For example, when it is raining and several hours before (regardless of the time of the day) activity stops and the animals sleep in their 'nests'. Also there is almost no activity observed in periods between 7:00 and 10:00 and 14:00 and 17:00, but in the night (around 1:00) the activity of mole voles clearly increases and can last until the morning; the mole voles actively burrow, run, feed, and vocalise. This is in line with activity displayed in the wild. In particular, we have repeatedly observed the appearance of many fresh molehills in the dawn on the day following the start of the observation, which may indicate that active burrowing takes place in the night. It was also noted by I. Sakhno [Sakhno 1971], who reported that mole voles exit to the surface in the night to feed on aboveground parts of plants and he observed the animals on the surface late in the evening, after sunset.

When observing the captive animals, it was found that mole voles are active on the surface round-the-clock, which is different from what they demonstrate in the wild. It is related to the absence of factors of disturbance and abrupt changes in temperature and light. In the nature, according to many observations, aboveground activity is more common in the dusk–night period.

Seasonal activity

Changes in the seasonal activity of captive mole voles were not observed, and the animals displayed the same level of burrowing and aboveground activity, cleaning, nest arrangement, and food storage all-year-round. Seasonality was noted only in the reproduction of mole voles, which occurred twice (detailed further) in the summer period.

In captivity, mole voles preferred to arrange 'underground' nests, from which they continuously emerged onto the surface, and rarely changed the location of their 'nests' though occasionally it happened. There were no patterns in it whatsoever, neither seasonal nor those related to other factors. However, in the summer, mole voles often displayed not only aboveground activity, but they also arranged lairs directly on the surface of the substrate. It can be explained by two factors: the absence of predators and disturbance in general, and high temperatures. Although the subterranean environment provides considerably lower temperatures compared to the surface, in captivity and under conditions of artificial substrate (sawdust), which has a notable thermal insulation effect aggravated by the placement of the terrarium in an equally warm room (in Luhansk, indoor temperature in the summer months is about 30 degrees), the animals took advantage of the opportunity to cool on the surface of the substrate in the absence of disturbance effects.

It demonstrates that mole voles are able to easily change the placement of their nesting chamber or even switching to arrange aboveground nests. We can suggest that mole voles can also utilise this form of thermal regulation in the wild, arranging their nesting chambers both deep underground and on the surface.

Burrowing and locomotor activity

Mole voles demonstrate an exceptionally high locomotor and burrowing activity. When not sleeping or feeding, they were constantly busy with arranging their nesting chambers, burrowing tunnels in the substrate, moving the sawdust, sand or the hay they chopped, which were clear signs of constant burrowing activity and cleaning their tunnels. It was similar to a stereotypical form of behaviour rather than necessity. Examples of locomotor activity of mole voles are shown in Fig. 1.



Fig. 1. Adult mole voles (*Ellobius talpinus*) in the terrarium where they lived and bred successfully for more than seven years. The bedding layer of sawdust, shavings and hay varied from 5–10 to 15–20 cm at different times of the year; in summer it was minimal, and mole voles often slept on the surface, in depressions they had made. Important elements are various kinds of driftwood and stones; nests were often built near them, and, at the same time, they were constantly used by the mole voles to wear down their teeth. In summer, sand was often used as a substrate, but shavings are also important for nest construction. Photo by the author, I. Zagorodniuk, and V. Foroshchuk.

Рис. 1. Дорослі сліпачки (*Ellobius talpinus*) в умовах тераріуму, в якому вони жили і успішно розмножувалися упродовж понад 7 років. Шар підстилки з тирси, стружки і сіна в різну пору року змінювали від 5–10 до 15–20 см, влітку він був мінімальним, і сліпачки часто спали на поверхні, у облаштованих ними лунках. Важливими елементами є різного роду коряги і каміння — біля них часто були влаштовані гнізда і одночасно все це вони неперервно пробують гризти. Влітку в якості субстрату часто використовували пісок, проте стружка також важлива для облаштування гнізд. Фото автора, І. Загороднюка і В. Форощука.

Mole voles run quickly, both forward and backward. They use their incisors for burrowing, push the substrate through the tunnels by their chest and then push it out first by their front legs, then turn around and use their hind legs, making wide semi-circular moves to push the sand out from the tunnel (this is why their mounds have a typical semi-lunar shape [Korobchenko & Zagorodniuk 2008]). In the fresh sand poured into the terrarium they start to make a tunnel, running forward and backward up to the walls of the container, tilting their head and pushing the sand with the head and front legs, then they start burrowing actively with their front legs.

Mole voles always run on their outstretched limbs, without bending down. It may be related to the fact that in the underground tunnels mole voles use their whiskers and the sensibility of their fur due to the vertical position of guard hairs as one of their adaptations to spatial orientation.

Captive mole voles tended to burrow tunnels and make mounds along the walls of the terrarium and before burrowing holes under various objects (driftwood, stone). All this indicate the desire of subterranean animals to feel a closed space. When they are in a terrarium filled with little substrate material, they feel uncomfortable and in a state of rest they hide their heads in the substrate or under themselves, exposing only their backs. This is a notable difference between mole voles and other rodents the author used to keep (*Phodopus*, *Meriones*, *Micromys*, *Dryomys*, and *Microtus*).

In captivity, mole voles always tend to build their nests in one of the corners of the terrarium or near driftwood, in one of its curves (in summer, on the surface of the substrate). To arrange the nest mole voles accumulate various materials: pieces of fabric, paper, hay, and sawdust, in which they burry themselves. They feel uncomfortable when the nests are not covered. When damage the tunnels created in the substrate, mole voles immediately start to repair them.

Noteworthy is the unique capability of mole voles to turn around in the narrow tunnels. In addition to the abovementioned capability to move quickly forward and backward within a single narrow tunnel, they are able to turn around on the spot, demonstrating extraordinary gymnastic skills based on the flexibility of their body unknown of any other group of mammals. In particular, when falling into spiral traps (types of Popov-Falkenstein trap: [Novikov 1949; Korobchenko 2018]) mole voles are able to turn around on the spot basically folding in half. In a tunnel with a diameter of 35 mm, a mole vole that seems to barely fit with its body dimensions in the trap, very quickly, in 2–3 seconds, turned its head along the body and then smoothly, with barely noticeable jerks, scrolled with the front part of his body in the direction of its tail, similarly to as reptiles do, almost without helping itself with its paws. Young mole voles, for which this tunnel was more spacious, moved the same way very quickly, almost unnoticeably for the observer, turning instantly in the opposite direction.

This feature allows the mole voles to escape from the trap very easily and not having to move backward, which indicates the high physical plasticity of these animals, which should be considered in the process of their trapping. The same we observed when relocating the mole voles using a narrow cylinder (small PET bottle with a cut bottom). The ability to turn around on the spot is a clear adaptation of mole voles to living in a system of underground tunnels. In particular, it is important in the burrowing of new tunnels without having to make chambers for turning around. At the same time, mole voles often push the soil out of the tunnels moving backward.

Communication and group behaviour

Vocal communication

While observing the captive mole voles, we have noted various demonstrations of social behaviour and communication between the individuals via both tactile interaction and vocalisation. Vocal communication is a particular feature of mole voles [Korobchenko *et al.* 2010: Table 4]. The group of captive mole voles was characterised by a high communication activity both between family members and with the surrounding environment in the process of space exploration. A special type of ‘grinding’ vocalisation was observed and recorded on video multiple times, which was directed not toward other mole voles but the corner of the terrarium where they were probably looking for the possibility of burrowing tunnels. We can suggest that such sound is used by the mole voles for the

exploration of remote space of substrate layers similarly to the principles of ground-penetrating radar, which usually operates at high frequencies. There is literature data about the possible use of ultrasound by mole voles [Volodin *et al.* 2022]. We consider that this type of vocalisation could be used by the animals in searching for cavities or kin.

Mole voles make specific sound when burrowing, such as ‘cooing’ and ‘creaking’, which is often related to changes in the living space of the terrarium, when pouring a new layer of sand. ‘Creaking’ is continuous (ca. 10 sec), when the mole vole rises its head, bares its teeth and slightly opens its mouth turning to the observer or other mole voles. They make other types of sound when burrowing. The mole vole starts burrowing actively with its front legs, for about 20 seconds, then stops, tilts its head and starts ‘cooing’, always in the direction of the burrowing. ‘Cooing’ is observed only when burrowing and thus this feature might be a tool of echolocation for analysing the quality of the underground cavity and an important adaptation to living in the subterranean environment. ‘Cooing’ takes place more often than ‘creaking’ during the day, and can be directed toward the observer or another mole vole. These sounds were produced by all three individuals when one of the males reacted aggressively to the attempt of picking him up by making a ‘hissing’ sound. Almost during the entire day, when resting in the ‘nest’, locomotor and burrowing activity, mole voles squeak and ‘coo’ quietly to one another. Vocal communication changed with time and new sounds appeared, particularly a loader ‘cooing’ as a reaction to the observer, especially before feeding.

Noteworthy is that mole voles also made other kinds of sound, particularly when interacting with the young, which to various tactile contacts responded with ‘squeaking’ sound.

