



Національний науково-природничий музей
Українське теріологічне товариство

Theriologia Ucrainica

volume 26 • 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 • 2023 • Том 26 • 196 с.

Редакційна колегія

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

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

Секретар редакції
Коробченко, Марина, магістр екології, Київ

Члени редколегії
Бальчаускас, Лінас, докт. біол. наук, Вільнюс
Башта, Андрій-Тарас, канд. біол. наук, Львів
Волох, Анатолій, докт. біол. наук, Мелітополь
Гащак, Сергій, канд. біол. наук, Славутин
Дикий, Ігор, канд. біол. наук, Львів
Ємельянов, Ігор, докт. біол. наук, Київ
Криштуфек, Борис, доктор, Любляна
Лобков, Володимир, докт. біол. наук, Одеса
Махолан, Мілош, докт. прир. наук, Брно
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
Хосецький, 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: лис рудий, *Vulpes vulpes* (автор: Денис Вишневецький)

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 • 2023 • Volume 26 • 196 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 26 • 2023

<http://terioshkola.org.ua>

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

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

ЗМІСТ

Фауна та систематика

- Вікирчак, О. Сучасна теріофауна лівобережжя Каньйонового Придністер'я 3–28
- Задорожна, Г., М. Трифанова. Чужорідні види ссавців району природного заповідника «Дніпровсько-Орільський» 29–42
- Шевчик, Л., І. Грод, Г. Голіней, Н. Кравець. Гризуни родини мишеві (Muridae) Тернопілля (Україна): видовий склад, поширення та екологія 43–53

Генетика та мінливість

- Жежерін, І. Вікова структура популяції білозубки малої (*Crocidura suaveolens*) у біосферному заповіднику Асканія-Нова [англ.] 54–60
- Марковська, О. Особливості морфології мишаків роду *Sylvaemus* в умовах синтопії у східному лісостепу України [англ.] 61–70
- Лазарев, Д., З. Баркасі. Краніологічний аналіз ондатри (*Ondatra zibethicus*) з різних річкових басейнів України [англ.] 71–86
- Саварін, А. Краніологічні особливості візона річкового (*Neogale vison*) на південному сході Білорусі [англ.] 87–95

CONTENTS

Fauna and Systematics

- Vikyrchak, O. The modern mammal fauna of the left bank of Canyon Transnistria 3–28
- Zadorozhna, G., M. Tryfanova. Alien mammal species in the area of the Dnipro–Oril Nature Reserve 29–42
- Shevchyk, L., I. Grod, H. Holiney, N. Kravets. Rodents of the family Muridae of Ternopil Region (Ukraine): species composition, distribution, and ecology 43–53

Genetics and Variation

- Zhezherin, I. Age structure of the lesser white-toothed shrew (*Crocidura suaveolens*) population in the Askania-Nova Biosphere Reserve 54–60
- Markovska, O. Morphological features of mice of the genus *Sylvaemus* under conditions of syntopy in the eastern forest steppe of Ukraine 61–70
- Lazarev, D., Z. Barkaszi. Craniological analysis of the muskrat (*Ondatra zibethicus*) from different river basins of Ukraine 71–86
- Savarin, A. Craniological features of the American mink (*Neogale vison*) in south-eastern Belarus 87–95

Поширення та чисельність

Жила, С. Шакал (*Canis aureus*) на півночі Полісся України: виявлення у природі, статус та повільне розселення

Загороднюк, І., М. Коробченко. Хорологія *Spalax arenarius* — ендемічного виду гризунів Нижньодніпровських пісків і Таврійського степу

Накoneчний, І. Екологічні та біологічні аспекти існування сліпаків (Spalacidae) в Куяльницько-Бузькому межиріччі

Титар, В., О. Лашкова, І. Дзеверін, І. Козиненко. Моделювання видового поширення мишака жовтогрудого (*Sylvaemus tauricus*) з особливою увагою до України [англ.]

Моніторинг та екологія

Буйневич, І. Неінвазивне (георадарне) дослідження нір бабака лісового (*Marmota monax*), Пенсільванія, США [англ.]

Загороднюк, І. Динаміка наповнення колекцій: оцінка дослідницьких зусиль на прикладі теріофауни Черкащини (Україна) [англ.]

Шейгас, І. Острів Джарилгач (Україна): результати мисливствознавчих досліджень 1991–2022 років

Distribution and Abundance

Zhyla, S. The golden jackal (*Canis aureus*) in the northern Polissia of Ukraine: occurrence in the wild, status and slow dispersal

Zagorodniuk, I., M. Korobchenko. Chorology of *Spalax arenarius*, an endemic rodent species of the Lower Dnipro Sands and Taurida steppe

Nakonechny, I. Ecological and biological aspects of the existence of mole rats (Spalacidae) in the Kuialnik–Bug interfluvium

Tytar, V., O. Lashkova, I. Dzeverin, I. Kozynenko. Species distribution modelling of the yellow-necked mouse (*Sylvaemus tauricus*) with special reference to Ukraine

Monitoring and Ecology

Buynevich, I. Non-invasive (georadar) investigation of groundhog (*Marmota monax*) burrows, Pennsylvania, USA

Zagorodniuk, I. Dynamics of collection accumulation: estimation of research efforts on the example of the mammal fauna of the Cherkasy region, Ukraine

Sheihas, I. Dzharylhach Island (Ukraine): results of game management research in 1991–2022



THE MODERN MAMMAL FAUNA OF THE LEFT BANK OF CANYON TRANSNISTRIA

Oleksandr Vikyrchak 

Key words

mammals, Canyon Transnistria, dynamic component, rare species

doi

<http://doi.org/10.53452/TU2603>

Article info

submitted 09.12.2023

revised 28.12.2023

accepted 30.12.2023

Language

Ukrainian, English summary

Affiliations

Dnistrovsky Canyon National Nature Park (Zalischyky, Ukraine)

Correspondence

Oleksandr Vikyrchak; Dnistrovsky Canyon National Nature Park; 5b Stepan Bandera St, Zalischyky, Ternopil Oblast, 48601 Ukraine; Email: ol_vikirchak@ukr.net; orcid: 0000-0002-2683-9213

Abstract

The article analyses the current state of the mammal fauna of part of Podolian Transnistria, which lies between the rivers Zbruch and Zolota Lypa (southern Ternopil Oblast, Ukraine). To designate the region, the publication uses a term from old Polish sources—Canyon Transnistria—which reflects the prevailing landform. The area of research in old faunal summaries is mentioned only as part of wider regions, such as Galicia, western Ukraine, or Ternopil Oblast. Over the past decades, the number of publications on the mammal fauna of this particular region has increased substantially, which makes it possible to make a summary overview. The modern mammal fauna of the region comprises 60 species belonging to 7 orders, 20 families, and 41 genera. Over the past 75 years, the mammal fauna of the studied region has undergone significant changes. Its dynamic component is almost 27%. It includes species of recent immigrants (Blyth's pipistrelle *Pipistrellus lepidus*, mound-building mouse *Mus spicilegus*, muskrat *Ondatra zibethicus*), as well as two species that recovered their range (Eurasian beaver *Castor fiber*, wildcat *Felis silvestris*); the dynamic component also includes three extinct or probably extinct species—Geoffroy's bat (*Myotis emarginatus*), Podolian ground squirrel (*Spermophilus odessanus*), and European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). A group of phantom species has been singled out, which are known only from single old finds, and modern studies of these species are far from sufficient to understand their status. It includes the lesser mouse-eared bat (*Myotis oxygnathus*), Nathusius's pipistrelle (*Pipistrellus nathusii*), southern birch mouse (*Sicista loriger*), and Podolian mole rat (*Spalax zemni*). Such species as the long-eared bat (*Plecotus austriacus*) and the pygmy field mouse (*Sylvaemus uralensis*) appeared in the lists of the mammal fauna of the region due to changes in taxonomy. The rare component of the mammal fauna comprises 18 species (30%). The article provides a brief description of the current state of mammal populations in the region. Conservation recommendations are given for rare species.

Cite as

Vikyrchak, O. 2023. The modern mammal fauna of the left bank of Canyon Transnistria. *Theriologia Ukrainica*, **26**: 3–28. [In Ukrainian, with English summary]

Сучасна теріофауна лівобережжя Каньйонового Придністер'я

Олександр Вікірчак

Резюме. У статті зроблено аналіз сучасного стану теріофауни частини Подільського Придністер'я, що лежить між ріками Збруч та Золота Липа (південь Тернопільської області). Для позначення регіону у публікації використано термін із давніх польських джерел — Каньйонове Придністер'я, який відображає панівні форми рельєфу. Район досліджень у ранніх фауністичних зведеннях згадується лише у складі більш широких регіонів, як то Галичина, Західна Україна, Тернопільська область. За останні десятиріччя кількість публікацій стосовно теріофауни саме цього регіону лавиноподібно зросла, що дає змогу зробити підсумковий огляд. До складу сучасної теріофауни регіону занесено 60 видів, що належать до 7 рядів 20 родин 41 роду. За останні 75 років теріофауна досліджуваного регіону зазнала істотних змін. Її динамічна складова становить майже 27%. До неї входять види новітні вселенці (нетопир білосмугий *Pipistrellus lepidus*, миша курганцева *Mus spicilegus*, ондатра *Ondatra zibethicus*), а також два репатріанти (бобер європейський *Castor fiber* та кіт лісовий *Felis silvestris*); у складі динамічної компоненти три зникли або ймовірно зникли види — нічниця триколірна (*Myotis emarginatus*), ховрах подільський (*Spermophilus odessanus*), кріль європейський (*Oryctolagus cuniculus*). Виділено групу фантомних видів, які відомі за одиничними давніми знахідками, а сучасні дослідження цих видів далі недостатні для розуміння їх статусу. До неї входять нетопир лісовий (*Pipistrellus nathusii*), нічниця гостровуха (*Myotis oxugnathus*), мишівка південна (*Sicista loriger*), сліпак подільський (*Spalax zemni*). Такі види як вухань австрійський (*Plecotus austriacus*) та мишак уральський (*Sylvaemus uralensis*) з'явилися у списках теріофауни регіону за рахунок змін у систематиці. Раритетна складова теріофауни — 18 видів, її частка становить 30%. У статті наведено коротку характеристику сучасного стану популяцій ссавців регіону. Для рідкісних видів наведені рекомендації зі збереження.

Ключові слова: теріофауна, динамічна складова, Каньйонове Придністер'я, рідкісні види.

Вступ

Вивчення ссавців України включає аналіз різноманітних регіональних аспектів, оскільки кожен регіон має унікальну фауну через різноманітність природних умов, клімату, рельєфу та інших факторів. Знання особливостей теріофауни регіону допомагає отримати повніше та докладніше розуміння природних процесів, що в свою чергу може бути корисним для сталого використання природних ресурсів та збереження екосистем, вони є важливими для розробки та впровадження програм охорони природи та вирішення проблем втрати біорізноманіття.

Дослідження теріофауни лівобережжя Каньйонового Придністер'я має майже 200-літню історію [Zawadzki 1840; Pietruski 1853]. Ці праці містять чимало важливої інформації про тогочасний стан фауни загалом Галичини, складовою якої є регіон Тернопільського Придністер'я. Дещо пізніші згадки про ссавців досліджуваних теренів знаходимо у працях А. Вежейського, І. Верхратського, М. Ломницького [Wierzejski 1867; Verkhratsky 1869; Łomnicki 1870]. Нагромаджені на початок XX ст. дані про теріофауну Західного Поділля узагальнені у працях польських дослідників [Niezabitowski 1933; Kuntze & Noskiewicz 1938]. У пізніших оглядах регіон неодноразово згаданий у виданні «Фауна України» [Abelentsev & Popov 1956; Abelentsev & Pidopichko 1956] та працях К. Татарінова [Tatarynov 1956, 1973, 1974].

Результати досліджень теріофауни Тернопільщини, проведених у II половині XX ст., узагальнено у довіднику «Фауна хребетних Тернопільської області» [Talposh & Pyliavsky 1998]. За останні десятиліття кількість публікацій щодо теріофауни Придністер'я значно зросла [Shevchyk 1998; Vikyrchak & Plushchansky 2020; Shtyk & Mamchur 2020]. Насамперед, вони стосуються зимуючої фауни троглофільних кажанів [Vargovich 1998; Kvasha & Vikyrchak 2000; Godlevska *et al.* 2005; Bashta 2017]. Вперше проведено дослідження літнього періоду життя рукокрилих [Tyshchenko 1999, 2004]. Нагромаджені матеріали дають змогу зробити підсумковий огляд фауни ссавців із врахуванням сучасних тенденцій її динаміки.

Метою цієї роботи стала підготовка огляду сучасного складу фауни, стану популяцій та місць поширення ссавців на лівобережжі Каньйонового Придністер'я, окреслення необхідних заходів щодо охорони раритетної складової теріофауни.

Характеристика регіону досліджень

У геоморфологічному відношенні регіон досліджень знаходиться у межах Подільського Придністер'я (підрайон Заліщицьке Придністер'я та підрайон Придністерське Опілля) [Tsys 1962; Zaverukha 1985] від впадіння р. Золотої Липи на північному заході до р. Збруч на південному сході (рис. 1). Зважаючи на панівні форми рельєфу, для зручності та скорочення написання у цій публікації використано термін із давніх польських джерел — Каньйонове Придністер'я, який відображає специфіку ландшафтів цих підрайонів та деяких інших як на лівому так і на правому берегах Дністра. Згідно з сучасним ландшафтним районуванням Тернопільської області, це — територія Придністровського природного району Західно-Подільської височинної області та частково Монастириського горбогірного лісового району Розтоцько-Опільської горбогірної області [Kovalishyn 2011]. В адміністративному відношенні це — південна частина Чортківського району Тернопільської області.

Південно-західну межу регіону наших досліджень становить унікальне морфологічне утворення — каньйон річки Дністер, один з найбільших у своєму роді у межах Європи.

Для деяких груп ссавців (зокрема роди *Spermophilus*, *Spalax*) Дністер є помітним ізолюючим чинником, який призвів до появи алопатричних видів по обидва береги ріки. Північно-східна межа проходить по лінії міст м. Монастириська — м. Бучач — м. Чортків — м. Скала Подільська — р. Збруч.