Many publications have appeared recently with results of research into the vocal communication of subterranean rodents (such as *Spalax ehrenbergi*, tuco-tucos, and mole-rats), but the vocal communication of mole voles has not been studied. In a review [Schleich *et al.* 2007] devoted to the latest research results of communication of subterranean rodents, it was showed that vocal communication is an important adaptation to the subterranean environment and plays a key role in the general organisation of social animals. They use vocal signals according to certain behavioural mechanisms accompanying intraspecific and interpersonal contacts to demonstrate their status (reproductive, dominance, or territorial) and as protection from predators. On interspecific level, vocal signals play an important role in reproductive isolation and speciation processes, and explain general principles in the evolution of subterranean mammals. As it was revealed in a number of research [Morton 1977; Heffner & Heffner 1992; Rado *et al.* 1998; Schleich *et al.* 2006], the specifics of vocalisation of subterranean rodents depend on the level of social organisation; the integration of individuals into groups, the support of the group’s integrity, and the regulation of group activity lead to the development of the necessary signalling systems. Solitary species of subterranean rodents (*Ctenomys pearsoni*, *C. talarum*, *Spalax ehrenbergi*, and *Heliophobius argenteocinereus*) have a less diverse vocal repertoire and they have demonstrated fewer types of situation-related sounds compared to social species (*Heterocephalus glaber*, *Fukomys anselli*, and *F. mechowii*), the vocal repertoire of which is 3–4 times larger [Schleich *et al.* 2007]. According to our observation, the vocal repertoire of mole voles includes about 10 different sounds. Some authors [Heth *et al.* 1988; Schleich *et al.* 2007] noted that solitary species of subterranean rodents demonstrated mainly ‘protective’, ‘attractive’, or ‘suffering’ vocalisation, depending on the level of their social activity and in order to defend their home range, attract a mating partner, and exclude close intraspecific contacts. However, the significance of the diversity of vocal repertoire, and the impact of morpho-physiological and behavioural factors on the vocalisation of subterranean rodents remain poorly studied.

Reaction to the observer

When being trapped, mole voles demonstrate an aggressive behaviour, but in captivity they can be tamed if regularly take them in hand. Tamed mole voles are not aggressive nor reluctant. When kept with minimum disturbance, mole voles remain ‘wild’ in captivity and such mole voles cannot be manipulated with hand and they take a ‘defensive’ stance when it is attempted even with the greatest care—they open their mouth and bare their incisors, retreating into a corner and facing the observer.

During the entire period the mole voles were being kept, aggression could arise between individuals, as a result of which one of the males attempted to jump out of the terrarium. At the same time, when standing and jumping on the hind legs, the animal maintained a stable stance indicating that mole voles in the wild are able to escape from shallow rivulets and obstacles provided they can find something to grip with their front legs. When kept in groups, mole voles remain aggressive toward humans but when kept in solitude they are easily tamed and can be handled.

Our observations indicate that mole voles are able to see the observer at a distance of about 0.5 metres. We have regularly noted that mole voles do not react to the presence of humans in the same room, and they had demonstrated disturbance or interest (escaped, froze, or turned) only when the observers approached the terrarium. Similarly, the mole voles practically did not react to cameras, although they always reacted to sudden movements. This supports the idea that many subterranean rodents retain an active visual system, susceptible on at least close distances [Němec *et al.* 2007], which is an important adaptation to being on the surface, even for a short time, in the process of foraging, burrowing, and dispersal. We have regularly observed not only in captivity, but also in the wild that after pushing the next portion of soil out of the burrow, mole voles look out from it, extending at least half the body to inspect the surroundings. It could explain the more intense pigmentation of the head pelage. In most cases, it is a highly common feature [e.g. Artemieva 2022], although absent in mole voles from the Derkul population, which live on light, sandy substrates.

Behaviour under new conditions and during disturbance

When put in another terrarium with a layer of sand, mole voles demonstrate a high activity for a quite long period, constantly burrowing in the sand accompanied with a characteristic vocalisation. When disturbed, they retreat to a corner and bare their incisors.

Taming can be considered as a special form of disturbance. If do not pick up the mole voles regularly, they remain 'wild' and can bite hard when trying to take them in hand. However, together with the abovementioned colleagues, we have gained a fairly good experience of taming mole voles, particularly juveniles (Fig. 2). Mole voles get quickly used to constant contacts and demonstrate no aggression whatsoever when touched or picked up; they just move in the palms crawling between the fingers. Even if there are attempts to bite, those are rather related to the exploration of the surrounding space.

Group behaviour

From the beginning of being kept in captivity, aggressive behaviour was quite unusual during the first month; aggression between individuals was noticed only a couple of times, which manifested regardless of sex and during the distribution of food. An explicit dominance of any individual was not noted either; aggression was demonstrated by each mole vole, during which they were cooing loudly and gripped each other with their teeth by the sides and head, while the one attacked was making 'pitiful' whining-like sounds and ran into a corner. At this, the aggression stopped without further persecution. Moshkin *et al.* [1991] also did not note aggressive behaviour in males recently put together under laboratory conditions, although after six months they started to show aggression.

In our case, competition and aggression were not recorded among the captive mole voles, neither between males nor females. Adults also did not show aggression toward the young; on the contrary, all adult members of the family displayed parental care. When juveniles were left by their mother, they started to make pitiful sounds to which another adult individual responded with coming to them, keeping them warm and guarding them. The mother returning did not show aggression toward the 'babysitter' and did not drive this family member away.

During the observations it was noted that in the state of rest mole voles sleep tilting the head to their front legs, and pressing themselves to and climbing on top of each other. Such behaviour is characteristic for social subterranean rodents and it ensures thermoregulation under conditions of the subterranean ecotope [Burda *et al.* 2007]. Mole voles always arrange a toilet in one half of the terrarium, visiting it regularly. They never leave excrements at their places of rest.



Fig. 2. Adult mole voles in captivity can be tamed: they are easy to handle and quickly get used to hands, do not show any aggression, do not try to run away and pose well for the camera, being busy not so much with human attention as with their own business (to go somewhere, gnaw something, etc.). Animals kept without being picked up are more wary and try to snap, but they can be picked up as well when putting the hand under their body or when picking them up by the skin. Photos from different years: top row—by R. Kish (2005), middle row—by M. Kolesnikov (2009), bottom row—by the author (2012).

Рис. 2. Дорослі сліпачки в умовах неволі як об'єкти приручення: вони легко йдуть до рук і швидко звикають до рук, не проявляючи жодної агресії, не намагаються тікати і добре позують перед фотокамерою, зайняті не так увагою до них з боку людини, як власними справами (намірами кудись прямувати, щось гризти абощо). Тварини, яких утримують без взяття на руки, є більш сторожкими і намагаються огризатися, проте і їх можна брати на руки, якщо підводити руку під їхнє тіло або якщо брати їх «за шкірки». Фото різних років: верхній ряд — Р. Кіша (2005), середній ряд — М. Колеснікова (2009), нижній ряд — автора (2012).

Feeding

Feeding specifics were determined by the fact that mole voles consumed the food both where it was placed and in their chambers, although the food in the chambers most often has remained untouched. The basis of their diet included root vegetables and bulbs of cultivated plants. They did not consume food of animal origin, and showed no interest to it when it was given (e.g. mealworms). A specific feeding spot was not arranged because mole voles were burrowing continuously in the entire space of the terrarium and would have buried any specific feeder anyways. Therefore, the food was placed in a corner of the terrarium, onto the substrate.

Feeding volumes and preferences

Captive mole voles were fed once or twice a day with pieces of carrot, potato, sunroot, radish, marrow, beet, and aboveground parts of plants, which were placed directly in the terrarium (Fig. 3). The feeding of mole voles was observed daily; the food given was weighted, as well as the leftovers on the following day.

The animals usually consumed the same volume of food—a group of 2–3 individuals devoured about 60–100 grams of food daily, that is, nearly 70% of their own weight.

Of the proposed food mole voles always preferred carrot and potato; the roots were usually given to them cut in half. The freshly cut food attracted them to the ‘table’ and allowed for gnawing on it more easily along the cut edges. The preferred types of food also included apples, although they were most often stocked by the mole voles in their fodder chambers.

In the wild, mole voles prefer plants with a well-developed root system and bulbs that contain a larger amount of nutriment and water. In addition to underground parts, mole voles also consume stems and leaves, although in lesser volumes [Sakhno 1975].

Stocking and consumption

Mole voles feed at the place where the food is laid out as often as in their chambers, which could be related to the safety of their lives in captivity. The consuming of food where it was placed is more common in unusual situations, for example, when the animals were temporary kept in smaller tanks, when they were placed in a new environment for photographing, or when they got hungry.

Usually, mole voles took the food to the nest part of the terrarium holding it with their teeth, and then started to eat holding it with their front legs. A characteristic feature was that before starting to eat and while holding the food with their front legs, mole voles were making purring-like sounds for about 10–15 seconds. We do not have an explanation for this strange ritual; it might be related to their sociability and informing other members of the family group about the availability of food. Young mole voles started to make food stocks in the age of 2.5–3.0 months.

Water, chalk, and gnawing

Mole voles did not drink water. Presumably, they had enough water contained in the juicy plant fodder. The observations made by I. Sakhno [Sakhno 1971, 1975] also confirm the absence of need for additional water. Obviously, it is an adaptation to living in the steppe.

Captive mole voles gnawed chalk almost every day. It was important to give them large pieces of chalk—slabs from dense natural deposits. Mole voles did not like the soft blackboard chalk used in the classroom—it was more essential for them to gnaw the chalk and not eat it, although both gnawing and eating chalk were obviously important. Hard chalk was available in the terrarium not periodically but continuously.

The constant need for gnawing is related to the quick growth of teeth (incisors). One time when the animals were removed from the terrarium, one individual broke the tip of one of its upper incisors (about 3 mm), which in ten days has fully regrown and aligned with the other incisor. That is, the growing velocity of incisors is about 9 mm per month. Obviously, in captivity, when burrowing is limited and chalk and driftwood is absent for wearing the teeth down, mole voles may suffer from the excessive growth of incisors.



Fig. 3. Adult mole voles with carrots. The animals manipulate their food well by holding it with their front legs and move their jaws freely, as other species of voles cannot do. A piece of chalk is also part of their diet, and this issue was constantly solved due to the fact that the university often supplied large natural pieces of chalk for the classrooms instead of blackboard chalk, which was very pleasing to both the mole voles and us researchers. Animals in an active state, if not busy burrowing, are constantly gnawing something (driftwood, chalk, stone, corners of the terrarium), which helps them to wear down their teeth. Photo by V. Foroshchuk.

Рис. 3. Дорослі сліпачки з морквою. Тварини добре маніпулюють поживою, тримаючи її передніми лапками, та вільно рухають щелепами, як ще не можуть робити інші види полівок. Шматок крейди також є частиною їх поживи, і це питання постійно вирішувалося завдяки тому, що в університет часто поставляли для аудиторій не штучну фасовану у формі брусочків крейду, а великі природні шматки, що дуже тішило і сліпачків, і нас як дослідників. Тварини в активному стані, якщо не зайняті риттям, то постійно щось гризуть (корягу, крейду, камінь, кутки тераріуму), що допомагає їм сточувати зуби. Фото В. Форощука.

Reproduction and growth

Data on pregnancy and fertility rate

Experience was gained in breeding mole voles in captivity. Obvious patterns of mating behaviour or mating competition between males were not observed. The mating behaviour manifested itself only by a change in vocal communication when in the evening and night mole voles were making new, purring-like sounds.

Pregnancy lasted a month and two offspring were born. At a low fertility rate, a high level of parental care was noted. Parturition took place in the 'nest' arranged by the female in the substrate using hay as lining. After giving birth, females were actively mating with the males for two days, the most actively on the first day. Mole voles, similarly to other voles, are characterised by post-partum oestrus, but lactation and nursing are usually not compatible with a second pregnancy [Smorkatcheva *et al.* 2016]. For comparison, there is data on the pregnancy and fertility rates of mole voles in natural populations from the Azov region [Zubko & Ostriakov 1961]. According to these results, mole voles under favourable conditions are able to reproduce all-year-round, including winter. They reach sexual maturity in the age of 90 days and older (i.e. three months and older). The average duration of pregnancy is 26 days², and even nursing females can become pregnant on the 9–10 day after parturition. According to the same source, litter size in the wild reaches an average of 3.3–3.8 neonates per pregnant female, with a typical range of 2–4 offspring per female (lim = 1...5). Captive females delivered a minimum number of offspring (two neonates twice) relative to the data on breeding in the wild.

On the growth and behaviour of the young

Neonates are blind and their pink body is covered with short and light-coloured vellus hair, with barely noticeable patches of darker shade. There are tenacious, thin claws on the fingers, barely noticeable teeth in the mouth, and beginnings of vibrissae on the snout. Their incisors are thin and more spread out laterally than in the adults, which might be convenient for grabbing the mother's nipples. The weight of neonates was 3–4 grams. Lactation lasted for 30–40 days. The rate of weight gain of neonates was about 0.5–0.7 grams per day, and at the age of one and a half months they had a weight of about 18–20 grams, that is, 40% of the weight of the mother. The weight of captive mole voles is higher than of those in the wild. Females weight slightly more than males.

Neonates could already crawl after the first week, and had a special form of locomotion—they fixed the front leg on the substrate and made circular movements around it (see Fig. 4). This could be seen as an adaptation to not walking in the burrow far from the nest in search of the mother (or the nest itself). When trying to stand on their limbs, the neonates could not hold their head and rolled over it or fell on their side. This is obviously related both to the relatively large size of the head and weak limbs, and perhaps it is part of the mentioned adaptation to stay close to the nest.

By the fourteenth day the pelage of young mole voles becomes denser, but the fur on the ventral side of the body remains sparse; the claws, teeth, and vibrissae at this age become notably larger. They could already stand on their limbs, but their movements were still chaotic. By the end of the third week post-partum, the newborn mole voles could already move linearly, but sometimes they still fell on their sides and rolled over to their backs.

The young mole voles opened their eyes on the 25–27 day, and from the 25th day they could feed independently and gnaw soft vegetables. The transition to independent feeding was accompanied with nursing by the female, and they were completely weaned from the mother's milk within a week. Young mole voles reached adult size within three months, and at this age their fur cover was distinguished by a more pronounced dark colouration. Similar key developmental stages with similar durations were reported earlier for populations from the Azov region [Sakhno & Ostriakov 1961] and Western Siberia [Novikov *et al.* 2015].

² This figure can be inferred from the cited work if consider that the period between two parturitions is 34–36 days, and a second pregnancy can occur on the 8–10 day after giving birth to the previous offspring.

Life expectancy

The subterranean environment provides protection from outer threats and contributes to the effect of natural selection in the favour of longevity in subterranean animals, including subterranean rodents. A maximum longevity of 30 years and older is common for social rodents of the family Bathyergidae (naked mole-rat, *Heterocephalus glaber*), whereas 20 years is common for species of the genera *Fukomys* and *Cryptomys* [Dammann & Burda 2007].

Longevity is also common for mole voles (*Ellobius talpinus*) and literature data provide a life expectancy of 5–6 years for female mole voles, but fertile females, including captive ones, live much longer compared to non-breeding females [Novikov *et al.* 2015]. In our study, the lifespan of mole voles was about eight years.

It was discovered that non-breeding females of subterranean rodents have a higher concentration of glucocorticoids, which indicates a higher level of stress that can lead to a lower life expectancy in individuals not taking part in reproduction. In the wild, it is usually only one female in the mole vole family that reproduces. However, it was noted that two captive females reproduced simultaneously [Novikov *et al.* 2015]. In our case, the first female started to reproduce after two years of being kept in captivity, while the second one after a year of being removed from the nature. That is, in both cases, the entire reproductive cycle took place in captivity (unlike the cases when the trapped females are already pregnant). Mole voles of two generations could co-exist peacefully in a single terrarium even after the offspring reached adulthood.

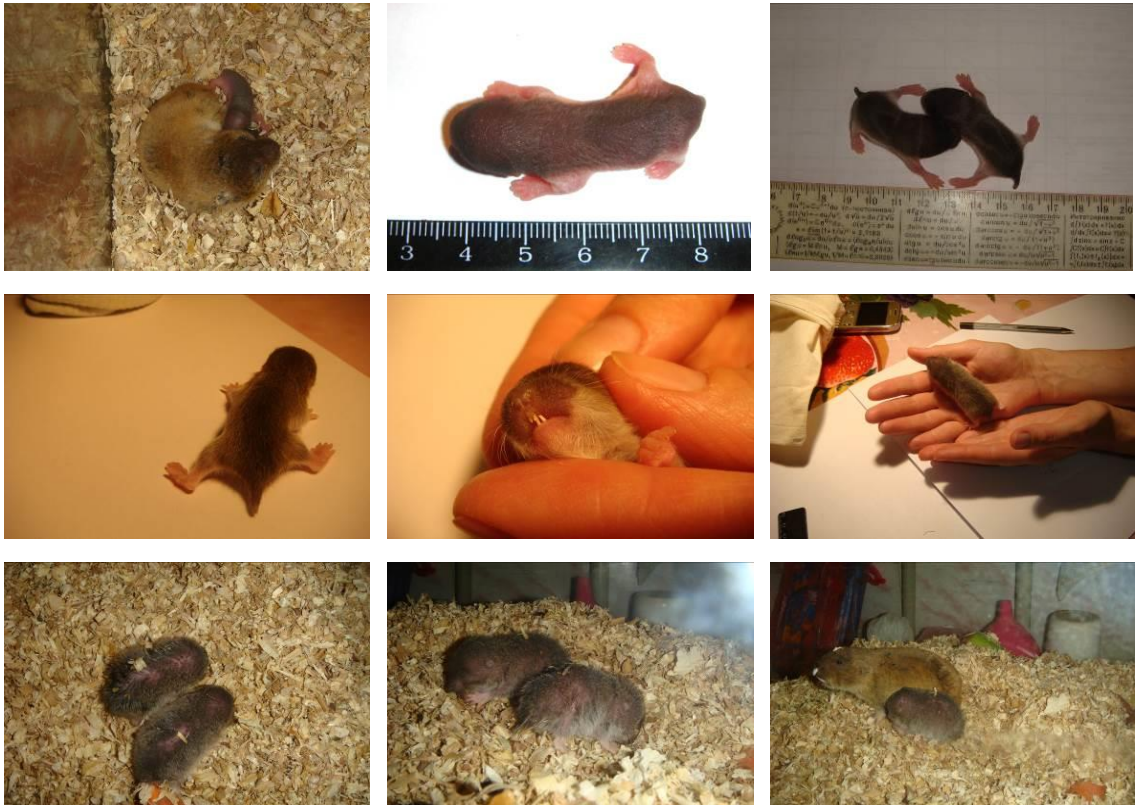


Fig. 4. Young mole voles of different age born in captivity: neonates, up to one-week-old (top row), two- to three-week-old, with teething (middle row), about a month-old, when they make their first attempts of independent feeding (bottom row). Photo by I. Zagorodniuk.

Рис. 4. Молоді особини сліпачка в різному віці, народжені в неволі: новонароджені, у віці до 1 тижня (верхній ряд), у віці 2–3 тижнів, з прорізанням зубів (середній ряд), близько місяця, коли є перші спроби самостійного харчування (нижній ряд). Фото І. Загороднюка.

Moulting

A change in the coat colouration of captive mole voles was noted—closer to autumn, the pelage became brighter. In summer, namely in June, all three individuals moulted, and the pelage had large bald spots, but after 15–20 days the animals were covered again by dense fur.

Autumn moulting was not recorded, which allows considering that mole voles have only one seasonal moulting, in spring–summer.