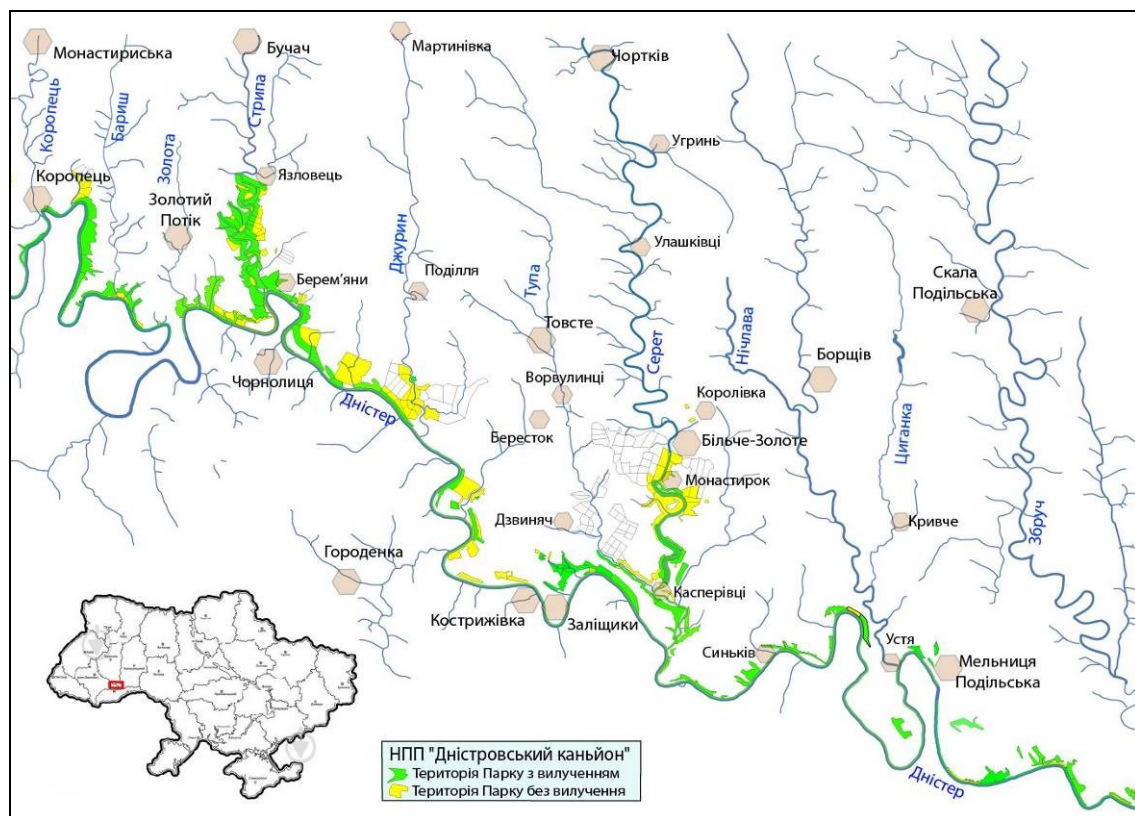


Рис. 1. Регіон Каньйонного Придністер'я на карті України. Місця деяких знахідок ссавців з прив'язкою до населених пунктів (пояснення в тексті).

Fig. 1. The Canyon Transnistria region on the map of Ukraine. Locations of some mammal finds linked to settlements (explanation in the text).

Для деяких груп ссавців (зокрема, для представників родів *Spermophilus* та *Spalax*) Дністер є помітним ізолюючим чинником, який призвів до появи алопатричних видів по обидва береги ріки. Північно-східна межа проходить по лінії міст Монастирська — Бучач — Чортків — Скала Подільська та р. Збруч.

Фонові форми рельєфу — підняті на висоти 200–350 м рівнини, що розчленовані вузькими каньйоноподібними долинами лівих приток Дністра (рис. 2). У долинах рік формується особливий мікроклімат, тепліший ніж на підвищених плакорах. Здебільшого рівнинний рельєф визначає високий рівень розораності території. Лісистість незначна. Переважають ліси з граба та дуба звичайного, з домішкою черешні, липи, ясена. Сосна звичайна у штучних насадженнях, що активно закладалися у II половині XX ст., випадає і природно заміщується листяними породами. Ліси здебільшого приурочені до схилів річкових долин. На схилах південної експозиції збереглися степові ділянки.

На крутосхилах річкових долин затруднена або й неможлива господарська діяльність, тому тут флористичні та фауністичні комплекси зазнали найменшої антропогенної трансформації і є осередками високого рівня біорізноманіття у регіоні.

Починаючи з 1970-х років, у регіоні активізувався процес оголошення нових об'єктів природно-заповідного фонду. Тепер тут існує майже 300 заповідних ділянок¹ площею понад 50 тис. га, які відіграють важливу роль у збереженні біорізноманіття, у тому числі і різноманіття теріофауни. Найбільші з них за площею — НПП «Дністровський каньйон» та РЛП «Дністровський каньйон».

Матеріал і методи

Матеріалами для підготовки статті слугували оригінальні дані та результати аналізу літературних джерел, де згадується теріофауна досліджуваного регіону за останні 75 років. Польові дослідження проведено на базі НПП «Дністровський каньйон» у 2012–2023 рр. у природних і штучних біотопах з використанням загальноприйнятих методик [Zagorodniuk *et al.* 2002; Petrushenko 2002 тощо]. Використано матеріали моніторингу смертності тварин на 15 кілометровій модельній ділянці автошляху М-19 Бересток–Заліщики. До уваги брали підтверджені фотознімками повідомлення у соціальних мережах та у друкованих ЗМІ.

Назви таксонів наведено за останнім оглядом ссавців України [Zagorodniuk & Emelyanov 2012] з уточн. за: [Zagorodniuk & Kharchuk 2020]. Географічна прив'язка місць знахідок наведена відносно населених пунктів, без вказання територіальної громади, оскільки у регіоні, що досліджується немає однойменних сіл і міст. Для дрібних ссавців оцінки чисельності наведено у форматі «особин на 100 пастко-діб» зі скороченням пд»).



Рис. 2. Типовий елемент ландшафту досліджуваного регіону — каньйоноподібні долини річок. Водосховище на р. Серет 2017 р.

Fig. 2. A typical element of landscape in the study area is canyon-like river valleys. Reservoir on the Seret River in 2017.

¹ За: «Переліки ПЗФ по територіальних громадах Тернопільської обл. (2023)»: <https://shorturl.at/dqFGN>

Акроніми «червоних» списків: ЧКУ — Червона книга України², БРК — Бернська конвенція, БНК — Бонська конвенція, CITES — Вашингтонська конвенція, EUROBATS — Угода про збереження кажанів в Європі [за Godlevska *et al.* 2010], МСОП — Червоний список Міжнародного союзу охорони природи (за: www.iucnredlist.org).

1. Характеристика видового різноманіття ссавців регіону

У сучасній (останні 75 років) дикій фауні ссавців регіону налічують 60 видів (включаючи епізодичних мігрантів та інтродуковані види, що перебувають у вільних умовах і утворюють самовідтворювані популяції). Це представники 6 рядів 20 родин та 41 роду. Таксономічна структура теріофауни регіону наведена у табл. 1, а видовий склад — у табл. 2.

Таблиця 1. Таксономічна структура теріофауни регіону

Table 1. Taxonomic structure of the mammal fauna of the region

Ряд	родин	родів	видів
Мідицеподібні — Soriciformes	3	5	7
Лиликоподібні — Vespertilioniformes	2	7	17
Зайцеподібні — Leporiformes	2	2	2
Мишоподібні — Muriformes	8	17	21
Псоподібні — Caniformes	3	7	10
Оленеподібні — Cerviformes	2	3	3
Разом (6 рядів)	20	41	60

Таблиця 2. Сучасний склад теріофауни регіону³

Table 2. The modern composition of the mammal fauna of the region

Ряд, вид	Ряснота	Підстави занесення до фауни регіону
Soriciformes — Мідицеподібні		
<i>Crocidura suaveolens</i> (Pallas, 1811) — білозубка мала	рідк.	Відлов ловчими циліндрами
<i>C. leucodon</i> (Herman, 1780) — білозубка білочерева	рідк.	Відлов ловчими циліндрами
<i>Erinaceus roumanicus</i> Barrett-Hamilton, 1900 — їжак білочеревий	числ.	Прямі спостереження
<i>Neomys fodiens</i> (Pennant, 1771) — рясоніжка велика	рідк.	Прямі спостереження, відлов пастками
<i>Sorex araneus</i> L., 1758 — мідиця звичайна	звич.	Відлов ловчими циліндрами
<i>S. minutus</i> L., 1766 — мідиця мала	рідк.	Відлов ловчими циліндрами
<i>Talpa europaea</i> L., 1758 — кріт європейський	фон.	Прямі спостереження
Vespertilioniformes — Лиликоподібні		
<i>Eptesicus serotinus</i> (Schreber, 1774) — пергач пізній	рідк.	Виявлення на зимівлі у підз. схов.
<i>Myotis bechsteinii</i> (Kuhl, 1817) — нічниця довговуха	рідк.	Публікації [Godlevska <i>et al.</i> 2005]
<i>M. daubentonii</i> (Kuhl, 1817) — нічниця водяна	звич.	Виявлення на зимівлі у підз. схов.
<i>M. emarginatus</i> (Geoffroy, 1806) — нічниця триколірна	зник?	Публікації [Abelentsev & Popov 1956]
<i>M. nattereri</i> (Kuhl, 1817) — нічниця війчаста	рідк.	Виявлення на зимівлі у підз. схов.
<i>M. mystacinus</i> (Kuhl, 1817) — нічниця вусата	рідк.	Публікації [Godlevska <i>et al.</i> 2010]
<i>M. myotis</i> (Borkhausen, 1797) — нічниця велика	звич.	Виявлення на зимівлі у підз. схов.; знахідки літніх виводкових колоній
<i>M. oxygnatus</i> (Monticelli, 1885) — нічниця гостровуха	зник?	Публікації [Polushina 1998]
<i>M. dasycneme</i> (Boie, 1825) — нічниця ставкова	рідк.	Публікації [Vikyrchak 2018]
<i>Nyctalus noctula</i> (Schreber 1774) — вечірниця дозріла	звич.	Виявл. літніх колоній і зимових скупчень

²Перелік видів тварин, занесених до Червоної книги України (тваринний світ), 2021. Наказ Міністерства захисту довкілля та природних ресурсів України від 19.01.2021 № 29.

³ Категорії рясноти в таблиці: зник? — ймовірно зниклий, зникл. — зниклий у природі, числ. — численний, звич. — звичайний, фон. — фоновий, рідк. — рідкісний, випадк. — випадковий, неоп. — потребує уточнення. Інші скорочення: «підз. схов.» — підземні сховища.

Ряд, вид	Ряснота	Підстави занесення до фауни регіону
<i>Plecotus auritus</i> (L., 1758) — вухань бурий	звич.	Виявлення на зимівлі у підз. схов.
<i>P. austriacus</i> (Fischer, 1829) — вухань австрійський	рідк.	Виявлення на зимівлі у підз. схов.
<i>Barbastella barbastellus</i> Schreber, 1774 — широкоух європейський	рідк.	Виявлення на зимівлі у підз. схов.
<i>Pipistrellus lepidus</i> Blyth, 1845 — нетопир білосмугий	рідк.	Виявлення на зимівлі у будівлях
<i>P. nathusii</i> (Keys., Blasius, 1839) — нетопир лісовий	неоц.	Публікації [Abelementsev & Popov 1956]
<i>P. pygmaeus</i> (Leach, 1825) — нетопир-пігмей	рідк.	Фіксації голосових сигналів 01.07.2017
<i>Rhinolophus hipposideros</i> (Bechstein, 1800) — підковик малий	звич.	Виявлення на зимівлі у підземних сховищах, знахідки літніх виводкових колоній
Leporiformes — Зайцеподібні		
<i>Lepus europaeus</i> Pallas, 1778 — заєць сірий	звич.	Прямі спостереження
<i>Oryctolagus cuniculus</i> (L., 1758) — кролик європейський	зник.	Публікації [Talposh & Pylyavskiy 1998; Vikyrchak & Bachynskiy 2019]
Muriformes — Мишоподібні		
<i>Sciurus vulgaris</i> L. 1758 — вивірка звичайна	фон.	Прямі спостереження
<i>Spermophilus odessanus</i> Nordmann, 1842 — ховрах подільський	зник?	Вказівки місцевих на існування у 1960-х рр.; публікації [Tatarynov 1956, 1973]
<i>Sicista loriger</i> (Nathuthius, 1840) — мишівка південна	неоц.	Публікації [Sokur 1963]
<i>Glis glis</i> (L., 1766) — вовчок сірий	звич.	Візуальні спостереження
<i>Muscardinus avellanarius</i> (L., 1758) — ліскулька руда	звич.	Візуальні спостереження
<i>Castor fiber</i> L., 1758 — бобр європейський	звич.	Сліди життєдіяльності
<i>Micromys minutus</i> (Pallas, 1771) — мишка лучна	звич.	Візуальна фіксація гнізд
<i>Apodemus agrarius</i> (Pallas, 1771) — житник пасистий	фон.	Відлов пастками згідно методик
<i>Sylvaeus tauricus</i> Pallas, 1811 — мишак жовтогрудий	фон.	Відлов пастками згідно методик
<i>S. sylvaticus</i> L., 1758 — мишак європейський	звич.	Відлов пастками згідно методик
<i>S. uralensis</i> Pallas, 1811 — мишак уральський	неоц.	Літературні дані [Shevchuk 1998]
<i>Mus musculus</i> L., 1758 — миша хатня	фон.	Відлов пастками згідно методик
<i>M. spicilegus</i> Petenyi, 1882 — миша курганцева	звич.	Сліди життєдіяльності
<i>Rattus norvegicus</i> (Berk., 1769) — пацюк мандрівний	числ.	Прямі спостереження
<i>Cricetus cricetus</i> (L., 1758) — хом'як звичайний	звич.	Прямі спостереження
<i>Arvicola amphibius</i> (L., 1758) — шур водяний	рідк.	Прямі спостереження
<i>Ondatra zibethicus</i> (L., 1766) — ондатра звичайна	звич.	Прямі спостереження
<i>Myodes glareolus</i> (Schreber, 1780) — нориця руда	числ.	Відлов пастками згідно методик
<i>Microtus arvalis</i> (Pallas, 1779) — полівка європейська	числ.	Прямі спостереження
<i>M. subterraneus</i> (Selys, 1836) — полівка підземна	рідк.	Відлов пастками згідно методик
<i>Spalax zemni</i> Erxleben, 1777 — сліпак подільський	зник?	Публікації [Skilsky 2017]
Caniformes — Псоподібні		
<i>Felis silvestris</i> Schreber, 1777 — кіт лісовий	неоц.	Прямі спостереження, знахідки загиблих на автошляхах
<i>Canis lupus</i> L., 1758 — вовк	випадк.	Повідомлення сторонніх спостерігачів
<i>Vulpes vulpes</i> (L., 1758) — лис рудий	фон.	Прямі спостереження
<i>Martes martes</i> (L., 1758) — куница лісова	рідк.	Прямі спостереження
<i>M. foina</i> (Erxleben, 1777) — куница кам'яна	звич.	Знахідки загиблих на автошляхах
<i>Mustela putorius</i> L., 1758 — тхір темний	рідк.	Прямі спостереження
<i>M. erminea</i> L., 1758 — горностаї	рідк.	Встановлено спостереженнями
<i>M. nivalis</i> L., 1766 — ласця	звич.	Встановлено спостереженнями
<i>Meles meles</i> L., 1758 — борсук європейський	звич.	Прямі спостереження
<i>Lutra lutra</i> (L., 1758) — видра звичайна	звич.	Прямі спостереження
Cerviformes — Оленеподібні		
<i>Sus scrofa</i> L., 1758 — свиня лісова	звич.	Прямі спостереження, сліди діяльності
<i>Capreolus capreolus</i> (L., 1758) — сарна європейська	звич.	Прямі спостереження, сліди діяльності
<i>Alces alces</i> (L., 1758) — лось європейський	випадк.	Фотофіксація від сторонніх спостерігачів