Conclusions

Experience has shown that keeping mole voles in captivity is relatively easy. The species has no special needs in feeding. It feels quite comfortable in small terrariums, remains active, and almost entirely avoids conflicts when kept in groups. When kept individually, it gets tamed very quickly and by the second to third week it calmly approaches the researcher's hands and takes food. In order to form normal social groups during their long-time keeping or captive breeding, it is necessary to form social groups in which the animals retain the forms of behaviour necessary for survival (as experience has shown, the smallest group consists of three individuals). Among the features described, the preservation of the system of vocal communication, warning of danger, and the necessary level of aggression toward other species (and also the researcher) when disturbed are of great importance.

The experience gained by the author can be used in the formation of reproductive groups (reserve populations) under artificial conditions, as well as in the development of measures for the formation of new local populations via releasing animals to new locations or where the species disappeared due to human economic activity or other reasons. Nevertheless, it is important to consider the difficulty of ensuring the keeping conditions, because the conditions in the terrarium correspond more to those on the surface and not of the subterranean ecotope. But the adaptability of mole voles to both the subterranean and aboveground environment makes it possible to keep them in captivity for a long time, unlike mole rats.

Experience has also shown the possibility of introducing mole voles into culture, which would significantly contribute to the currently existing range of domestic rodents (guinea pigs, hamsters, and gerbils). At the same time, this species, unlike many others (and all those named), is characterised by an extremely plastic behaviour, easy taming, lack of aggression, exclusive herbivory, and lack of odours. Due to these features, the species can be recommended both as a pet for keeping in zoo exhibitions and as a laboratory animal.

Acknowledgements

The author would like to thank colleagues who took part in expeditions and animal trapping, particularly V. Bondarev, S. Glotov, I. Zagorodniuk, S. Zaika, M. Kolesnikov, and V. Timoshenkov. Thank you to all who contributed to the development of keeping techniques, the arrangement of terrariums, and the selection of fodder, particularly to I. Zagorodniuk, G. Yevtushenko, and M. Kolesnikov. I also thank the authors of photos taken during of specially organised photo shoots, in particular I. Zagorodniuk, M. Kolesnikov, R. Kish, and V. Foroshchuk. The study was carried out as part of an individual research project titled 'Ecology of burrowing rodents of eastern Ukraine' and no special funding has been received. The author also thanks I. Zagorodniuk for his important edits and suggestions and Z. Barkaszi for the English translation of the manuscript.

References

- Akimov, I. A. (ed.). 2009. *Red Data Book of Ukraine. Fauna*. Globalconsulting, Kyiv, 1–600. [In Ukrainian]
- 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. [CrossRef](#)
- Burda, H., V. Bruns, M. Muller. 1990. Sensory adaptations in subterranean mammals. In: Nevo, E., O. A. Reig (eds). *Evolution of Subterranean Mammals at the Organismal and Molecular Levels*. Wiley-Liss, New York, 269–293.
- Gippoliti, S., G. Amori. 2007. Beyond threatened species and reintroduction: establishing priorities for conservation and breeding programmes for European rodents in zoos. *International Zoo Yearbook*, **41**: 194–202. [CrossRef](#)
- Golenko, A., V. Tyshchenko, S. Myakushko. 2008. To the methodology of *ex situ* conservation of bats (on the example of *Eptesicus serotinus* in Kyiv Zoo). In: Zagorodniuk, I. (ed.). *Rare Mammal Fauna and Its Protection*. Luhansk, 37–43. (Series: Proceedings of the Theriological School; Vol. 9). [In Ukrainian]

- Dammann, P., H. Burda. 2007. Senescence Patterns in African Mole-rats (Bathyergidae, Rodentia). In: Begall, S., H. Burda, C. E. Schleich (eds). *Subterranean Rodents: News from Underground*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 251–263. [CrossRef](#)
- Heffner, R. S., H. E. Heffner. 1992. Hearing and sound localization in blind mole rats (*Spalax ehrenbergi*). *Hearing Research*, **62**: 206–216. [CrossRef](#)
- Heth, G., E. Frankenberg, E. Nevo. 1988. “Courtship” call of subterranean mole rats (*Spalax ehrenbergi*): physical analysis. *Journal of Mammalogy*, **69**: 121–125. [CrossRef](#)
- Korobchenko, M. 2008. Northern mole vole (*Ellobius talpinus*) on the sand areas of the Derkul river valley (Rostov and Luhansk provinces). In: Zagorodniuk, I. (ed.). *Rare Mammal Fauna and Its Protection*. Luhansk, 228–231. (Series: Proceedings of the Theriological School; Vol. 9). [In Ukrainian] <https://shorturl.at/efOS8>
- Korobchenko, M., I. Zagorodniuk. 2008. Digging activity of the northern mole vole (*Ellobius talpinus*) and characteristics of its molehills. *Visnyk of Luhansk University. Series: Biological Sciences*, **14** (153): 56–62. [In Ukrainian] <https://shorturl.at/mGW29>
- Korobchenko, M., I. Zagorodniuk, K. Redinov. 2014. Review of distribution and morphometric peculiarities of the mole vole *Ellobius talpinus* (Arvicolidae) in the Lower Dnipro river region (Ukraine). *Proceedings of the Theriological School*, **12**: 89–101. [CrossRef](#)
- Korobchenko, M. 2017. Golov trap and the experience of its use in research on burrowing rodents. *Proceedings of the Theriological School*, **15**: 75–79. [CrossRef](#)
- Lacy, R. C. 2012. Achieving True Sustainability of Zoo Populations. *ZooBiology*, **32**: 19–26. [CrossRef](#)
- Morton, E. S. 1977. On the occurrence and significance of motivation-structural rules in some birds and mammals. *American Naturalist*, **111** (981): 855–869. [CrossRef](#)
- Moshkin, M.P., N.G. Evdokimov, V.A. Miroshnichenko, et al. 1991. Changes in corticosteroid function in populations of the common mole vole (*Ellobius talpinus*). *Advances in Modern Biology*, **111** (1): 95–100. [In Russian]
- Moshkin, M., E. Novikov, D. Petrovski. 2007. Skipping as an adaptive strategy in social fossorial rodents: the mole vole (*Ellobius talpinus*) as an example. In: Begall, S., H. Burda, C. E. Schleich (eds). *Subterranean Rodents: News from Underground*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 49–60. [CrossRef](#)
- Novikov, G. A. 1949. *Field Studies on the Ecology of Terrestrial Vertebrates*. Soviet Nauka, Moscow, 1–601. [In Russian]
- Novikov, E., E. Kondratyuk, D. Petrovski, T. Titova, I. Zadbrowskaya, et al. 2015. Reproduction, aging and mortality rate in social subterranean mole voles (*Ellobius talpinus* Pall.) *Biogerontology*, **16**: 723–732. [CrossRef](#)
- Putnam, A. S., G. M. Ferrie, J. A. Ivy. 2023. Ex situ breeding programs benefit from science-based cooperative management. *ZooBiology*, **42**: 5–16. [CrossRef](#)
- Rado, R., J. Terkel, Z. Wollberg. 1998. Seismic communication signals in the blind mole-rat (*Spalax ehrenbergi*): electrophysiological and behavioral evidence for their processing by the auditory system. *Journal of Comparative Physiology A*, **183**: 503–511. [CrossRef](#)
- Sakhno, I. I. 1971. The northern mole vole (*Ellobius talpinus* Pall.) in the Voroshilovgrad region. *Vestnik zoologii*, No. 5: 65–69. [In Russian]
- Sakhno, I. I. 1978. Materials for ecology of the northern mole vole in the Voroshilovgrad region. *Vestnik zoologii*, No. 1: 74–76. [In Russian]
- Schleich, C. E., S. Begall, H. Burda. 2006. Morpho-functional parameters of the inner ear in *Ctenomys talarum* (Rodentia, Ctenomyidae). *Folia Zoologica*, **55**: 264–272.
- Schleich, C. E., S. Veitl, E. Knotková, S. Begall. 2007. Acoustic Communication in Subterranean Rodents. In: Begall, S., H. Burda, C. E. Schleich. (eds). *Subterranean Rodents: News from Underground*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 113–128. [CrossRef](#)
- Smirnov, D. 1922. Observations on the life of *Ellobius talpinus* (Pall.) in the Merv oasis (Mammalia, Rodentia). *Yearbook of the Zoological Museum of the Russian Academy of Sciences (Petrograd)*, **22**: 229–235. [In Russian]
- Smorkatcheva, A. V., A. R. Kumaitova, K. V. Kuprina. 2016. Make haste slowly: reproduction in the Zaisan mole vole (*Ellobius tancrei*). *Canadian Journal of Zoology*, **94**: 155–162. [CrossRef](#)
- Stanytsina, H., I. Zagorodniuk. 2021. The European hamster (*Cricetus cricetus*) in captivity: keeping and breeding experience. *Theriologia Ukrainica*, **21**: 152–164. [CrossRef](#)
- Volodin, I., M. Dymyskaya, A. V. Smorkatcheva, E. V. Volodina. 2022. Ultrasound from underground: cryptic communication in subterranean wild-living and captive northern mole voles (*Ellobius talpinus*). *Bioacoustics*, **31** (4): 414–434. [CrossRef](#)
- Zubko, Y. P. 1940. To the question of the subspecies composition of the northern mole vole (*Ellobius talpinus* Pall.) of the European part of the USSR (preliminary report). *Scientific notes. Kharkiv State Pedagogical University*, **4**: 191–194. [In Ukrainian]
- Zubko, Y. P., S. I. Ostryakov. 1961. On the reproduction of *Ellobius talpinus* Pallas in the south of the Ukraine. *Zoologicheskii Zhurnal*, **40** (10): 1577–1579. [In Russian]



SEASONAL FEATURES OF THE DIET OF PREDATORY MAMMALS IN THE WESTERN REGIONS OF UKRAINE

Mariia Martsiv , **Ihor Dykyy** 

Key words

carnivorous mammals, trophic relationships, diet of predators, seasonal variability of nutrition, diversity of forage base, Ukraine

doi

<http://doi.org/10.53452/TU2516>

Article info

submitted 27.04.2023

revised 30.05.2023

accepted 30.06.2023

Language

English, Ukrainian summary

Affiliations

Ivan Franko National University
of Lviv (Lviv, Ukraine)

Correspondence

Mariia Martsiv: Ivan Franko
National University of Lviv, 4
Hrushevskoho Street, Lviv, 79005
Ukraine; Email:
marichkamartsiv@gmail.com;
orcid: 0000-0003-4020-7367

Abstract

The article analyses feeding specifics depending on the season of five species of predatory mammals belonging to two families: Mustelidae and Canidae. It was established that the largest number of food objects in the red fox's diet is characteristic for the winter period (44 objects). In winter, this species enriches its diet with invertebrates, fish, domestic mammals, and ungulates in small quantities. The main objects of food during this period are rodents (19%) and birds (16.6%). Rodents are also the basis of the weasel's winter diet (50%). Both species of marten also consume rodents and birds in the winter, however, the pine marten hunts birds more often (17.4%) compared to rodents (13%), whereas the stone marten rarely hunts birds in the winter and the basis of its diet is made up by rodents (23.1%). The spring period is characterised by a sharp decrease in objects of plant origin in the diet of all carnivorous mammals considered. In spring, the stone marten consumes the largest share of animal feed (80%). The share of animals in the pine marten's diet also increases, but this species actively hunts invertebrates (37.1%). Birds were not detected in the diet of the pine marten in spring, but they are present in the diet of the weasel in this period (5.9%). Almost half of the summer diet of all species considered consists of plant objects. All predators are characterised by the consumption of a large number of invertebrates during this period, with the lowest share of them in the diet of the stone marten (5.6%), whose main food in the summer is plants (55.6%), rodents (22.2%) and birds (16.7%). In autumn, the share of plant components in the diet of predators is more than 50%, and this period is characterised by having the highest share of juicy fruits in the diet throughout the year, except for the weasel, in the diet of which plants are rarely found during this period (21.4%). The basis of the diet of this species during this period is mammals (64.3%). The share of rodents (15.5%) and birds (8.3%) in the red fox's diet increases in the autumn period. Inedible objects were recorded in food samples of two species: red fox and pine marten. For the marten, the largest number of these objects was registered in the summer period, and for the fox, non-food objects were absent only in the summer diet.

Cite as

Martsiv, M., I. Dykyy. 2023. Seasonal features of the diet of predatory mammals in the western regions of Ukraine. *Theriologia Ukrainica*, 24: 203–212. [In English, with Ukrainian summary]

Сезонні особливості трофіки хижих ссавців в умовах західних областей України

Марія Марців, Ігор Дикий

Резюме. У статті проаналізовано особливості харчування в залежності від сезону п'яти видів хижих ссавців, які належать до двох родин: Mustelidae та Canidae. Встановлено, що найбільша кількість харчових об'єктів у раціоні лиса рудого характерна для зимового періоду — 44 об'єкти. Взимку цей вид збагачує раціон безхребетними, рибами, домашніми ссавцями та копитними у невеликих кількостях. Основними об'єктами харчування в цей період є гризуни (19 %) та птахи (16,6 %). Гризуни є основою і зимового раціону ласиці (50 %). Обидва види куниць у зимовий період також споживають гризунів та птахів, проте, куниця лісова в цей період частіше полює на птахів (17,4 %), а серед гризунів (13 %), кам'яна куниця навпаки, рідко полює взимку на птахів, а основою раціону є гризуни (23,1 %). Весняний період характеризується різким зниженням об'єктів рослинного походження у раціонах всіх хижих ссавців. Весною куниця кам'яна споживає найбільшу частку кормів тваринного походження — 80 %. Частка тварин зростає і в раціоні лісової куниці, проте цей вид активно полює на безхребетних (37,1 %). Птахів у весняний період в раціоні лісової куниці виявлено не було, проте в раціоні ласиці в цей період вони присутні — 5,9 %. Літній раціон для усіх видів складається майже на половину з рослинних об'єктів. Для всіх хижаків характерне споживання в цей період великої кількості безхребетних, найнижча їх частка у раціоні куниці кам'яної (5,6 %), основним кормом влітку якої є рослини (55,6 %), гризуни (22,2 %) та птахи (16,7 %). Восени частка рослинних компонентів у раціонах хижих становить більше половини, цей період характеризується найвищою часткою соковитих плодів протягом року, окрім ласиці, в раціоні якої рослини в цей період трапляються рідко — 21,4 %. Основу раціону даного виду в цей період становлять ссавці 64,3 %. У раціоні лиса рудого в осінній період зростає частка гризунів (15,5 %) та птахів (8,3 %). Неїстівні об'єкти зафіксовані у зразках харчування двох видів: лиса рудого та куниця лісової. Для куниці найбільша кількість цих об'єктів зареєстрована у літній період, а для лиса лише в літньому раціоні відсутні нехарчові об'єкти.

Ключові слова: хижі ссавці, трофічні зв'язки, раціон хижаків, сезонна мінливість харчування, різноманітність кормової бази, Україна.

Introduction

One of the main issues in the study of the biology of carnivorous mammals is the investigation of their nutrition and trophic relationships, which depend on their abundance and the stability of ecosystems [Soe *et al.* 2017]. Such studies are extremely important for the development of effective methods of conservation of many animal species [Balestrieri 2011].

A predator's diet reflects its ecological niche, adaptation to the environment, competition with other species, and impact on biodiversity. An animal's diet can be either diverse or specialised, depending on the species, sex, season, and other factors. Carnivorous mammals, such as the red fox, stone marten, and pine marten have a fairly wide range of food objects, which indicates their high ecological plasticity [Baltrunaite 2001; Davis *et al.* 2015]. The weasel and Eurasian otter are characterised by a smaller variety of diet [Abelentsev 1968; Likheev 2011].

Season is one of the determining factors affecting the composition of the diet of predators [Martsiv *et al.* 2021]. The availability and abundance of certain trophic objects will increase or decrease depending on the season. Carnivorous mammals adapt to environmental changes by switching to more available types of food [Kidawa & Kowalczyk 2011]. However, it can increase competition between some species in certain periods [Lanszki *et al.* 2007].

The study of seasonal features of the diet of carnivorous mammals is important for understanding patterns of coexistence of these animals. Therefore, the aim of this study was to investigate seasonal features in the diet of carnivorous mammals in the territory of the western regions of Ukraine.

Materials and Methods

The material for this study was collected during 2015–2021 in the territory of the western regions of Ukraine. Two methods were used, namely the analysis of collected excrements and the analysis of stomach contents. A total of 319 food samples were processed, including 115 samples from the red fox (*Vulpes vulpes*), 66 samples from the pine marten (*Martes martes*), 32 samples from the stone marten (*Martes foina*), 36 samples from the weasel (*Mustela nivalis*), and 70 samples from the Eurasian otter (*Lutra lutra*).

The collected excrements were soaked in water for a day. After that, the excrement samples were washed separately through a sieve with a minimum opening size of 0.54 mm. Sieves of three fractions (large, medium, and small) were used to collect samples, which were placed one above the other. The analysis of stomach contents was carried out similarly but without pre-soaking.

To identify the taxonomic affiliation of the samples, a morphological approach was used, which has its limitations, so not all food objects can be identified to species. The determination of the content of food samples was carried out using a Carl Zeiss Q1 microscope and PZO NSK binoculars. The determination of the remains was carried out according to morphological keys [in particular, [Pucek 1984](#); [Zagorodniuk 2002](#)] and with the involvement of specialists (ornithologists, entomologists, and botanists). The share of a certain food object was determined from the total number of food objects in the diet of a certain species of predator in a specific period of the year.

Results

Data on the diet of five species of carnivorous mammals from two families were collected and analysed: *Vulpes vulpes* from the Canidae family and *Martes martes*, *Martes foina*, *Mustela nivalis*, and *Lutra lutra* from the Mustelidae family.

Red fox (*Vulpes vulpes*)

We analysed 115 samples of red fox food in different seasons: winter—45 samples, spring—12 samples, summer—30 samples, and autumn—28 samples. The number of food items is the largest in the winter period—44 food items, including polyethylene. In spring, 22 food items are registered. In the summer period, 32 edible objects were registered, and no inedible objects were found. In autumn, 33 components of the diet were registered, as well as 2 non-food components—polyethylene and foam plastic.

The proportion of plant and animal objects changes depending on the season. In particular, the share of plant components is the highest in the autumn period (55.7% of the total diet). Also, there is a high share of plant consumption in winter and summer is 49.9% and 49.2%, respectively. This indicates that plants are an important component of nutrition throughout the year. In all seasons among the plant components dry fruits dominate, including other plant remains, in particular the remains of cereals. We assume that this species consumes grasses for better digestion, to obtain additional trace elements, and also to combat numerous endoparasites [[Lanszki et al. 1999](#)].

Foxes diversify their diet with juicy fruits throughout the year, but the highest share of these objects is in autumn, when this kind of food is abundant and most often it is the fruits of pears, apples, and blueberries. In winter, foxes most often consume apples (4.3%). In summer, cherries and raspberries are found in the diet. Invertebrates are an important component of the fox's summer diet and make up 24.2%; most often they are insects (Fig. 1).

The highest share of food of animal origin is in the spring period (58.1%). Vertebrates make up a significant part of them (46.5%). In the spring period, the fox mainly hunts birds (14%) and rodents (11.6%), the common vole occurs in the diet of this species more often than other rodents and its share is 7%.