2. Динамічна складова теріофауни регіону (за останні 75 років)

За останні 75 років теріофауна досліджуваного регіону зазнала істотних змін. Її динамічна складова становить майже 27%. Новітні зміни у складі теріофауни регіону відображають загальні тенденції властиві для теренів заходу України

2.1. Новітні вселенці та репатріанти

Нетопир білосмугий — *Pipistrellus lepidus*. Донедавна вид відмічався лише у південних областях України. В останні десятиліття ареал цього виду невинно розширювався на північ. На початку 2000-х років були знахідки цього виду у сусідніх Чернівецькій та Хмельницькій областях [Sachanowicz *et al.* 2006], а вже 16.02.2010 сім особин (6 ♀, 1 ♂) нетопира білосмугого знайдено у стані гібернації під час ремонту будівлі (між віконною рамою і стіною) у м. Заліщики [Godlevska 2012]. Інша група особин цього виду виявлена наприкінці травня у с. Касперівці (також при заміні вікон), 28.02.2022 одну особину знайдено всередині приміщення у м. Заліщики. Ці та нові знахідки у м. Тернопіль та Хмельницькій обл. [Drebet 2018] вказують, що нетопир білосмугий став складовою теріофауни Поділля загалом.

Миша курганцева — *Mus spicilegus*. Згідно з літературними даними, у 1980–1990-х роках ареал цього виду на Поділлі займав лише його південну частину [Zagorodniuk & Berezovsky 1994]. В останні десятиріччя продовжується експансія *Mus spicilegus* у північному напрямку [Zagorodniuk 2019]. У межах досліджуваного регіону вид вперше виявлений у 2009 р. завдяки знахідкам курганчиків на полях між селами Вигода, Колодрібка та Синьків [Smirnov & Malik 2011]. Нами впродовж 2012–2020 років курганчики зафіксовані у 17 точках. Деякі з цих знахідок з дозволу автора згадано у публікаціях колег [Zagorodniuk 2019]. Виявлення припадало на осінні та зимові місяці. Регулярні знахідки курганчиків (рис. 3) свідчать, що цей вид став звичайним представником місцевої фауни. Аналіз сучасних точок виявлення виду доводить активну експансію *Mus spicilegus* у північно-західному напрямі, що дає підстави вважати ймовірною наявність виду значно північніше. Причинами успішної експансії очевидно стали кліматичні зміни останніх десятиліть і спричинені ними (а також соціально-економічними чинниками) зміни у структурі посівів сільськогосподарських культур. Потепління клімату та зростаюча аридизація сприяли прогресуванню у регіоні умов, притаманних степовій зоні, де цей вид еволюціонував і до яких найкраще пристосований [Vikyrychak 2020b].

Бобер європейський — *Castor fiber*. У результаті надмірного промислу в XVII–XVIII ст. вид був майже зовсім знищений на всьому обширному ареалі, що охоплював лісову зону Європи та Азії. Вказівки, що бобер населяв у ті часи територію лівобережжя Каньйонового Придністер'я, нам невідомі. У 1930-х роках в Україні бобер траплявся лише у трьох північних областях, а загальна чисельність не перевищувала 100 особин [Sharlemagne 1949].



Рис. 3. Новітні вселенці Каньйонового Придністер'я: миша курганцева (курганчики) (окол. с. Добрівляни 15.11.2013 фото автора), ондатра (окол. с. Олексинці, 01.05.2023, фото Т. Микитюк).

Fig. 3. The newest inhabitants of Canyon Transnistria: mound-building mouse (mounds) (near the village of Dobrivlyany, 11.15.2013, author's photo), muskrat (near the village of Oleksyntsi, 01.05.2023, photo by T. Mykytiuk).

Завдяки реакліматизаційним заходам, які особливо активно проводилися з 1950-х років, ареал бобра почав розширюватися, а чисельність різко зросла. Вид відновив свої популяції у лісовій зоні України, звідки на початку ХХІ ст. продовжується розселення цього виду у західному і південному напрямках. Згідно з літературними вказівками, на межі досліджуваного регіону вид з'явився на початку ХХІ ст. [Buchko 2010], а вже 2013 р. нами встановлено проживання виду у північно-західній частині Середнього Придністер'я (р. Дністер поблизу с. Устя Зелена). Швидкість експансії бобра по Дністру з півночі на південь становила 30 км за рік [Vikyrchak 2020a]. Станом на 2022 р. бобри заселили не тільки Дністра у межах регіону, але й проникли на північ по притоках углиб Подільської височини щонайменше на 30 км. Враховуючи високі темпи новітньої експансії, можна спрогнозувати повне освоєння ним західно-подільської частини басейну Дністра у найближчі роки.

На Дністрі бобри поселяються поблизу крутих глинистих берегів, зручних для облаштування нір. Основним кормом являються верби, рідше трапляються погризи тополі та клена ясенелистого. На притоках Дністра бобри облаштовують загати, вище яких у заплаві виникають значні за площею водойми (див. рис. 4). У деяких випадках затопленими виявляються господарсько цінні ділянки та об'єкти (городи, дороги), що викликає незадоволення місцевого населення. Випадки здобування бобрів заради хутра нам невідомі.

Ондатра звичайна — *Ondatra zibethicus*. Згідно з літературними даними [Tatarynov 1956] у 1950-х роках ондатри на теренах Придністер'я не було. Перші знахідки виду на Тернопільщині (у тому числі і на межі з Каньоновим Придністер'ям), описані у літературних джерелах, припадають на середину 1960-х років. Згаданий автор вказує на знахідки ондатри у селі Іванів та м. Бережани Тернопільської обл. у 1966 р. [Tatarynov 1973]. У джерелах кінця ХХ ст. вказано на поширення ондатри у кількох районах Тернопільщини [Talposh & Pyliavsky 1998]. На цей час вид заселяє придатні біотопи регіону: ставки, верхів'я водосховищ на ріках, протоки між островами на Дністрі. Зокрема нами ондатра візуально спостережена ставках поблизу с. Головчинці (05.04.2014) та Ворвулинці (14.03.2014), у верхів'ях Касперівського водосховища поблизу с. Монастирок (10.08.2012), на р. Серет поблизу с. Олексинці (01.05.2023), у протоках між островами на Дністрі поблизу с. Устя (20.07.2022). Випадків добування ондатри заради хутра нами не встановлено.

Кіт лісовий — *Felis silvestris*. Кіт лісовий — один з найрідкісніших видів теріофауни України, якого традиційно наводили для Карпатського регіону й Дунайського Причорномор'я [Tatarynov 1973; Akimov 2009]. Кількість повідомлень про знахідки цього виду значно зросла за останні два десятиріччя. Їх аналіз засвідчує розширення ареалу kota лісового на схід [Shkvyrya 2010; Zagorodniuk et al. 2014].



Рис. 4. Бобер європейський — новітній вселенець Каньйонного Придністер'я: погризи (окол. с. Берем'яни 14.03.2020), загата на р. Тупа (окол. с. Головчинці 22.03.2023, фото автора).

Fig. 4. The Eurasian beaver is the new inhabitant of Canyon Transnistria: gnawing (near the village of Beremyany, 14.03.2020), a dam on the Tupa River (near the village of Holovchyntsi, 22.03.2023, author's photo).

Таблиця 3. Сучасні знахідки kota лісового на лівобережжі Каньйонового Придністер'я

Table 3. Modern finds of the wildcat on the left bank of Canyon Transnistria

Дата	Місце	Координати	Спосіб виявлення
2014.10.10	Бересток	48.776396° 25.711009°	Знайдено особину, що загинула на дорозі
2017.08.25	Якубівка	48.790503° 25.670983°	Знайдено особину, що загинула на дорозі,
2019.08.20	Устечко	48.773931° 25.625898°	Знайдено особину, що загинула на дорозі
2022.05.11	Дзвиняч	48.738467° 25.712062°	Знайдено особину, що загинула на дорозі
2022.07.20	Бабинці	48.643026° 26.063632°	Візуальне спостереження(зачагарничена ділянка на плакорі)
2023.07.04	Сновидів	48.867248° 25.253981°	Візуальне спостереження (зачагарничена ділянка у заплаві Дністра)
2023.11.12	Бересток	48.767788° 25.711447°	Знайдено особину, що загинула на дорозі

Останнім часом цей вид відмічено на межі з Тернопільщиною — у Хмельницькій і Чернівецькій областях [Tkachuk 2000; Zagorodniuk *et al.* 2014]. Про спостереження kota лісового на лівобережжі Каньйонового Придністер'я відомі давні літературні згадки (урочище Жежава, що неподалік від м. Заліщики, та в лісовому масиві Галілея поблизу с. Улашківці [Kuntze & Noskiewicz 1938: 485]). Пізніших достовірних знахідок у Тернопільській області не було, проте належність kota лісового до фауни області раніше припускали [Talposh & Pylyavskiy 1998]. 10.10.2014 р. на узбіччі дороги М–19 поблизу с. Бересток виявлено мертву особину kota дикого. Тіло тварини було понівечене транспортним засобом, тому не вдалося отримати достатню кількість метричних даних. Довжина тіла в межах 50–60 см, хвоста — 25 см, ступні задньої лапи — 11 см, кігтя на середньому пальці задньої лапи — 10 мм. Із фрагментів черепа найбільш уцілілою виявилася права нижня щелепа. Довжина зубного ряду (від шийки першого різця до шийки останнього кутнього) — 34 мм. Забарвлення хутра верхньої частини тіла темно-коричневе з попелястим відтінком та поперечними темними смугами. По центру спини проходила темна смуга. На животі хутро мало рудуватий відтінок. Лапи потужні, підшви лап темні. На хвості — типові для виду темні поперечні кільця, кінчик хвоста чорний. Хутро з густим підшерстям [Vikyrchak 2014].

Ця знахідка розташована за 60 км на південний захід від відомих на той час місць фіксації виду у Хмельницькій обл., за 90 км на північний схід в Івано-Франківській обл. та 50 км на північний захід від найближчих знахідок на Буковині. Вона підтвердила думку дослідників про новітнє розширення ареалу цього виду на схід [Zagorodniuk *et al.* 2014].

Пізніше у різних точках досліджуваного регіону були й інші знахідки цього виду. Інформація про ті з них, які мають фотопідтвердження, наведена у таблиці 3. Можна припустити існування у Придністер'ї стабільної популяції kota лісового, який, попри назву, тяжіє не до великих лісових масивів, а до безлюдних місцевостей, де чергуються зарості чагарників та відкриті ділянки. Висока щільність житника пасистого (*Apodemus agrarius*) та мишака жовтогрудого (*Sylvaemus tauricus*) у таких біотопах — добра кормова база цього хижака.

2.2. Ймовірно зниклі види

У цьому підрозділі йдеться про види, останні достовірні знахідки яких датуються 1950–1970 роками, незважаючи на доволі інтенсивні пізніші дослідження.

Нічниця триколірна — *Myotis emarginatus*. Вид загалом у межах України рідкісний. Відомі знахідки у Криму, на Закарпатті, Буковині [Zagorodniuk *et al.* 2002]. Єдина згадка про виявлення виду в регіоні Каньйонового Придністер'я (у м. Заліщики) міститься у виданні «Фауна України» [Abelentsev & Popov 1956: 332]. Ймовірно, вона базується на тому, що в колекціях зоологічного музею Львівського національного університету ім. Івана Франка зберігається один екз. (чучело) нічниці триколірної, здобутої, згідно з етикеткою, в районі Заліщиків у кінці XIX ст. [Tatarynov 1956; Shydlovskyy *et al.* 2018]. На можливість знахідок

цього виду у Тернопільській області вказує знахідка його 11.01.1998 на межі з досліджуваним регіоном у печері Баламутівка (Чернівецька обл.) [Vargovich 1998].

Кріль європейський — *Oryctolagus cuniculus*. У II половині XX ст. були спроби акліматизації цього виду в долині р. Серет поблизу с. Касперівці [Talposh & Pyliavsky 1998: 59]. У 1976 р. Заліщицька районна організація УТМР отримала 150 особин кроля з Херсонщини. Найбільшого розквіту штучно створена тут популяція набула у 1976–1980 рр. — за таксаційним обліком, чисельність звірків перевищила 5 тис. особин. Попри загалом задовільну літню трофічну базу в місцях розселення та відсутність конкуренції з боку свійських трав'яїдних, у підтриманні високої чисельності кроля впродовж чотирьох років відіграв факт підгодовлі (особливо зимової) і охорона звірків на території вольєру та безпосередньо поблизу нього єгерями УТМР. Звідси тварини могли щорічно поповнювати популяцію у більш віддалених місцях. У період розквіту досліджуваної популяції звірків активно добувало місцеве населення, проте це, а також наявність у складі місцевої фауни диких хижаків не стало причиною помітного скорочення чисельності кролів [Vikyorchak & Bachynsky 2019]. Популяція зникла через 4 роки, тобто у 1980 р., через епідемію хвороби. Очевидно, що кріль європейський в умовах Каньйонового Придністер'я, попри сприятливі орографічні та геологічні умови, задовільну трофічну базу, не може утворити самостійні популяції, які б існували без підтримки людиною. Лімітуючим фактором є тривалість зимового періоду та хвороби. В умовах поширення міксоматозу не можливе існування у регіоні штучно створених популяцій навіть за умови проведення необхідних біотехнічних заходів.