Birds make up a notable share of the diet in the winter period (16.6%). Bird hunting in the winter–spring period is closely related to the nesting period, during which both adult birds and nestlings are easy prey for the fox [[Dell'Arte et al. 2007](#)]. However, the main food of this predator in the winter period remains rodents, the share of which in this season is higher than in other periods of the

year (19%). These include various rodent species, among which the common vole occurs the most often (10.4%).

In the winter period the fox consumes a variety of foods. In particular, a small share of ungulates (3.1%) and domestic animals (3.1%), as well as fish (1.2%), appear in the diet. The presence of polyethylene (in 9% of samples) in the winter period indicates the feeding of these predators with food waste. In addition to the high share of plant objects in the autumn period, the fox also consumes a large number of rodents (15.5%), and the share of the common vole (*Microtus arvalis*) is the highest in this season (11.3%). Also, the highest share of domestic animal consumption is in autumn (6.2%). Ungulates are also present in the fox's autumn diet (2.1%).

Pine marten (*Martes martes*)

We analysed 66 food samples of the pine marten collected in all seasons (Fig. 2). In winter, 8 samples were collected and 15 food objects were registered. During this period, the pine marten consumes plants (52.2%) and animals (47.8%) in almost equal quantities. As in all seasons, plants are largely represented by dry fruits; in winter their share in the diet is also high (34.8%). Most often, these are various herbs. The pine marten also consumes juicy fruits in winter (13%), in particular apples and grapes.

The animals in the pine marten's winter diet are mainly represented by birds and rodents, 17.4% and 13%, respectively. The same eating behaviour is characteristic of the fox during this period, but we did not find remains of the common vole in the diet of the pine marten in winter.

In the spring period, 11 samples of pine marten food were collected, and 21 food components were registered as well as plastic (in one case). The spring period is characterised by an increase in animal components of the diet, the share of which is the highest in this season (54.3%). A large share of these objects are invertebrates (37.1%), namely insects. Vertebrates are rare in the spring diet (17.1%), and mainly include rodents (11.4%), occasionally reptiles (2.9%), and other mammals. The share of plants in the spring diet is lower than in other seasons and is 45.7%. These are mainly dry fruits and herbs (31.4%), and in some cases the consumption of juicy fruits was recorded.

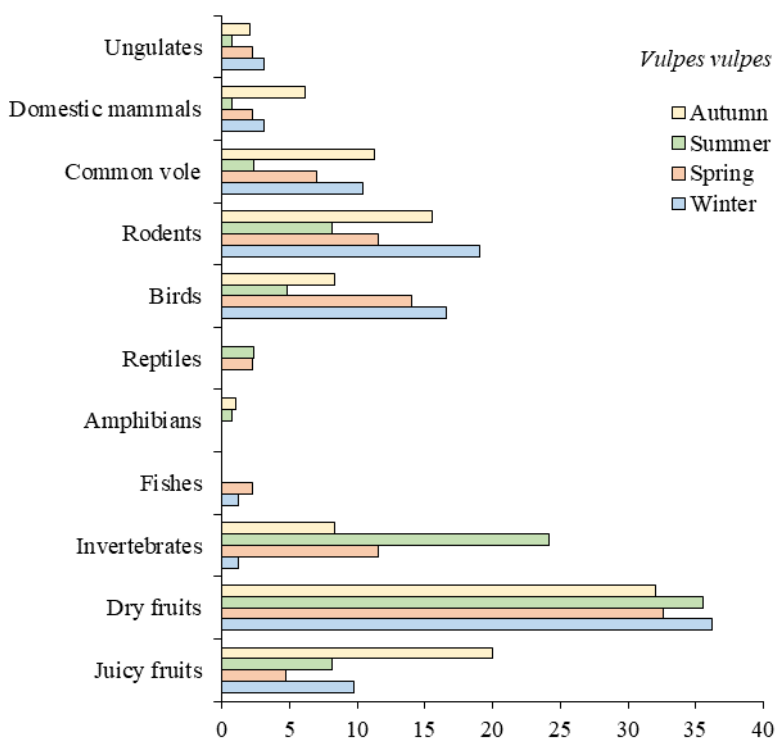


Fig. 1. Seasonal variation of the diet of the red fox in the western regions of Ukraine.

Рис. 1. Сезонна мінливість раціону лисиці звичайної на території західних областей України.

The pine marten's summer diet was best studied, as 37 food samples were collected during this period, and 32 food objects and 2 non-edible objects (polyethylene and foil) were registered. The share of animals in the diet of the pine marten in the summer period is 53.1%.

As in the spring period, this predator consumes a large number of invertebrates (34.6%). These are mainly insects (34%), in particular, representatives of the order Coleoptera (14.8%), as well as various larvae (7.4%). The share of vertebrates in the pine marten's summer diet is 18.5%. The main food during this period is birds and eggs (7.4%) as well as rodents (6.8%). The common vole is rare during this period (1.2%). Regarding objects of plant origin, the share of dry fruits and herbs is lower than in other seasons (25.3%). Juicy fruits in summer make up 14.8%, mainly blackberries (6.2%) and blueberries (4.3%).

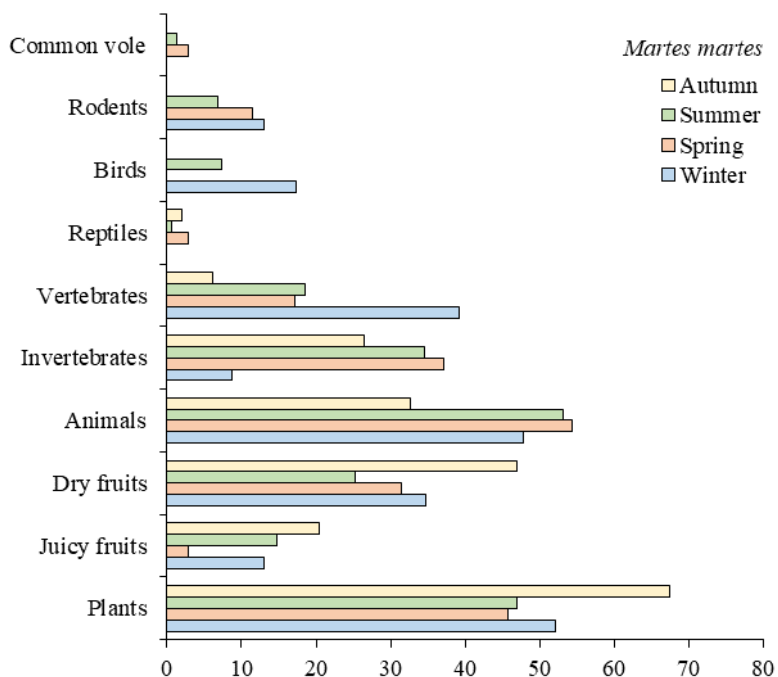


Fig. 2. Seasonal variation of the diet of the pine marten in the western regions of Ukraine.

Рис. 2. Сезонна мінливість раціону куниці лісової на території західних областей України.

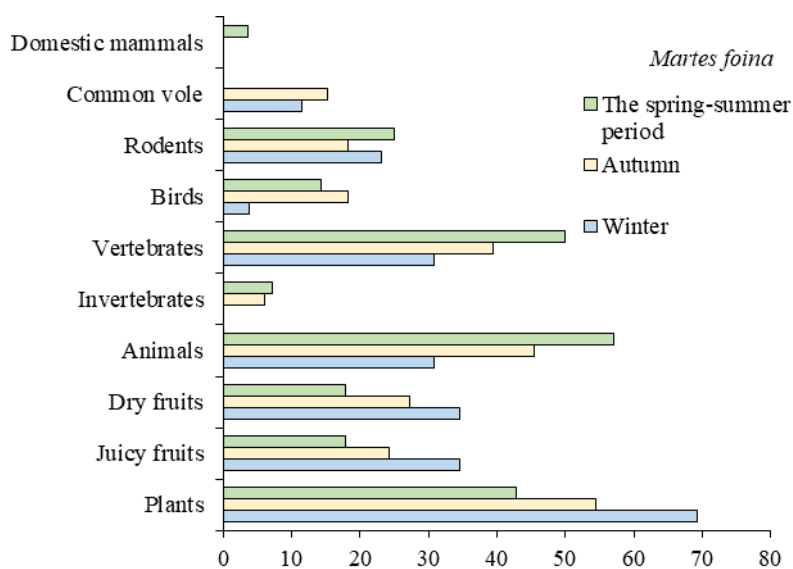


Fig. 3. Seasonal variation of the diet of the stone marten in the western regions of Ukraine.

Рис. 3. Сезонна мінливість раціону куниці кам'яної на території західних областей України.

In the summer period, polyethylene and foil were noted in 25% of food samples. However, all these samples were collected in the attic of the offices of the Cheremoskyi National Nature Park, where foresters spend the night. We assume that these objects entered the pine marten's diet with human food leftovers.

In autumn, we collected 10 food samples of this predator and noted 25 food objects. During this period, the pine marten consumes mainly plants that make up 67.3% of the diet. These are mainly dry fruits and herbs (46.9%) and various juicy fruits (20.4%) represented by apples, pears, plums, raspberries, blackberries, and blueberries. The share of invertebrates in the autumn diet is also higher than that of vertebrates and is 26.5%. These are representatives of the orders Coleoptera (6.1%), Hymenoptera (6.1%), Orthoptera (2%), as well as insect larvae. Vertebrates in the autumn diet were rare (6.1%). They are represented by mammals (4.1%) and reptiles (2%). Rodents, which we consider separately from other mammals, were not found during this period. However, the autumn diet, as well as the winter and spring diet, require additional research with a larger number of samples.

Stone marten (*Martes foina*)

We analysed 32 food samples of the stone marten collected in all seasons (Fig. 3). In particular, in winter and autumn, we collected 12 food samples each, and in summer and spring—4 samples each. Since there was a limited number of samples for analysis in the warm seasons, we combined the data for the spring-summer period.

According to our data, the winter diet of the stone marten includes 14 food items. During this period, this predator prefers food of plant origin (69.2%). Juicy (apples, pears, and blackthorns) and dry fruits (seeds, herbs, wheat, and sunflower) occur with the same frequency (34.6%).

Animals in the winter diet of the species is represented only by vertebrates (30.8%), mainly mammals, namely rodents (23.1%), and less often birds (3.8%). In addition to the common vole (11.5%), the house mouse (*Mus musculus*) (3.8%) was also found in the stone marten's diet.

The autumn diet of the stone marten includes 21 food items. During this period, the predator also consumes a large number of plant components (54.5%). These are more often dry fruits and herbs (27.3%), and less often juicy fruits (24.2%). Also, during this period, individuals of this species most often consume various seeds and fruits of apple, pear, and grape trees. Objects of animal origin also have a significant share in the autumn diet (45.5%). In this period, the stone marten consumes a small share of invertebrates (6.7%). Among vertebrates, the predator hunts mainly rodents and birds, the share of which in the diet is the same (18.2% each). In autumn, the diet of the stone marten includes common magpie (*Pica pica*), grey partridge (*Perdix perdix*), little owl (*Athene noctua*), common blackbird (*Turdus merula*), and brown rat (*Rattus norvegicus*), as well as common vole, which has the highest share among rodents (15.2%).

In the spring-summer period, 19 food objects of this predator were found. During this period, the stone marten consumes a larger number of animals (57.1%). The share of invertebrates in the diet increases (7.1%). Vertebrates are represented by mammals (32.1%), among which the predator most often hunts rodents (25%), birds (14.3%), and domestic mammals (3.6%). The share of juicy and dry fruits is the same in this period (17.9%). These are mainly fruits of cherries, plums, as well as herbs. No inedible objects were found in the diet of the stone marten.

Weasel (*Mustela nivalis*)

We analysed 36 weasel food samples. The winter diet of this species has not been sufficiently studied since we managed to collect only 5 samples, in which 3 food objects were found. It is the remains of grass plants, amphibians, and rodents.

In the spring period, 11 samples of weasel food were collected and 9 objects in the diet were noted. The main part of the diet during this period is composed of animals (70.6%), particularly vertebrates (58.8%). In spring, the main prey for this species are rodents (41.2%), followed by reptiles (5.9%), birds (5.9%), and other mammals (5.9%). Invertebrates in the spring period have a share of 11.8%, and they are represented by Coleoptera (Fig. 4). Plants are consumed by this species

in small quantities throughout the year. In the spring period, their share in the diet is 29.4%, mainly the remains of cereals and other plants, which could not be determined.

In the summer period, 10 samples of the weasel's diet were collected and the largest number of food objects was noted (14 items). During this period, the share of objects of plant origin increases (45.5%), and in addition to cereals the weasel consumes legumes, various seeds, and roots. Juicy fruits were not noted at this time.

In summer, the share of invertebrates in the diet of this predator also increases (18.2%). As in the spring period, these are mainly representatives of Coleoptera. The summer period is characterised by the lowest number of vertebrates in the weasel's diet (36.4%). In particular, these are fish (4.5%), reptiles (5.9%), birds (5.9%), rodents (13.6%), and other mammals (13.6%).

In the autumn period, we collected 10 samples of food, and 8 food objects were registered. During this period, the share of food of animal origin was the highest (78.6%). Most often, these are vertebrates (71.4%), mainly rodents (35.7%) and other mammals (28.6%). Birds, similarly to invertebrates, are rarely found in the autumn diet of weasels and their share is 7.1% each. As for plant components, they rarely occur in autumn (21.4%). This is the only season in which no herbs were recorded, but remains of juicy fruits, namely grapes, were found.

Despite the high degree of synanthropy of this species, neither inedible objects nor objects of anthropogenic origin were noted in any of the seasons. This indicates that this species is independent of humans, and given the large number of rodents in its diet, individuals of this species are useful for agriculture and humans on the whole.

Eurasian otter (*Lutra lutra*)

We analysed 70 food samples of the Eurasian otter. For this species, the main food in all seasons is vertebrates, namely fish. However, the consumption of one or another type of fish and the inclusion of other components in the diet varies depending on the season (Fig. 5).

In the winter period, we analysed 18 food samples and found the smallest number of food objects (11). In this period, the main prey of otters is fish (81.8%). Most often, these are representatives of the family Cyprinidae (38.6%), and less often Esocidae, Percidae (15.9%), and other fish (11.4%). In winter, the otter consumes amphibians infrequently (2.3%). Plants in the otter's diet are rare and their share is the smallest in the winter period (15.9%). These are mainly grasses and seeds.

In the spring period, 17 food samples of this predator were analysed, and 18 food objects were identified. In this period of the year, the share of plants in the otter's diet is the highest and reaches 25%. As in winter, plants are represented by herbs and seeds. Objects of animal origin make up 75% of the diet. In this period, the share of fish in this predator's diet is the lowest (45.5%), and the otter also hunts invertebrates (11.4%), amphibians (9.1%), reptiles (2.3%), and birds (6, 8 %). Among the fish in the spring period, representatives of Cyprinidae (15.9%) and Esocidae (9.1%) dominate.

In the summer, we collected and analysed 17 otter food samples, of which 16 food components were found. Summer is the only period when the otter hunts mammals (6.8%). Also, in this period, the predator also consumes invertebrates (6.9%), amphibians (3.4%), reptiles (3.4%), and birds (3.4%), but all these objects are additional sources of food. The main food remains fish, the share of which in the diet is 58.6%. As in other seasons, the largest share falls on representatives of carp fish (27.6%), less often in the summer otter hunts pike and perch (13.8% for each family).

In autumn, 18 food samples were collected and 13 food objects were identified. The autumn period is characterised by the consumption of mainly fish (75%). In this period, the share of carp compared to summer decreases to 20%, and the share of fish of other families is the highest compared to other seasons: Esocidae—20%, Percidae—17.5%, Odontobutidae—5%, and Cobitidae—5%. During this period, the otter consumes a small portion of invertebrates (5%) and plant remains (25%).

The main seasonal changes in the otter's diet are not related to the partial ratio of plant and animal components but to the proportion of cold-blooded fish (in particular, the species composition) and amphibians. The latter is an important alternative source of food both during cold periods and throughout the year [Korneev 1959; Weber 1990].

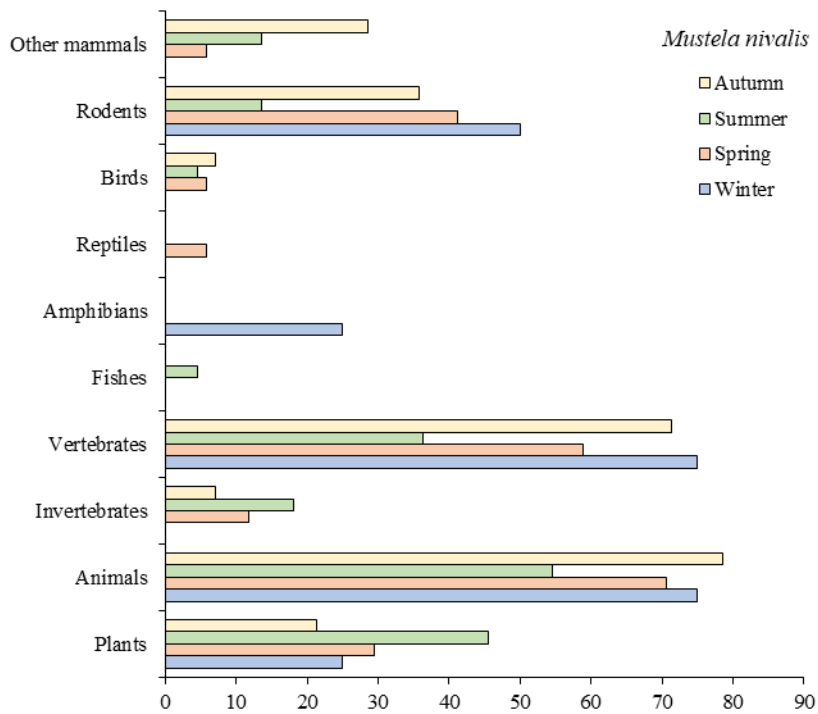


Fig. 4. Seasonal variation of the diet of the weasel in the western regions of Ukraine.

Рис. 4. Сезонна мінливість раціону ласки на території західних областей України.

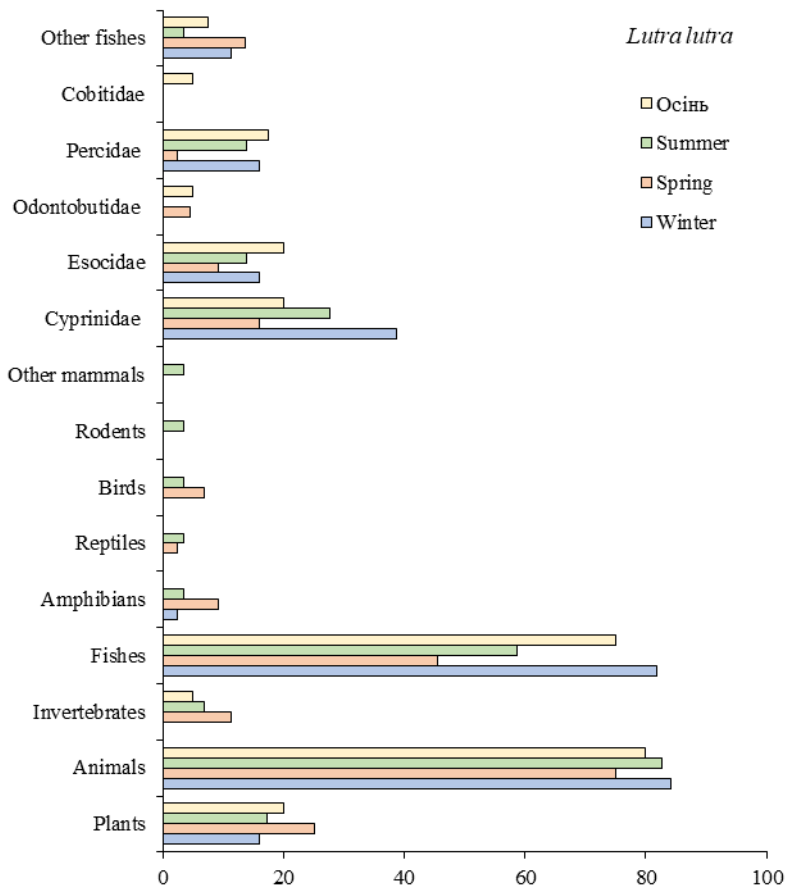


Fig. 5. Seasonal variation of the diet of the otter in the western regions of Ukraine.