Ховрах подільський — *Spermophilus odessanus*. Вид тут наводиться у сучасному вузькому трактуванні [Zagorodniuk & Fedorchenko 1995]. Ще у 1960–1970-х роках на теренах Західного Поділля ховрах був чисельним видом. У працях К. Татарінова (автор використовував назву «*Citellus suslica*») вказано декілька пунктів відлову цих звірків у межах досліджуваного нами регіону [Tatarynov 1956]. «В останньому пункті (с. Кривче) колонія досягає значних розмірів. Ховрахи заселяють заплаву р. Циганки (притока Ничлави, яка впадає у Дністер) та її високі надзаплавні тераси, риючи нори в буроземі й покривних суглинках, що перекривають вапняки й гіпси» [Tatarynov 1973]. Нам відомі спогади місцевих жителів с. Поділля про існування у 1960-х роках колонії цього гризуна поблизу села на межі орних ділянок та крутих лівих схилів долини р. Джурин. Спроби віднайти сучасні поселення ховраха успіху не мали. Припускаємо, що цей вид станом на початок XXI ст. цілком зник в регіоні.

2.3. Фантомні види

До цієї групи віднесено види, відсутність сучасних знахідок яких може вказувати або на вкрай низьку чисельність чи зникнення у регіоні, або на недостатній рівень досліджень.

Нічниця гостровуха — *Myotis oxygnathus*. Єдина знахідка цього виду у межах досліджуваного регіону зроблена 27.12.1960 у печері Угринь, що поблизу м. Чортків [Polushyna 1998]. Проте через відсутність черепного матеріалу деякі дослідники сумніваються у точності визначення [Godlevska et al. 2005]. Незважаючи на доволі часті обстеження підземель Придністер'я, які проводили впродовж останніх 25 років, нічницю гостровуху не було виявлено. Деяко дисонує зі сказаним повідомлення про знахідку цього виду у катакомбах поблизу с. Незвисько (на межі з досліджуваним регіоном) змішаної колонії нічниць великих і гостровухих (достовірно визначена лише одна особина) у 1990-х рр. [Vargovich 1998].

Нетопир лісовий — *Pipistrellus nathusii*. Дендрофільний перелітний вид. Відома єдина знахідка на межі досліджуваного регіону (м. Бережани Тернопільської обл., 1930–1940-ві роки [Polushyna 1998]. Цілком ймовірно, що відсутність сучасних знахідок виду на території Каньйонового Придністер'я пояснюється лише малою кількістю літніх досліджень дендрофільних кажанів, а не реальним станом його популяцій.

Мишівка південна — *Sicista loriger*. Внесена до теріофауни Каньйонового Придністер'я на підставі результатів аналізу пелеток сипухи *Tyto alba*, зібраних у 1950 р. в с. Угринь поблизу м. Чортків [Sokur 1963]. У цьому ж джерелі наведено знахідки виду на суміжжі з досліджуваним регіоном зокрема селах Топорівцях Чернівецької обл., Струсові, Гусятині, Зборові,

Іванківцях Тернопільської обл. (цитований автор використовував назву «*Sicista subtilis severt-zovi* Ognev»). Згідно з сучасними поглядами на систематику групи, мова має йти про вид *мишівка південна* — *Sicista loriger* [Загороднюк 2009]. Зважаючи на наявність у регіоні відповідних біотопів і той факт, що мишівки важко обліковуються, можна сподіватися, що при інтенсифікації спеціальних досліджень цей вид буде виявлено.

Сліпак подільський — *Spalax zemni*. У відомих фауністичних оглядах [Tatarynov 1956, 1973; Talpash & Pyliavsky 1998] відсутні згадки про знахідки цього виду у межах Тернопільського Придністер'я. Включений до складу фауни регіону на основі повідомлень І. Скільського, який виявив сліди риучої діяльності в межах невеликої території на лівобережжі Дністра [Skilsky 2017]. Їх хронологія наступна. 11.06.1999 — свіжі викиди ґрунту в трьох різних місцях, узлісся грабово-соснового лісу на межі з луками, окол. с. Бедриківці; 30.09.2006 — кілька давніх викидів ґрунту, фруктовий сад (переважно яблуневий), окраїна с. Дзвиняч; 22.06.2008 — кілька свіжих викидів ґрунту, пасовищні луки, окол. с. Бедриківці. 22.06.2008 — свіжі викиди ґрунту в двох різних місцях, луки з розрідженою деревно-чагарниковою рослинністю, околиці с. Дзвиняч; 11.10.2008 — давні викиди ґрунту, пришлахова лісосмуга і прилеглі ділянки луків, околиці с. Дзвиняч; 12.10.2008 — свіжі викиди ґрунту в чотирьох різних місцях, пришлахова лісосмуга на межі з полем, околиці с. Дзвиняч.

Викиди ґрунту, схожі на сліпаків, виявлено поблизу печери Вертеба на окол. с. Більче Золоте (усне повід. І. Загороднюка). Такі ж викиди виявлено нами 09.05.2021 на цілих луках-степових ділянках в уроч. Говоди поблизу с. Солоне, проте переконливих доказів існування виду у межах досліджуваного регіону автор не здобув.

2.4. Епізодичні мігранти

Теріофауна Західного Поділля доповнюється за рахунок видів, що епізодично мігрують із сусідніх регіонів, затримуються тут на певний час, але стабільних популяцій не утворили.

Вовк — *Canis lupus*. Постійні популяції вовка у межах Тернопільського Придністер'я відсутні. Проте час від часу з'являються повідомлення про його заходи з суміжних регіонів. Так, 12.12.2018 засоби масової інформації повідомляли про появу вовків біля сіл Білявинці (Буцацький р-н) та Старі Петлики (Чортківський р-н). За повідомленнями місцевих жителів, 16.01.2019 біля с. Мартинівка (Чортківський р-н) місцевий фермер застрелив вовчицю у лігві, у якої було 6 щенят. Відомі факти утечі вовків із приватних колекцій.

Лось європейський — *Alces alces*. Нам відомі три спостереження. У 1990-х рр. автор спостерігав лося біля с. Угриньківці (Чортківський р-н). Тварина перебігала у вранішні години полями у північно-західному напрямку. У 2015 р. місцеві жителі повідомили про спостереження лося у лісовому масиві між сс. Синьків і Вигода (Чортківський р-н). У липні-серпні 2019 р. від лісників надходили повідомлення про нові спостереження лося. Тварину фіксували у лісах між сс. Колоднівка, Королівка і Шупарка (23.07 та 25.07). А 28.08.2019 спостереження підтверджене фотографіями (рис. 5). Через незначну лісистість, високий рівень господарського освоєння регіону поява тут постійних популяцій цього виду неможлива.

2.5. Наслідки ревізії видів-двійників

Списки теріофауни регіону поповнені новими видами за рахунок змін у систематиці, що мали місце за останні роки, насамперед через розділення видів-двійників.

Вухань австрійський — *Plecotus austriacus*. У списках фауни України вид з'явився вніслідок перших перевизначень колекцій, що сталося наприкінці 1980-х років [Strelkov 1988]. У цитованій праці серед інших знахідок згадано й дані, що стосуються Каньонового Придністер'я. У більш ранніх публікаціях для регіону наводився політипний «*P. auritus*» [Abelev & Popov 1956; Tatarynov 1956, 1973]. При проведенні досліджень зимуючої хіроптерофауни за два останні десятиліття *Plecotus austriacus* виявлено декілька разів (рис. 5), що засвідчує існування у регіоні нечисельних, проте стабільних популяцій виду. Інформація про знахідки цього виду у регіоні узагальнена у таблиці 4.



Рис. 5. Нові види у складі теріофауни лівобережжя Каньйонового Придністер'я: лось — епізодичний мігрант (окол. с. Колодribка, 28.08.2019, фото надане В. Матійчиком); вухань австрійський (с. Кривче, печ. Лисячий хід, 24.02.2019, фото автора).

Fig. 5. New species of mammals of the left bank of Canyon Transnistria: elk—an occasional migrant (near the village of Kolodribka, 28.08.2019, photo provided by V. Matyichyk), and the grey long-eared bat (Kryvche, Lysiachyi khid Cave, 24.02.2019, author's photo).

Таблиця 4. Знахідки вуханя австрійського в межах лівобережжя Каньйонового Придністер'я

Table 4. Finds of the grey long-eared bat on the left bank of Canyon Transnistria

Дата	Нас. пункт	Сховище, координати	Екз.	Джерела інформації
07.02.2002	Кривче	Печера Кришталева (Лисячий хід) 48.688969 26.090026	2	[Годлевська <i>et al.</i> 2005]
14.02.2002	Кривче	Печера Кришталева (Лисячий хід	2	[Годлевська <i>et al.</i> 2005]
14.02.2002	Кривче	Печера Кришталева (середня)	3	[Годлевська <i>et al.</i> 2005]
07.03.2014	Заліщики	Підвал офісу НПП «Дністровський кань- йон» 48.636885 25.733314°	1	[Bashta 2015]
15.02.2019	Більче- Золоте	Печера Вертеба 48.788838 25.871444°	1	Дані автора
04.11.2019	Заліщики	Підвал офісу НПП «Дністровський кань- йон» 48.636885 25.733314°	1	Дані автора
24.02.2019	Кривче	Печера Кришталева (Лисячий хід)	3	Дані автора
28.01.2020	Мишків	Печера Теклівська 48.767241,25.810217	2	Дані автора

Мишак уральський — *Sylvaemus uralensis*. Цей вид почав розглядатися як самостійна таксономічна одиниця у складі теріофауни України лише наприкінці XX ст. [Zagorodniuk 1996]. На Поділлі він є вкрай рідкісним і обмежено поширеним [Zagorodniuk 2020]. Належність мишака уральського до теріофауни регіону встановлена на підставі аналізу літератури [Shevchyk 1998]. У тексті згаданої статті конкретні точки відлову не наведено, але як впливає з позначок на мапі, це місцевості дещо північно-західніше устя р. Стрипа (Золотопотіцька громада) та на межириччі Серету й Нічлави (ймовірно, Більче-Золотецька громада). Автор стверджує, що «в умовах Тернопільської області вид розповсюджений досить широко, проте чисельність його незначна». Нашими дослідженнями мишака уральського не виявлено. Ревізія всіх доступних колекційних матеріалів, включно з тими, на підставі яких вид кілька разів наводили в публікаціях для Поділля, свідчить, що «Наразі не відомо жодної достовірної знахідки виду з Вінницької, Тернопільської та Львівської областей, яку можна було б безсумнівно ідентифікувати як *S. uralensis*: всі переглянуті зразки були приурочені або до *S. sylvaticus*, або до *S. tauricus* (або навіть до інших видів).» [Zagorodniuk 2020: 98].

3. Стабільна складова теріофауни, стан популяцій та перспективи збереження

Майже 73% складу теріофауни регіону за останні 75 років не зазнали якісних змін, проте істотних змін зазнали кількісні показники їхніх популяцій, просторове розміщення, ступінь синантропізації, що пов'язано насамперед із господарським освоєнням території.

Види з широкими адаптивними можливостями зуміли пристосуватися до нових умов, що сформувалися у II половині XX ст. і на початку XXI ст. До цієї групи з певними застереженнями можна занести 26 видів, або 43% від усього складу теріофауни. Деякі з них у цілому по Україні — рідкісні, а у Каньйоновому Придністер'ї завдяки комплексу специфічних умов — «успішні» види. Серед них — занесені до Червоної книги України підковик малий, нічниця велика та водяна, хом'як звичайний, видра річкова. Інші ж види впродовж проаналізованого часового періоду зазнали скорочення чисельності популяцій та звуження ареалу, незважаючи на значний розвиток у регіоні мережі заповідних територій.

3.1. Успішні види

У цьому розділі розглянуто види, чисельність популяцій яких стабільно висока або характеризується позитивною динамікою.

3.1.1. *Soriciformes* — Мидицеподібні

Їжак білочеревий — *Erinaceus roumanicus*. Звичайний вид у антропогенних екосистемах. На високу чисельність популяцій цього виду вказують часті візуальні спостереження, знахідки його шкірок у місцях проживання пугача — *Bubo bubo*, високий рівень загибелі на автошляхах. Так, на моніторинговій 15-кілометровій ділянці автошляху М-19, що перетинає досліджуваний регіон з півночі на південь, на відтинку «Бересток–Заліщики» у 2018–2023 роках щорічно гинули в середньому по 11,8 їжаків. Всі зафіксовані випадки загибелі ставалися у межах населених пунктів або на їхніх ближніх околицях.

Кріт європейський — *Talpa europaea*. Звичайний вид у природних та антропогенних екосистемах. Найвища чисельність — у широколистяних лісах, зволжених луках, у заплавах річок. Практично відсутній на схилісх ділянках з малопотужним ґрунтовим покривом.

3.1.2. *Vespertilioniformes* — Лиликоподібні

Троглофіли

Завдяки особливостям геологічної будови регіону тут наявні чисельні карстові гіпсові печери, порожнини у травертинових масивах, печероподібні розломи і тріщини у вапняках. Вони використовуються троглофільними видами кажанів у якості зимових сховищ та для облаштування літніх виводкових колоній (рис. 6). Деякі з цих порожнин та їх населення описано у давніх теріологічних працях [Verkhratsky 1869; Tatorynov 1956, 1962].

Підковик малий — *Rhinolophus hipposideros*. Найчисельніший вид кажанів на зимівлі у підземних сховищах природного й штучного походження. В обліках проведених у 2021 р. частка виду сягала 92,5 %. Найпомітніші зимові скупчення цей вид формує у великих карстових печерах, зокрема у печерах Вітрова (тепер район лабіринту Оптимістична), Вертеба, Кришталева (рис. 7). Помітна тенденція зростання чисельності популяцій цього виду впродовж останніх 30 років (табл. 5). Скупчення понад 1000 особин підковика малого в печері Кришталева виявлене у 2021 р., це унікальне явище для Поділля. Підковик малий — порівняно теплолюбний вид і у глибині величезних подільських лабіринтів, подалі від входу, підковики знаходять комфортну для себе зону з температурами узимку +8–10°C. Виводкова колонія цього виду кількістю близько 100 особин спостерігається нами впродовж 1992–2023 років у тріщиноподібному розломі вапнякової скелі Лиличка поблизу с. Лисичники.

Нічниця велика — *Myotis myotis*. Другий (після підковика малого) за частотою виявлення на зимівлі у підземних сховищах вид кажанів (табл. 5). У досліджуваному регіоні не виявлено великих зимових скупчень цього виду (декілька сотень особин), як це має місце у сусідніх областях (Хмельницька — печ. Атлантида, Чернівецька — печ. Буковинка).

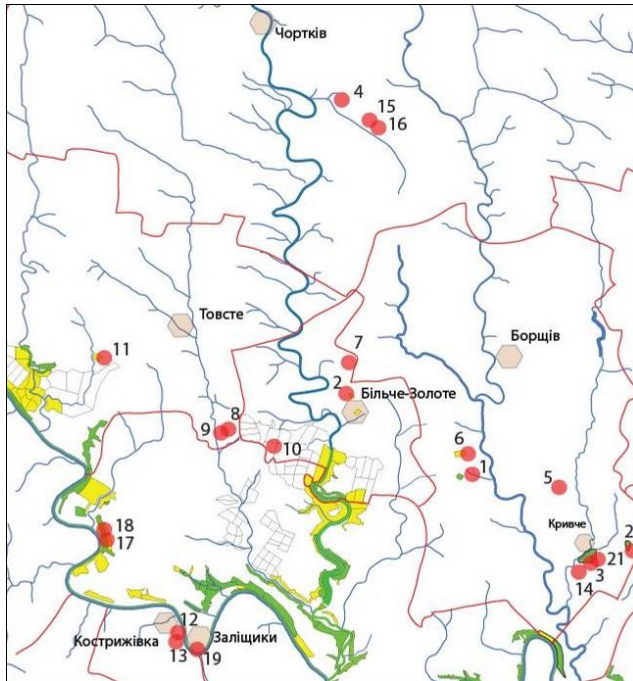


Рис. 6. Картосхема розташування ключових зимових сховищ троглофільних кажанів.

Fig. 6. Map of the location of key wintering shelters of troglophile bats.

1. Печера Вітрова (район печ. Оптимістична); 2. Печ. Вертеба; 3. Печ. Кришталева; 4. Печ. Угринь; 5. Печ. Ювілейна; 6. Печ. Озерна; 7. Печ. Мушкарова Яма; 8. Гиньківська; 9. Гиньківська нижня; 10. Печ. Теклівська; 11. Печ. Джурина; 12. Печ. Скитська (Гострі Говди); 13. Печ. Елефантіна; 14. Печ. На Хомах; 15. Печ. Млинки; 16. Печ. Млиночки; 17. Мідниця-1; 18. Мідниця-2; 19. Підвал офісу НПП «Дністровський каньйон» (Заліщики); 20. Печ. Славка; 21. Печ. Лісячий хід.



Рис. 7. Підковик малий — найчисельніший зимуючий вид кажанів Каньйонового Придністер'я (печера Вертеба, 07.03.2014; печера Джурина, 16.02.2021, фото автора).

Fig. 7. Lesser horseshoe bat—the most numerous wintering species of bats in the Canyon Transnistria (Verteba Cave, 03.07.2014; Dzhurynska Cave, 16.02.2021, author's photo).

Таблиця 5. Чисельність деяких троглофільних кажанів на зимівлі у сховищах Каньйонового Придністер'я

Table 5. The number of some troglophile bats wintering in shelters of the Canyon Transnistria

Сховище	Кількість виявлених особин											
	1990-ті pp. [Vikyrychak 2018]				поч. 2000-х [Godlevska et al. 2005]				2021 p. [Vikyrychak et al. 2021]			
	RHIP	MMYO	MDAU	PAUR	RHIP	MMYO	MDAU	PAUR	RHIP	MMYO	MDAU	PAUR
п. Угринь	0	22	0	0	0	27	1	1	13	48	21	6
п. Вертеба	2	6–30	0	0	52	127	2	2	304	51	0	0
п. Вітрова	92–140	70–105	0	3	204	0	0	0	277	0	0	0
п. Кришталева	0	0	0	0	7–21	14	0	0	1187	1	0	0

* RHIP — *R. hipposideros*, MMYO — *M. myotis*, MDAU — *M. daubentonii*, PAUR — *P. auritus*.



Рис. 8. Фонові кажани Каньйонового Придністер'я: нічниця велика (окол. с. Нагіряни, печера Джурина, 16.02.2021) та вечірниця дозірна (м. Залішки, 20.12.2020, фото автора).

Fig.8. Background bats of the Canyon Transnistria: greater mouse-eared bat (near the village of Nahiryany, Dzhurynska Cave, 16.02.2021) and common noctule (Zalishchyki, 20.12.2020, author's photo).

Декілька десятків особин цього виду зимус у печерах Угринь, Вертеба, Джурина (рис. 8). У 2015 році знайдено декілька особин з ознаками враженості хворобою «білого носа»⁴. Проте випадків масової загибелі нічниць від цієї недуги не зафіксовано. В обстежених у 2021 р. двадцяти сховищах хворих нічниць не виявлено. Інформації про літнє життя цих нічниць обмаль. Вид зареєстровано у складі пізньолітніх скупчень біля печер Угринь та Млинки [Tyshchenko 2004]. На початку 1990-х років виявлено колонію цього виду під дахом церкви у с. Ворвулинці. На балці в одній із бань перебувало близько 200 особин; шість обстежених особин виявилися цьогорічками. Селяни вивезли з горища церкви два вози гуано. Очевидно, що звірки використовували це сховище багато років поспіль.

Нічниця водяна — *Myotis daubentonii*. Поодинокі особини трапляються на зимівлі у багатьох природних підземних сховищах. За останнє десятиріччя помітна тенденція до збільшення кількості реєстрацій на зимівлі. Літні дослідження цього виду проведено В. М. Тищенко у 1998–2001 рр., зокрема і в межах досліджуваного регіону. Ним відмічено значне переважання літніх знахідок виду: як за кількістю місцезнаходжень (8 літніх проти 2 зимових), так і за кількістю особин (120 в активному стані та три — на зимівлі). Комплекс природно-географічних характеристик Придністровського Поділля зумовлює добрі умови живлення, багатство і різноманітність літніх сховищ для *M. daubentonii*, про що свідчить кількісне переважання знахідок саме цього виду під час літніх польових досліджень [Tyshchenko 2002, 2004].

Вухань бурий — *Plecotus auritus*. Поодинокі особини регулярно трапляються у стані гібернації у природних підземних сховищах, у підвалах житлових і господарських споруд (табл. 5). Окрім сховищ, що згадані у таблиці, вуханя бурого було виявлено на зимівлі у печерах Ювілейна, Джурина, Теклівська та Млиночки. Інформації про літній період річного циклу цього виду з території Каньйонового Придністер'я обмаль.

Дендрофіли

Вечірниця руда — *Nyctalus noctula*. Один із численніших видів кажанів Каньйонового Придністер'я. У літній період часто спостерігається у польоті у населених пунктах, заплавах річок, над галявинами та узліссями широколистяних лісів. Останніми роками залишається зимувати у межах літнього ареалу [Godlevska 2015]. Відомі випадки зимівлі цих кажанів і у межах досліджуваного регіону. Так, 36 особин виявлено восени 2015 року у м. Залішки (при заміні старих вікон: рис. 8); близько 100 звірків знайдено у щілині між стіною й віконною рамою у с. Медведківці наприкінці листопада 2022 р.; 13 особин, що зимували у дуплі бундука канадського (*Gymnocladus dioica*), виявлено 27.03.2023 у м. Залішки.

⁴ Грибкове захворювання, яке призвело до масової загибелі кажанів на американському континенті.

3.1.3. *Leporiformes* — Зайцеподібні

Засць сірий — *Lepus europaeus*. Звичайний вид. Зменшення частоти візуальних спостережень виду та результати вивчення слідів на снігу вказують на зниження чисельності і зміни біотопного розподілу. Зайці переважно перебувають на околицях населених пунктів, на межі лісу і поля, на лучно-степових схилах, верхів'ях ярів, що заростають деревно-чагарниковою рослинністю. Зростає рівень синантропізації виду. Це спричинено структурними змінами у сільськогосподарському виробництві, зокрема поява велетенських за площею посівів монокультур, з високим рівнем хімізації та частим механічним обробітком ґрунту. Наші поля перетворюються на пустки у сенсі збереження біорізноманіття. За цих умов важливу роль у підтриманні популяцій виду відіграють природоохоронні території.

3.1.4. *Muriformes* — Мишоподібні

Вівірка звичайна — *Sciurus vulgaris*. Регулярно спостерігається у населених пунктах та їх околицях і стала тут звичайним видом. Позитивним фактором росту чисельності цього виду стала поява значної кількості покинутих садиб та занедбаних садків з плодових, кісточкових порід і грецького горіха. Поза межами населених пунктів спостереження вівірки значно рідші. Проте вивчення слідів на снігу засвідчує доволі високу чисельність цього виду і у лісах регіону. Про позитивний тренд чисельності популяцій вівірки свідчить, зокрема, і зростання кількості реєстрацій загибелі звірків на 15-кілометровій обліковій ділянці автошляху М-19 «Заліщики-Бересток». Середній показник у 2018–2023 рр. становив 3,5 особини за рік.

Вовчок сірий — *Glis glis*. Звичайний вид досліджуваного регіону (рис. 9). Найявність на схилах річкових долин великої кількості відслонень вапнякових порід, окремих скель-останців, підземних порожнин різного роду, що оточені деревно-чагарниковою рослинністю, створює ідеальні умови для проживання цього дендрофільно-троглофільного виду гризунів [Vikyrchak & Ploshchansky 2020].

Ліскулька звичайна — *Muscardinus avellanarius*. Звичайний вид у лісах, закинутих садах та парках. Веде потайний нічний спосіб життя, тому знахідки не часті. Цілеспрямовані дослідження цього виду на терені регіону не проводили. Відомості про ліскульку базуються на випадкових знахідках. Нам відомі спостереження цього виду 20.04.2013 в урочищі Вільгова поблизу с. Добрівляни (молоде соснове насадження). Восени 2022 р. ліскульку виявлено у вулику (у місці, недоступному для бджіл) в с. Ворвулинці; поблизу пасіки є дикоростуча деревно-чагарникова рослинність та занедбаний сад.



Рис. 9. Представники родини вовчкових у фауні регіону: вовчок сірий (окол. с. Берем'яни, 10.08.2014), ліскулька руда наприкінці зимової сплячки (Ворвулинці, 10.05.2023, фото автора).

Fig. 9. Representatives of dormice in the fauna of the region: edible dormouse (near the village of Beremyan, 10.08.2014), hazel dormouse at the end of winter hibernation (Vorvulyntsi, 10.05.2023, author's photo).

У травні наступного року звірка знайдено в акуратному кулеподібному гнізді, звитому з рослинного матеріалу (див. рис. 9). Восени 2023 року там же знайдено ліскульку, що влаштувалася на зимівлю на утепленні бджолиного вулика під його дашком. З повідомлень у мережі «Фейсбук» 29.10.2022 відомо про знахідку ліскульки в с. Худиківці (Чортківський р-н).

Мишка лучна — *Micromys minutus*. Звичайний вид ссавців у природних і напівприродних біотопах Каньйонового Придністер'я, де наявна високотравна рослинність. Присутність виду встановлена за знахідками характерних кулястих гнізд. Так, 02.06.2021 гніздо мишки виявлено у с. Ворвулинці на межі саду. У гнізді, що було розташовано на висоті 20 см і одним краєм притискалося до стовбура дерева, виявлено чотирьох сліпих голих мишенят. Інше гніздо виявлено 05.04.2021 в урочищі Говоди поблизу с. Солоне, ще одне — 22.07.2021 поблизу с. Трубчин, і ще 13.10.2023 поблизу с. Колодрібка.

Житник пасистий — *Apodemus agrarius*. Фоновий вид гризунів у біотопах, де домінує трав'яниста рослинність (рис. 10). Тут щільність, згідно наших даних, становить 9,3 ос./100 пд. (рис. 11). Особливо висока чисельність цього виду — на островах Дністра. Так, його щільність на одному з них в урочищі Криве (нижче за течією Дністра від с. Добрівляни) склала 23,5 ос./100 пд. Вражає швидкість відновлення популяції цього виду після звільнення поверхні островів від паводків. Показовим у цьому у відношенні був 2021 рік: в урочищі Криве рівень води у Дністрі був вище номінального протягом 161 дня (з них 32 дні підйом води перевищував 1 м, і острови були затоплені практично повністю). Попри те, що 22–24.07 острови були затоплені, 15.09 відносна чисельність житника тут склала 45,0 ос./100 пд.

Мишак жовтогрудий — *Sylvaeetus tauricus*. Це один із фонових видів мікромамалій регіону, який виявлено у різних біотопах з переважанням деревної і деревно-чагарникової рослинності. Відносна чисельність виду, визначена за результатами обліків пастколініями в період 2012–2023 років загалом склала 9,1 ос./100 пд. Щільність виду, за нашими даними, найвища у соснових насадженнях (17,8 ос./100 пд.), дубово-грабових лісах (19,6 ос./100 пд.), а також у дубово-деренових дібровах, що формуються на у верхніх частинах схилів річкових долин (24,0 ос./100 пд.). У лісах з явним переважанням дуба звичайного щільність цього виду значно нижча (8,6 ос./100 пд.). Окрім лісів, цього мишака відловлювали на частково зачагарничених пасовищах та лучно-степових схилах річкових долин. Щільність виду тут значно нижча і залежить від ступеню заростання деревами та чагарниками.

Мишак європейський — *Sylvaeetus sylvaticus*. За чисельністю цей вид значно поступається мишаку жовтогрудому. Відносна чисельність виду, визначена за результатами обліків пастколініями в період 2012–2023 років загалом склала 3,6 ос./100 пд.



Рис. 10. Фонові представники теріофауни регіону: житник пасистий (окол. с. Добрівляни, 06.09.2023) та ласиця (окол. с. Вигода, 05.03.2017, фото автора).

Fig. 10. Background representatives of the mammal fauna of the region: the striped field mouse (near the village of Dobrivlyany, 06.09.2023) and the least weasel (near the village of Vyhoda, 05.03.2017, author's photo).

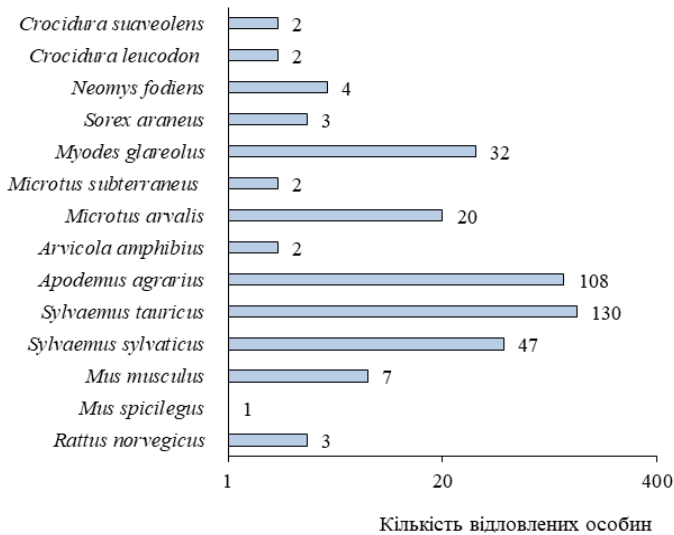


Рис. 11. Результати досліджень мікромамалій.