Рис. 5. Сезонна мінливість раціону видри річкової на території західних областей України.

Discussion

Based on the obtained results, the regularity of changes in the composition of the diet of predatory mammals depending on the season is the following. Each species adapts to changes in the environment differently. However, they all change or supplement their diet with additional objects in one way or another. In addition, the seasonal variation of food is closely related to species.

In winter, the stone marten mainly feeds on plants (69.2%), and the weasel feeds on animals (75%). During this period, the fox and pine marten consume food of plant and animal origin with almost the same frequency. In winter, the fox enriches its diet with invertebrates, fish, domestic mammals, and ungulates in small quantities. Although, the main type of food during this period is rodents (19%) and birds (16.6%). Rodents are also the basis of the weasel's winter diet (50%), in addition to them, the predator consumes amphibians during this period.

Both species of marten also consume rodents and birds in the winter period. However, the pine marten hunts birds more often (17.4 %), and no common vole was found among rodents (13 %) in the winter period. The stone marten rarely hunts birds in winter, and the basis of its diet is rodents (23.1%), namely the common vole (11.5%). Since, during this period, the share of voles in the fox's diet is also quite high (10.4%), competitive relations between these species may intensify during the winter. As for the weasel, we found only 3 food objects. However, a small number of samples were analysed during the winter period, which gives us a superficial idea of the predator's diet during this period.

The spring period is characterised by a sharp decrease in objects of plant origin in the diet of all predators considered. This is most clearly manifested in the trophic behaviour of the stone marten. In spring, this predator consumes the largest share of animal food (80%). The share of animals in the pine marten's diet also increases, but this species actively hunts invertebrates during this period (37.1%). Birds were not detected in the diet of the pine marten in the spring period, but they are present in the diet of the weasel in this period (5.9%). In the diet of the stone marten, domestic mammals appear (10%), and the share of birds also increases (10%), while the share of birds in other predators decreases, and is completely absent in the pine marten.

Almost half of the summer diet of all studied species consists of plant objects. All these predators are characterised by the consumption of a large number of invertebrates during this period, with the lowest share of them in the diet of the stone marten (5.6%), whose main food in the summer is plants (55.6%), rodents (22.2%), and birds (16.7%). During this period, the share of the latter decreases in other species. Reptiles, as in the spring period, are an additional source of food for the fox and pine marten (in spring also for weasels).

In autumn, plant components make up more than half of the diet of these predators. This period is characterised by the highest share of juicy fruits throughout the year, except for the weasel, in the diet of which plants are rarely found during this period (21.4%). The basis of the diet of this species during this period is mammals (64.3%). In the autumn period, the share of rodents (15.5%) and birds (8.3%) in the fox's diet increases. Due to a large number of food objects, in particular of plant origin, such species as the fox, stone marten, and pine marten show greater tolerance to each other [Petrov *et al.* 2016].

Inedible objects were recorded in the food samples of the fox and pine marten. The largest number of them was registered in the summer period (in 8 samples, although all these samples were collected in one place) and absent in the winter period, for the marten. As for the fox, there are no non-food items in its diet only in the summer period, which can be explained by the large amount of available food.

Conclusions

1. The seasonal change of food objects is closely related to the species of the predator.
2. In the winter period, the stone marten mainly feeds on plants (69.2%), and the weasel feeds on animals (75%), mainly rodents. During this period, the fox enriches its diet with invertebrates, fish, domestic mammals, and ungulates. The two marten species also consume rodents and birds

during the winter period. However, the pine marten hunts birds more often during this period (17.4%). The stone marten rarely hunts birds in winter, and the basis of its diet is rodents (23.1%).

3. The spring period is characterised by a sharp decrease in objects of plant origin in the diet of all predators considered. This is the most apparent in the trophic behaviour of the stone marten.

4. Almost half of the summer diet of all species considered consists of plant objects and a large number of invertebrates, the lowest share of which is in the diet of the stone marten (5.6%). The main food of this species in summer is plants (55.6%), rodents (22.2%), and birds (16.7%).

5. In autumn, more than half of the diet of these predators consists of plant components. This period is characterised by the highest share of juicy fruits throughout the year, except for the weasel, in the diet of which plants are rarely found during this period (21.4%).

Acknowledgements

We express our sincere gratitude to V. Shelvynskyi and P. Kruchka, employees of the State Natural History Museum of the NAS of Ukraine, and to I. Skyrpan, assistant of the Department of Zoology of the Lviv National University for providing help to collect and process the materials studied. We also wish to thank Z. Barkaszi for proofreading the manuscript. The authors received no specific funding for this work.

References

- Abelentsev, V. I. 1968. Mustelids. In: Abelentsev, V. I., I. G. Pidoplichko, B. M. Popov. *Mammals*. Naukova dumka, Kyiv, 278–280. (Series: Fauna of Ukraine. Vol. 1, Is. 3). [In Ukrainian]
- Balestrieri, A., L. Remonti, A. Ruiz-González, M. Vergara, E. Capelli, [et al.]. 2011. Food habits of genetically identified pine marten (*Martes martes*) expanding in agricultural lowlands (NW Italy). *Acta Theriologica*, **56**: 199–207. [CrossRef](#)
- Baltrunaite, L. 2001. Feeding habits, food niche overlap of red fox (*Vulpes vulpes* L.) and pine marten (*Martes martes* L.) in hilly moraine highland, Lithuania. *Ecologija*, **2**: 27–31.
- Davis, N., D. Forsyth, B. Triggs, C. Pascoe, J. Benshemesh, [et al.]. 2015. Interspecific and geographic variation in the diets of sympatric carnivores: dingoes, wild dogs and red foxes in south-eastern Australia. *PLoS ONE*, **10** (3): e0120975. [CrossRef](#)
- Dell'arte, G., T. Laaksonen, K. Norrdahl, E. Korpimäki. 2007. Variation in the diet composition of a generalist predator, the red fox, in relation to season and density of main prey. *Acta Oecologica*, **31** (3): 276–281. [CrossRef](#)
- Kidawa, D., R. Kowalczyk. 2011. The effects of sex, age, season and habitat on diet of the red fox *Vulpes vulpes* in north-eastern Poland. *Acta Theriologica*, **56**: 209–218. [CrossRef](#)
- Korneev, O. 1959. River Otter in Ukraine, its ecology and ways of sustainable use. *Proceedings of the Zoological Museum of T. G. Shevchenko Kyiv State University*, **18**, **1** (6): 9–58. [In Ukrainian]
- Lanszki, J., A. Zalewski, G. Horvath. 2007. Comparison of red fox *Vulpes vulpes* and pine marten *Martes martes* food habits in a deciduous forest in Hungary. *Wildlife Biology*, **13**: 258–271. [CrossRef](#)
- Lanszki, J., S. Kormendi, C. Hancz, A. Zalewski. 1999. Feeding habits and trophic niche overlap in a Carnivora community of Hungary. *Acta Theriologica*, **44** (4): 429–442. [CrossRef](#)
- Martsiv, M., Y. Syrota, I. Dykyy. 2021. Diet composition of the red fox, *Vulpes vulpes* Linnaeus, 1758 (Canidae, Carnivora) in Western Ukraine. *Acta Biologica Universitatis Daugavpiliensis*, **21**(1): 71–81.
- Mikheyev, A. 2011. The comparative characteristics of least weasel (*Mustela nivalis* L.) and stoat (*M. erminea* L.) feeding habits in the forest ecosystems of the southeast Ukraine. *Visnyk of the Lviv University. Series Biology*, **55**: 110–118. [In Ukrainian]
- Petrov, P., E. Popova, D. Zlatanova. 2016. Niche partitioning among the red fox *Vulpes vulpes* (L.), stone marten *Martes foina* (Erxleben) and pine marten *Martes martes* (L.) in two mountains in Bulgaria. *Acta Zoologica Bulgarica*, **68** (3): 375–390.
- Pucek Z. 1984. *Klucz do oznaczania ssaków Polski*. Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa, 1–383.
- Soe, E., J. Davison, K. Süld, H. Valdmann, L. Laurimaa, U. Saarma. 2017. Europe-wide biogeographical patterns in the diet of an ecologically and epidemiologically important mesopredator, the red fox *Vulpes vulpes*: a quantitative review. *Mammal Review*, **47** (3): 198–211. [CrossRef](#)
- Weber, J. M. 1990. Seasonal exploitation of amphibians by otters *Lutra lutra* in north-east Scotland. *Journal of Zoology*, **220**: 641–651. [CrossRef](#)
- Zagorodniuk I. 2002. Field key to small mammals of Ukraine. *Proceedings of the Theriological School*, **5**: 1–60. [In Ukrainian]