Fig. 11. Results of research on micromammals.

Всього у 2012–2023 рр. проекспоновано 1316 пд. Дослідження проведені в усіх типах біотопів притаманних територіям НПП «Дністровський каньйон».

Найвища щільність виявлена на високотравних зачагарничених луках (27,3 ос./100 пд.), на островах Дністра (9,1 ос./100 пд.), закинутих садах (7,0 ос./100 пд.). У лісових біотопах щільність значно нижча (2,8–7,5 ос./100 пд.), а в інших обстежених біотопах (лучно-степові ділянки, пасовища, осипні схили тощо) цей вид траплявся епізодично.

Миша хатня — *Mus musculus*. Типовий синантропний вид, який у літній період епізодично виявляється поза населеними пунктами.

Пацюк мандрівний — *Rattus norvegicus*. Типовий синантропний вид. У зв'язку зі змінами у системі господарювання (зменшення кількості домогосподарств, які утримують ВРХ або свиней) чисельність пацюків у сільській місцевості скорочується. У літній період епізодично виявляється поза населеними пунктами. Зокрема, нами пацюк неодноразово спостерігався в літні місяці на популярних рекреаційних ділянках на берегах Дністра, іноді далеко від населених пунктів. Тут їх приваблювало сміття із залишками їжі, залишене туристами.

Хом'як звичайний — *Cricetus cricetus*. Вид із високим соціологічним статусом (ЧКУ (2021), БРК (2); МСОП (CR)). В умовах Каньйонного Придністер'я це звичайний вид, чисельність якого останніми десятиріччями росте. Візуально й за слідами життєдіяльності хом'яків виявляли на верхніх частинах лучно-степових схилів, узбіччях доріг, оброблюваних земельних ділянках у межах селищ. На городах хом'яки завдають відчутної шкоди коренеплідним та зерновим культурам. Рештки хом'яків знаходили на «кормових столиках» пугачів. Трапляються меланісти: одного такого здобула кішка 27.02.2017 в м. Заліщики на городі, що межує з прибережною смугою р. Дністер; рештки хом'яка-меланіста, що став жертвою пугача, знайдено 28.05.2017 на вапнякових скелях між сс. Городок та Виноградне.

Нориця руда — *Myodes glareolus*. Звичайний представник лісової фауни, щільність якого згідно результатів наших досліджень, що були проведені у 2012–2022, склала 4,3 ос./100 пд. У зволжених заплавах лісах чисельність дещо вища (відносна чисельність 6,3 ос./100 пд.). Висока чисельність виду у закинутих садах, що заростають лісовими деревними породами, де щільність склала 14,0 ос./100 пд.

Полівка європейська — *Microtus arvalis*⁵. Звичайний представник мікротеріофауни регіону. Виявлена на лучно-степових малопорушених ділянках, пасовищах, придорожніх смугах, посівах зернових культур, гречки, сої. На оброблюваних полях винищується аграріями, зокрема шляхом розкидання отруєних приманок.

⁵ Для Тернопілля відомі знахідки виду-двійника *Microtus levis* (= *rossiaemeridionalis*) [Shevchyk 1998], без обґрунтувань. Як *M. levis* визначено два зразки (черепи), передані на аналіз І. Загороднюку (особ. повід.); ці зразки походять з Добрівлян (острів на Дністрі, 28.09.2016) та Касперівців (берег р. Серет, 22.10.2013). Для включення виду до складу фауни потрібні подальші дослідження із залученням генетичних даних.

Подібні видовий склад і показники чисельності мишоподібних отримано під час досліджень урочища Червоне, що в околиці с. Нирків Чортківського району [Shtyk 2020].

3.1.5. *Caniformes* — *Псоподібні*

Лис рудий — *Vulpes vulpes*. Чисельність лиса в умовах Каньйонового Придністер'я завжди була високою, попри добування місцевим населенням (відстріл та відловлювання силами). У регіоні багато зручних місць для облаштування лисячих нір: круті схили ярів, підніжжя скельних виступів з прошарками пісків, підземні порожнини карстового походження. Сліди перебування лисів відмічені у глибині великих карстових лабіринтів. Останніми роками відмічено зростання рівня синантропізації виду. Про високу чисельність лиса рудого в регіоні свідчить високий рівень смертності на автошляхах (рис. 12).

Куниця кам'яна — *Martes foina*. Чисельність виду в регіоні висока. Взимку сліди куниць регулярно виявляли на схилах річок, ярів, узліссях, населених пунктах. За останні роки відмічено високий показник смертності виду через зіткнення з автотранспортом (див. рис. 12).

Ласиця — *Mustela nivalis*. Вивчення слідів на снігу вказує на широке розповсюдження цього виду мустелових у межах досліджуваного регіону. Звірок заселює чагарникові зарості, кам'янисті схили, узлісся, придорожні лісосмуги, населені пункти. Проте візуальні спостереження ласки доволі рідкісні (див. рис. 12).

Борсук європейський — *Meles meles*. Чисельність борсука в умовах Каньйонового Придністер'я висока. Сприятливий фактор для виду — наявність важкодоступних крутосхилів та лісових масивів. Саме у таких місцях виявлено більшість заселених нір. Для харчування виходять у нічні години борсуки на плакорні ділянки (зокрема, на с.г. угіддя).

Видра звичайна — *Lutra lutra*. Це вид з високим соціологічним статусом. Він внесений до Червоної книги України 2021 р. У списках МСОП має категорію NT (Близький до стану загрози зникнення). У межах досліджуваного регіону — звичайний вид. Сліди перебування видри (відбитки лап на снігу чи прибережному намулі, купки раковин виїдених беззубок) нерідко фіксуються на Дністрі та його притоках. На присутність видри час від часу скараються власники та орендарі риборозплідних ставків.

3.1.6. *Cerviformes* — *Оленеподібні*

Свиня лісова — *Sus scrofa*. Чисельність виду у межах досліджуваного регіону висока. Сліди перебування свині (відбитки ратиць, риття, грязьові купелі) виявлені в лісових масивах, на схилах каньйонів річок, що заростають деревно-чагарниковою рослинністю, на островах Дністра, у заплавах річок серед вербових заростей, у долинах верхів'їв струмків при їх виході на плакори. Тварини легко перепливають Дністер, хоча в основному добові переміщення здійснюють уздовж схилів річкових долин.

Сарна європейська — *Capreolus capreolus*. Сліди життєдіяльності (відбитки ратиць на снігу та на ґрунті, лежанки, екскременти) та візуальні спостереження сарни вказують на значне поширення і відносно високу чисельність виду у межах Каньйонового Придністер'я. Очікувано, що заборона полювання у зв'язку із введенням військового стану в Україні, спричинить зростання чисельності цього мисливського виду.

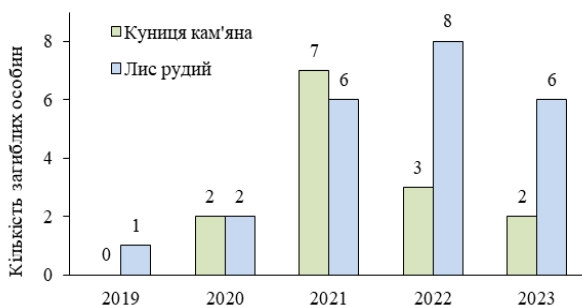


Рис. 12. Результати моніторингу загибелі лиса рудого та куниці кам'яної на автошляху М-19 (15 км).

Fig. 12. Results of monitoring of roadkill red foxes and beech martens on highway M-19 (15 km).

3.2. Підкісні та нечисельні види

3.2.1. *Soriciformes* — Мідіцеподібні

Білозубка білочерева — *Crociodura leucodon*. ЧКУ (2021), МСОП (LC), БРК (3). Нами зафіксовано декілька знахідок цього виду у дубово-грабових лісах, крутосхилах річкових долин, що заростають деревно-чагарниковою рослинністю, в населених пунктах (табл. 6). Частка у загальних відловах мікромамалій становила 0,2% (див. рис. 10). Відомий випадок проникнення білозубки у бджолиний вулик у зимовий період. У такому разі звірки поїдають тільця загиблих бджіл. Стільники та інше начиння вулика залишаються непошкодженими, на відміну від наслідків потрапляння у вулик миші хатньої.

Білозубка мала — *Crociodura suaveolens*. МСОП (LC), БРК (3). В досліджуваному регіоні білозубка мала виявлена у різних біотопах: листяних лісах, на схилах з лучно-степовою та чагарниковою рослинністю, в населених пунктах. Може проникати у вулики, якщо пасіка розташована у місцях проживання виду (див. табл. 6). Нечисельний вид. Частка у відловах 2012–2023 років склала 0,2%.

Мідія звичайна — *Sorex araneus*. МСОП (LC), БРК (3). На теренах Західної України численний у недалекому минулому вид [Tatarynov 1956]. Під час наших досліджень траплялась доволі рідко у різних біотопах (табл. 6). Частка у відловах мікромамалій становила 0,2%. Як і у випадку з білозубками знахідки мертвих особин відзначались і у попередніх дослідженнях [Tatarynov 1956].

Мідія мала — *Sorex minutus*. БРК (3). Нами виявлена двічі в околицях с. Берем'яни у дубово-грабовому лісі на північно-західних схилах Червоної гори. В обох випадках звірки потрапили до пасток Барбера (це ємності з приваблюючою рідиною, що заглиблені у ґрунт), які використовували для ентомологічних досліджень

Таблиця 6. Сучасні (2012–2023 рр.) знахідки мідіць (*Sorex*, *Crociodura*) в регіоні Каньйонного Придністер'я
Table 6. Current (2012–2023) records of shrews (*Sorex*, *Crociodura*) in the Canyon Transnistria region

Вид	Дата	Населений пункт (біотоп)	Спосіб виявлення	Особин
<i>Crociodura leucodon</i>	22.10.2013	Касперівці (сосновий ліс)	Відлов живоловками	1
	31.08.2014	. Берем'яни (дубово-грабовий ліс)	У пастках Барбера	2
	25.04.2017	Городок (пасовище на березі Дністра)	Знайдена мертвою	1
	03.03.2019	Ворвулинці (населений пункт)	Знайдена мертвою у вулику	1
	30.10.2019	Касперівці (підніжжя виходів вапняків на схилі р. Тупи)	Відлов живоловками	1
<i>Crociodura suaveolens</i>	22.10.2013	Касперівці (сосновий ліс, ур. Велика Обіч)	Відлов живоловками	1
	10.01.2014	Голігради (ур. Котівка, верх схилу з чагарниками)	Знайдена мертва ос.	1
	24.08.2014	Берем'яни (дубово-грабовий ліс)	У пастках Барбера	1
	24.08.2014	Свершківці (межа лісу та городів, ур. Відьмин)	Знайдена мертва ос.	1
	28.04.2015	Городок (пасовище, ур. Печеніги)	Знайдена мертва ос.	1
	04.10.2019	Касперівці (ур. Гордолина, у підніжжі скель)	Відлов живоловками	1
	03.03. 2020	Ворвулинці (населений пункт)	Знайдена мертва ос. (у вулику)	1
<i>Sorex araneus</i>	03.10.2013	Голігради (лучно-степова ділянка, ур. Серебря)	Відлов живоловками	2
	16.10.2013	Касперівці (Самотія, грабовий ліс)	У пастках Барбера	1
	21.05.2015	Ворвулинці (придорожня лісосмуга)	Знайдено мертва ос.	1
	28.04.2017	Городок (заплава Дністра біля гирла Серету)	Знайдено мертва ос.	1
	08.04.2022	Дзвенигород (верх залісненого схилу р. Дзвіна)	Знайдено мертва ос.	1
<i>Sorex minutus</i>	23.08.2014	Берем'яни (дубово-грабовий ліс на північно-західних схилах Червоної гори)	У пастках Барбера	2
	31.08.2014	Берем'яни (дубово-грабовий ліс на північно-західних схилах Червоної гори)	У пастках Барбера	2

Таблиця 7. Знахідки рясоніжки великої (*Neomys fodiens*) на досліджуваній територіїTable 7. Records of the Eurasian water shrew (*Neomys fodiens*) in the study area

№	Місце	Координати	Спосіб виявлення	Дата
1	окол. с. Лисичники, р. Ярмівка, ур. Вовчків	48.716262° 25.851509°	Візуальне спостереж.	29.05.2013
2	окол. с. Голігради, ур. Серебря	48.690013° 25.873251°	Відлов	03.10.2013
3	окол. с. Устечко р. Джури	48.794764° 25.587736°	Знайдена мертвою	06.10.2016
4	окол. с. Устечко р. Джури	48.794764° 25.587736°	Відлов	18.05.2017
5	окол. с. Лисичники р. Ярмівка, ур. Вовчків	48.716262° 25.851509°	Відлов	06.11.2019
6	окол. с. Лисичники р. Ярмівка, ур. Вовчків	48.716262° 25.851509°	Відлов	06.11.2019

Рясоніжка велика — *Neomys fodiens*. МСОП (LC), БРК (3). У регіоні Каньйонового Придністер'я рідкісний вид, що очевидно пов'язано з особливістю переважаючих тут водойм. Водотоки мають характер псевдогірських річок, що течуть по вузьких каньйоноподібних долинах, де мілкі водойми практично відсутні. Нами рясоніжку виявлено на р. Джури (притока Дністра) та р. Ярмівка (притока Серету) (табл. 7). Відлов рясоніжки далеко від водних біотопів (знахідка 2), очевидно, пояснюється схильністю цих тварин до міграцій через території, де відсутні типові для них екологічні вимоги. Досліджені зразки мали два варіанти забарвлення — три особини (знахідки № 4–6) мали контрастне забарвлення, а одна (знахідка № 2) була темночеревою. Водотоки, на берегах яких було встановлено проживання цього виду, типові для Придністер'я, тому можна припустити більш широке розповсюдження цього виду. Проте чисельність виду невисока. Основною умовою стабільності популяцій виду має бути збереження у незміненому стані характерних біотопів [Vikyrchak 2022]. Всі точки виявлення виду входять до територій природозаповідного фонду.

Загрозами для стабільного існування популяцій мідич є як природні фактори, так і антропогенні. Природними негативними чинниками слід вважати літні засухи, що частішають за останні роки і призводять до обіднення фауни ґрунтових безхребетних, зниження рівня водності джерел і струмків, скорочення площі заболоченості поблизу них. Антропогенними негативними чинниками є постійне зменшення площі середовища існування через надмірне розорювання пасовищ, прибережних смуг, погіршення його якості унаслідок надмірного використання засобів хімічного догляду за культурними рослинами. Важливим заходом збереження цих видів є оголошення нових об'єктів і територій природо-заповідного фонду, що дозволить зберегти оселища мідич. Всі види місцевих мідич доцільно внести до Списку видів тварин, які підлягають особливій охороні в межах Тернопільської області, актуальність підготовки та затвердження якого зростає з року в рік.

3.2.2. *Vespertilioniformes* — *Лиликонодібні*

Нічниця довговуха — *Myotis bechsteinii*. ЧКУ (2021), МСОП (LC), БРК (2), БНК (2), EUROBATS. У межах досліджуваного регіону виявлений на початку ХХІ ст. завдяки інтенсифікації хіроптерологічних досліджень з використанням новітніх методів. Так у 2002 р. два екз. цього виду виявили на зимівлі у печері Ювілейна [Godlevska et al. 2005]. У літній період дві особини відловлено 13.08.1998 у м. Бучач на території руїн старовинного замку [Tyshchenko 1999], на вильоті з печер Млинки (5 ос.) та Угринь (6 ос.) [Tyshchenko 2004]. Наведені факти свідчать про існування в регіоні нечисельних, проте стабільних популяцій цього виду.

Нічниця війчаста — *Myotis nattereri*. ЧКУ (2021), МСОП (LC), БРК (2), БНК (2), EUROBATS. Рідкісний вид для регіону Каньйонового Придністер'я. Поодинокі особини в останні роки реєструються на зимівлі у печері Угринь, зокрема 26.01.2018 тут виявлено 4 особини цього виду, що перебували у стані гібернації⁶. Про літній період річного циклу відомості вкрай обмежені. Дві особини війчастої нічниці відловлено 22.08.1998 у м. Золотий Потік на

⁶ Про цю печеру автор з колегами доповідав 2019 р. на міжнародній конференції з нагоди 20-річчя НПП Ужанський (м. Великий Березний, 3–4 жовтня 2019 р.).

території давнього замку [Tyshchenko 1999]. Нами виявлено колонію чисельністю 36 особин, що жили влітку 2008 р. у щілині над вікном житлового будинку у с. Ворвулинці, та обстежено одну особину (самка, ad, Ra = 42 мм). Тварини вилітали на полювання через годину після заходу сонця, поверталися на світанку [Vikyrchak & Zagorodniuk 2010].

Нічниця ставкова — *Myotis dasycneme*. ЧКУ (2021), МСОП (NT), БРК (2), БНК (2), EUROBATS. Відомі декілька знахідок цього виду із Західного Поділля [Polushina 1998]. У межах досліджуваного регіону нічниця ставкова зареєстрована на зимівлі двічі: 28.03.1990 у печері на Хомах поблизу с. Кривче та 28.03.1997 у печері Вітрова поблизу с. Королівка [Vikyrchak 2018]. У літній період ця нічниця виявлена на Поділлі на суміжжі з досліджуваним регіоном [Tyshchenko 2004].

Широковух європейський — *Barbastella barbastellus*. ЧКУ (2021), МСОП (NT), БРК (2), БНК (2), EUROBATS. Рідкісний для досліджуваного регіону вид ссавців, проте у суміжних районах Поділля відомі масові зимові скупчення [Drebet 2020]. Цілком ймовірно, що у літній період широковухи формують виводкові колонії і у межах досліджуваного регіону. Поодинокі особини виявляли в різний час у печері Кришталева [Tatarynov 1962; Godlevska et al. 2005]. Нами 24.02.2019 виявлено одну особину на зимівлі у печ. Кришталева (Лисячий хід), а 28.01.2020 — дві особини у печері Теклівській (поблизу с. Мишків). Літні знахідки виду у межах досліджуваного регіону невідомі.

Нетопир пізній — *Pipistrellus pygmaeus*. ЧКУ (2021), МСОП (LC), БРК (2), БНК (2), EUROBATS. Відомий з регіону за єдиною знахідкою. Під час хіроптерологічних досліджень 01.07.2017 в урочищі Вовчків (поблизу с. Лисичники) за допомогою ультразвукового детектора було зафіксовано голосові сигнали цього виду кажанів (усне повід. А. Т. Башти).

Пергач пізній — *Eptesicus serotinus*. ЧКУ (2021), МСОП (LC), БРК (2), БНК (2), EUROBATS. В ході наших досліджень цей вид був виявлений двічі у стані зимової гібернації: 04.03.2019 — у підвалі офісу НПП «Дністровський каньйон» в м. Заліщики та 24.01.2021 у привхідному залі печери Млинки. У літній період одна особина відловлена у печері Лиличка (поблизу с. Лисичники). На низьку чисельність виду у Каньйоновому Придністер'ї вказують результати інших сучасних досліджень [Tyshchenko 2004; Godlevska et al. 2005].



Рис. 13. Рідкісні види ссавців досліджуваного регіону: горностай у зимовому хутрі (окол. с. Головчинці 11.03.2015), широкоух європейський (окол. с. Мишків печера Теклівська 28.01.2020, фото автора).

Fig. 13. Rare mammal species of the studied region: ermine in winter coat (near the village of Holovchyntsi, 11.03.2015), western barbastelle (near the village of Myshkiv, Teklivska Cave, 28.01.2020, author's photo).

Чисельність кажанів на зимівлі у підземних сховищах Придністер'я у XXI ст. не скоротилася, а деяких видів помітно зросла. Це свідчить про те, що режим використання печер (у наукових і рекреаційних цілях) не перешкоджає виконанню ними ролі зимових сховищ для цієї групи видів тварин з високим природоохоронним статусом. Вхідні двері обладнано отворами для безперешкодного проникнення кажанів, масові екскурсійні відвідування проводяться поза місцями скупчень кажанів. Окрім охорони кажанів на місцях зимівлі, важливим є збереження їх у літній період, насамперед виводкових колоній самок, та подолання негативного іміджу кажанів засобами еколого-освітньої роботи.

3.2.3. *Muriformes* — *Мишоподібні*

Щур водяний — *Arvicola amphibius* МСОП (LC). Нечисельний в регіоні вид, що визначається насамперед малою кількістю місць придатних для проживання виду (водойми зі стоячою чи повільнотекучою водою та великою кількістю вищої водної рослинності. В Каньйоновому Придністер'ї ріки мають характер гірських зі швидкою течією (див. статтю про кутору). Умови для проживання виду формуються лише на їх окремих ділянках. В ході наших досліджень щур водяний виявлений 24.08.2014 у денні години в усті струмка Провал (притока Дністра) біля с. Берем'яни. Одна особина цього виду була відловлена 11.10.2017 на березі р. Джури поблизу с. Нирків. Ще одне спостереження цього виду гризунів проведене 7.09.2014 в денні години на заростаючому болітці, що утворилося внаслідок виходу джерел, в окол. с. Головчинці. Звірок спокійно поїдав надводні частини рослин, сидячи на підводних посеред ряски. В останні роки відбувається скорочення площі біотопів, придатних для проживання цього виду. Це пов'язано з обмілінням річок, скороченням площ болотистих угідь, що спричинено як природними чинниками так меліоративними (осушувальними) роботами проведеними у 1970–1980-х рр., розорюванням прибережних смуг, потраплянням у водотоки хімічних засобів догляду за культурними рослинами.

Полівка підземна — *Microtus subterraneus*. МСОП (LC). Малочисельний у регіоні вид. У ході наших досліджень виявлений двічі: 30.05.2013 відловлена у листяному лісі над поясом вапнякових скель в урочищі Лиличка, що поблизу с. Лисичники та 16.10.2023 — у грабовому лісі поблизу с. Касперівці.

3.2.4. *Caniformes* — *Псоподібні*

Куниця лісова — *Martes martes*. МСОП (LC), БРК (3). Візуальні спостереження цього виду хижих стаються вкрай рідко. 07.03.2014 виявлена у гнізді вивірки на висоті близько 15 м над землею на залісненому схилі Дністра поблизу с. Колодрібка (урочище Фарикова криничка). 29.05.2022 красзнавець Ігор Нагірний натрапив на виводок куниць у лісовому масиві на схилі поблизу Червоної гори (с. Берем'яни). Дорослі та дитинчата поводитись спокійно, вдалось зазняти їх життя на відео.

Тхір темний — *Mustela putorius*. ЧКУ (2021), МСОП (LC), БРК (3). 07.2008 р. було виявлено виводок тхорів на сільському обійсті посеред масиву індивідуальної забудови у центральній частині с. Дзвиняч [Skilsky 2017]. Нами тхір візуально спостерігався 06.09.2021 на узбіччі дороги поблизу с. Глушка та 27.07.23 на дорозі М-19 поблизу с. Бересток. Певну інформацію про цей вид дають знахідки особин, що загинули на дорогах від зіткнення з автотранспортом. Зокрема, 13.09.2021 виявлено мертву особину при дорозі поблизу с. Зелений Гай, а 17.10.2021 та 26.02.2022 знайдено щоразу по одній особині на моніторинговій ділянці автошляху М-19 поблизу с. Бересток, що також загинули від зіткнення з автотранспортом. В умовах сучасного тотального розорювання придорожні смуги залишаються острівками дещо ряснішого біорізноманіття, зокрема і стосовно фауни мікромамалій. Саме цим можна пояснити спостереження цього тхора біля доріг, як і часту загибель на автошляхах загалом хижих ссавців, про що згадано вище.

Горностай — *Mustela erminea*. ЧКУ (2021), МСОП (LC), БРК (3). Зафіксовано візуально одну особину 02.08.2014 у заростях верболозу на березі Дністра поблизу устя р. Провал в окол. с. Берем'яни та одну особину 11.03.2015 на березі р. Тула поблизу с. Головчинці. За

слідами на снігу горностая виявлено 11.12.2019 — у лісовому масиві поблизу с. Синьків, на острові на Дністрі 22.01.2021, 08.02.2023 — в заплаві Джурина поблизу с. Устечко. Вказані знахідки свідчать, що горностай — широко розповсюджений, проте нечисленний вид хижих ссавців дослідженого регіону.

Стабільне існування популяцій хижих ссавців можливе за умови збереження їхніх оселищ, що найповніше може бути зrealізовано на територіях природо-заповідного фонду.

Підсумки

Лівобережжя Каньйонового Придністер'я, займаючи близько 0,5% території України, репрезентує понад 43% видового складу рецентної фауни ссавців країни.

Багатство теріофауни регіону, як і його біорізноманіття загалом, визначається рядом абіотичних чинників, серед яких, насамперед, треба вказати на складну геологічну будову та сильно розчленований рельєф поверхні. Регіон характеризується контрастним поєднанням змінених господарською діяльністю ландшафтів та ділянок, де природні комплекси зазнали незначної трансформації. Завдяки цьому тут наявні стабільні популяції деяких видів, які є рідкісними у масштабах всієї України. Зокрема, чисельними видами тут є підковик малий, нічниця велика, хом'як звичайний, видра річкова. Каньйонове Придністер'я — печерний регіон, тому у складі його теріофауни є значна частка троглофільних видів кажанів. Саме ця група є ядром раритетної складової теріофауни (17 із 26 наявних червонокнижних видів).

За останні 75 років фауна ссавців Каньйонового Придністер'я зазнала істотних змін, які загалом характерні для теріофауни Поділля. Важливим фактором сталого існування популяцій ссавців регіону стало оголошення тут низки природоохоронних територій національного та регіонального значення.

Подяки

Автор висловлює подяку І. Загороднюку за різнобічну допомогу при підготовці цієї публікації зокрема за надання текстів давніх публікацій. Дякую А.-Т. Башті за надання неопублікованих даних та цінні зауваження до рукопису статті. Моя подяка науковим працівникам НПП «Дністровський каньйон» за допомогу при проведенні польових досліджень; П. Площанському за підготовку рисунків.

Значна частина наведених у публікації фактів зібрана при виконанні Програми «Літопис природи» Національного природного парку «Дністровський каньйон» за 2012–2023 роки.

References

- Abelentsev, V. I., B. M. Popov. 1956. Order Chiroptera, or bats. In: *Fauna of Ukraine. Volume 1 (Mammals), Issue 1*. Acad. Sci. Ukr. RSR Press, Kyiv, 229–446. [In Ukrainian]
- Abelentsev, V. I., I. G. Pidodlichko. 1956. Order Insectivora. In: *Fauna of Ukraine. Volume 1 (Mammals), Issue 1*. Acad. Sci. Ukr. RSR Press, Kyiv, 70–228. [In Ukrainian]
- Akimov, I. A. (ed.). 2009. *Red Book of Ukraine. Animal World*. Globalconsulting, Kyiv, 1–545. [In Ukrainian]
- Bashta, A.-T. V., O. K. Vikyorchak. 2015. Wintering bat (Chiroptera) censuses in some underground shelters of the NNP 'Dnistrovskiy Canyon' and adjacent areas (2013/2014). In: *Regional Aspects of Floristic and Faunistic Research. Issue 2*. Druk Art, Chernivtsi, 288–291. [In Ukrainian]
- Bashta, A.-T., O. K. Vikyorchak. 2017. Bat wintering (Chiroptera) in some undergrounds of the NNP 'Dnistrovskiy Canyon' area (censuses results 2014–2017). In: *Scientific Bases of Nature Conservation Management of Ecosystems of the Dnister Canyon Region. Issue 2*. Druk Art, Chernivtsi, 106–109. [In Ukrainian]
- Buchko, V. V. 2010. Beaver in Galician National Natural Park. *Nature Reserves in Ukraine*, 16 (2): 70–72
- Godlevska, O. V., Y. V. Petrushenko, V. M. Tyschenko, I. V. Zagorodniuk. 2005. Winter aggregations of bats in caves of Central Podillia (Ukraine). *Vestnik zoologii*, 39 (2): 37–45. [In Ukrainian]
- Godlevska, O. V., V. M. Tyshchenko, M. A. Ghazali. 2010. Current status of cave-dwelling bats of Podillia and the Middle Dnister Region (Ukraine). *Nature Reserves in Ukraine*, 16 (1): 53–64. [In Ukrainian]
- Godlevska O., I. Parnikoza, V. Rizun, H. Fesenko, Y. Kutson, [et al.]. 2010. *Fauna of Ukraine: Conservation Categories. Reference Book*. Eds L. Godlevska, H. Fesenko. Kyiv, 1–80.
- Godlevska, E. 2012. Results of the work of the bat contact-centre (Ukraine). *Scientific Notes of the Tavrichesky National University. Series Biology, Chemistry*, 25 (64, No. 4): 12–20. [In Russian]
- Godlevska, L. V. 2015. Northward expansion of the winter range of *Nyctalus noctula* (Chiroptera: Vespertilionidae) in Eastern Europe. *Mammalia*, 79 (3): 315–324. [CrossRef](#)
- Drebet, M. 2018. Bat fauna monitoring in urban landscapes of Podillia (Ukraine) based on results of the work of Kamianets-Podilskyi contact centre. *Theriologia Ukrainica*, 16: 145–148. [CrossRef](#)
- Drebet, M. 2020. The western barbastelle (*Barbastella barbastellus*) in Podillia: a phase of population growth. *Novitates Theriologicae*, 11: 83–91. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Kovalishyn, D. 2011. Physical and geographic zoning. *Natural*

- conditions and resources of the Ternopil Region. Terno-graf LLC, Ternopil, 318. [In Ukrainian]
- Kuntze, R., J. Noskiewicz. 1938. *Zarys zoogeografii polskiego Podola. Tom VII*. Nakładem Towarzystwa Naukowego, Lwów, 1–538.
- Kvasha, V. I., O. K. Vikyrychak. 2000. Ecological and faunistic characteristics of wintering species of bats (Chiroptera) at Middle Transdnistria. *Scientific notes of the Ternopil Ped. University. Series Biology*, No. 4 (11): 22–25. [In Ukrainian]
- Łomnicki, M. 1870. Zapiski z wycieczki podolskiej odbytej w roku 1869 pomiędzy Seretem, Zbruczem a Dniestrem. *Sprawozdanie Komisji Fizyograficznej. Kraków*, 4: 41–85.
- Niezabitowski, E. 1933. *Klucz do oznaczania zwierząt ssących polskich*. Nakład Koła Przyrodników, Kraków, 1–124. <https://u.to/JXs61A>
- Petrushenko, Y. V. 2002. Cave-dwelling bats and methods of their census. In: *Bats of Ukraine and Neighboring Countries: a guide for field research*. NMNH NAS of Ukraine, Kyiv, 29–38. (Series: Proceedings of the Theriological School; Vol. 3). [In Ukrainian]
- Pietruski, S. K. 1853. *Historia naturalna zwierząt ssących dzikich galicyjskich [etc.]*. Drukarnia Zakładu Narodowego imienia Ossolińskich, Lwów, 1–100. <https://goo.gl/5PCY>
- Polushyna, N. 1998. State of bat population in the Western Podillia. In: Zagorodniuk I. (ed.). *European Bat Night '98 in Ukraine*. Kyiv, 106–116. (Series: Proceedings of the Theriological School; Vol. 1). [In Russian]
- Sachanowicz, K., A. Wower, A. Bashta. 2006. Further range extension of *Pipistrellus kuhlii* (Kuhl, 1817) in Central and Eastern Europe. *Acta Chiropterologica*, 8: 543–548. [CrossRef](#)
- Sharlemagne, N. V. 1949. Beaver in Ukraine. *Priroda*, No. 3: 73–75 [In Russian]
- Shevchyk, L. 1998 Species composition of mouse-like rodents (Muroidea, Mammalia) Ternopil region (Ukraine). *Vestnik zoologii*, 127–132. [In Ukrainian]
- Shydlovskyy, I., A. Zatushevsky, O. Kusnezh. 2018. Bats (Chiroptera) in the collection of the Zoological Museum of Lviv University, Ukraine. *Theriologia Ukrainica*, 16: 85–90. [CrossRef](#)
- Shkvyrya, M. G. 2010. Podolskaya population of the forest cat, *Felis silvestris* (Carnivora, Felidae), in Ukraine. *Visnyk zoology*, 44 (3): 279–280. [In Russian]
- Shtyk, O., Z. Mamchur. 2020. Muroid rodents of the natural landmark 'Chervone' (Dnister Canyon): specifics of species composition and community structure. *Theriologia Ukrainica*, 20: 67–72. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Skilsky I. V., Meleshchuk L. I. 2017. Records of the rare mammals species in the Prut-Dnister interfluvium and adjacent territories. In: *Scientific Bases of Nature Conservation Management of Ecosystems of the Dnister Canyon Region. Issue 2*. Druk Art, Chernivtsi, 106–109. [In Ukrainian]
- Smirnov, N. A., V. I. Malik. 2011. The first finding of *Mus spicilegus* mounds (Mammalia, Rodentia) in the territory of Western Podolia. *Vestnik zoologii*, 45 (2): 172. [In Russian]
- Sokur, I. T. 1963. New materials for the knowledge of the fauna of small mammals of Ukraine. *Collection Works Zool. Museum of the Academy of Sciences of the Ukrainian SSR*, 32: 29–42. [In Ukrainian]
- Strelkov, P. P. 1988. Brown (*Plecotus auritus*) and gray (*Plecotus austriacus*) long-eared bats (Chiroptera, Vespertilionidae) in the USSR. Message 1. *Zoologicheskii Zhurnal*, 67 (1): 90–101. [In Russian]
- Talposh, V. S., B. R. Pyliavsky. 1998. *Fauna of Vertebrates of Ternopil Region*. Navchalna Knyha Bohdan, Ternopil, 1–80. [In Ukrainian]
- Tatarynov, K. A. 1956. *Mammals of the Western Regions of Ukraine*. Edition of the Academy of Sciences of the Ukrainian SSR, Kyiv, 1–188. [In Ukrainian]
- Tatarynov, K. A. 1962. Caves of Podolia, their fauna and protection. *Ochrana prirody i zapovednoye delo v SSSR; issue 7*. AS USSR. Moscow, 88–101. [In Russian]
- Tatarynov, K. A. 1973. *Vertebrate Fauna of Western Ukraine*. Edition of Lviv University, Lviv, 1–257. [In Ukrainian]
- Tatarynov, K. A. 1974. Bats of Podolia and the Northern Carpathians. Indices of their abundance and ways of protection. *Materials of the 1st All-Union Conf. on Bats (Chiroptera)*. Zool. Inst. AS USSR, Leningrad, 58–60. [In Russian]
- Tkachuk, Y. 2000. New Records of the European Wild Cat in the Bucovina. *Vestnik zoologii*, 34 (6): 80. [In Russian]
- Tsyp, P. N. 1962. *Geomorphology of the Ukrainian SSR*. Edition of Lviv University, Lviv, 1–224. [In Ukrainian]
- Tyshchenko, V. 1999. Findings of *Myotis nattereri* and *M. bechsteinii* (Mammalia, Chiroptera) in the south of the Ternopil region. *Vestnik zoology*, 33 (3): 100.
- Tyshchenko, V. 2002. The current state and ecological features of the nightingale (*Myotis daubentonii*) in Podillia. *Visnyk of Luhansk State ped. Univ.*, No. 1 (45): 140–149. [In Ukrainian]
- Tyshchenko V. 2004. Late summer accumulations of bats (Chiroptera) in the dungeons of Podillia. *Uchenye zapiski Tavrich. Natl University. Series Biology, chemistry*. 17 (56, No. 2): 98–105. [In Ukrainian]
- Vargovich, R. 1998. Hibernation of bats (Chiroptera) in gypsum caves of Bukovina and Podillia. In: Zagorodniuk, I. (ed.). *European Bat Night '98 in Ukraine*. Kyiv, 117–123. (Series: Proceedings of the Theriological School; Vol. 1). [In Ukrainian]
- Verkhratsky, I. 1869. About bats. In: *Pravda. Scientific and Literary Letters (Lviv)*, 3 (17): 150–151. [In Ukrainian] <https://goo.gl/CR3TIH>
- Verkhratsky, I. 1869 b. About bats (End). In: *Pravda. Scientific and Literary Letters (Lviv)*, 3 (18): 158–160. [In Ukrainian] <https://goo.gl/jNBxfG>
- Vikyrychak, O. K., Zagorodniuk, I. V. 2010. New records of rare mammal species in the territory of Chernivtsi region. In: Skilsky, I. V., N. A. Smirnov (eds). *Problems of Studying and Protection of Natural and Transformed Ecosystems*. DrukArt Press, Chernivtsi, 152–156. [In Ukrainian]
- Vikyrychak, O. 2014. Findings of the wildcat, *Felis silvestris* Schreber, 1777 (Carnivora, Felidae), on the territory of Ternopil region, Ukraine. *Proceedings of the Theriological School*, 12: 108–110. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Vikyrychak, O., 2018. Results of censuses of troglodyte bat species in the Middle Dnister Region (Ukraine) in 1984–2000. *Theriologia Ukrainica*, 16: 17–24. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Vikyrychak, O., 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](#)
- Vikyrychak, O., P. Ploshchansky. 2020. Finds of the fat dormouse (*Glis glis*) in cave-type shelters in the Middle Dnister Region. *Theriologia Ukrainica*, 19: 96–102. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Vikyrychak, O. 2020a. New data on the expansion of the European beaver (*Castor fiber*) on the left bank of the Middle Dnister. *Novitates Theriologicae*, 11: 140–144. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Vikyrychak, O. 2020b. The mound-building mouse (*Mus spicilegus*) in Western Podillia: expansion on the left bank of the Dnister. *Theriologia Ukrainica*, 20: 73–78. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Vikyrychak, O., P. Ploshchansky, A. Bachynsky, T. Mykytiuk. 2021. Composition of winter aggregations of bats (Chiroptera) in cave-type shelters in the Middle Dnister region (census of 2021). *Theriologia Ukrainica*, 22: 111–124. [In Ukrainian] [CrossRef](#)

- Vikyrychak, O. 2022. The Eurasian water shrew (*Neomys fodiens*) in the Dnister Canyon National Nature Park. *Novitates Theriologicae*, **13**: 37–42. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Wierzejski, A. 1867. Zapiski z wycieczki podolskiej. *Sprawozdanie Komisji Fizyograficznej. Tom 1*. Kraków, 165–179.
- Zagorodniuk, I. V., V. I. Berezovsky. 1994. *Mus spicilegus* (Mammalia) in the fauna of Podolia and the northern border of its range in Eastern Europe. *Zoologicheskii zhurnal*, **73** (6): 110–119. [In Russian] <https://shorturl.at/ajzQ7>
- Zagorodniuk, I. V., O. O. Fedorchenko. 1995. Allopatric species among rodent group *Spermophilus suslicus* (Mammalia). *Vestnik zoologii*, **29** (5–6): 49–58. [In Russian] <https://shorturl.at/ksC67>
- Zagorodniuk, I. V. 1996. Sibling species of mice from Eastern Europe: taxonomy, diagnostics and distribution. *Reports of the NAS of Ukraine*, No 12: 166–17.
- Zagorodniuk, I., O. Kysselyuk, I. Polischuk, I. Zenina. 2002. Units of measure of population abundance and the minimal scheme for census of mammals. *Visnyk of the Lviv University. Biology Series*, **30**: 8–17. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I., L. Godlevska, V. Tyshchenko, Y. Petrushenko. 2002. *Bats of Ukraine and Adjacent Countries: a Guide for Field Investigations*. Natl. Mus. Nat. Hist., NAS of Ukraine, Kyiv, 1–110. (Series: Proceedings of the Theriological School; Vol. 3). [In Ukrainian] <https://shorturl.at/dhipL>
- Zagorodniuk, I. V. 2009. Taxonomy and nomenclature of the non-Muroidea rodents of Ukraine. *Proceedings of Zoological Museum. Kyiv*, **40**: 147–185. [In Ukrainian] <https://shorturl.at/ftwG1>
- Zagorodniuk I., V. Tyshchenko, Y. Petrushenko. 2000. Horseshoe bats (*Rhinolophus*) in the Dnister region as most east-northern part of their range in Europa. *Studia Chiropterologica*, **1**: 115–132.
- Zagorodniuk, I., M. Gavrilyuk, M. Drebet, I. Skilsky, A. Andrusenko, A. Pirkhal. 2014 Wildcat (*Felis silvestris* Schreber, 1777) in Ukraine: modern state of populations and expansion of species eastwards. *Studia Biologica*, **8** (3): 233–254. [CrossRef](#)
- Zagorodniuk, I., S. Kharchuk. 2020. List of mammals of Ukraine 2020: additions and clarifications. *Theriologia Ukrainica*, **20**: 10–28. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Zagorodniuk, I. 2020. Distribution and variation of mice group *Sylvemus microps* & *uralensis* in Eastern Europe: fragmentation and clines. *Theriologia Ukrainica*, **20**: 91–104. [CrossRef](#)
- Zaverukha, B. V. 1985. *Flora of Volyn-Podillia and its Genesis*. Naukova Dumka. Kyiv, 1–192. [In Russian]
- Zawadzki, A. 1840. *Fauna der Galizisch Bukowinischen Wirbelthiere*. Schmeizerbarts Verlag., Stuttgart, 13–35.



ALIEN MAMMAL SPECIES IN THE AREA OF THE DNIPRO–ORIL NATURE RESERVE

Galyna Zadorozhna , Maria Tryfanova 

Key words

alien species, adventive fauna,
Dnipro–Oril Nature Reserve

doi

<http://doi.org/10.53452/TU2604>

Article info

submitted 25.07.2023

revised 01.12.2023

accepted 30.12.2023

Language

Ukrainian, English summary

Abstract

The paper provides information on alien mammal species occurring in the territory of the Dnipro–Oril Nature Reserve. The data were collected during annual mammal surveys and by compiling the data provided in the Chronicles of Nature of previous years (1991–2022) within the framework of the scientific topic ‘Study of biodiversity, structure and dynamics of natural complexes of the Dnipro–Oril Nature Reserve.’ Since the creation of the reserve, 44 species of mammals belonging to six orders (Leporiformes, Muriformes, Soriciformes, Vespertilioniformes, Caniformes, and Cerviformes) have been recorded in its territory. The species diversity of mammals of the reserve corresponds to 71% of the mammal fauna of Dnipropetrovsk Oblast and 34% of the mammal fauna of Ukraine. Most of the mammal species found in the reserve are indigenous but the raccoon dog *Nyctereutes procyonoides*, muskrat *Ondatra zibethicus*, and sika deer *Cervus nippon*, which are artificially introduced species. In addition, the brown rat *Rattus norvegicus* and the house mouse *Mus musculus* are distant invaders. The beech marten *Martes foina*, Blyth’s pipistrelle *Pipistrellus lepidus*, and serotine bat *Eptesicus serotinus* are close invaders. Alien species make up 18% of the mammal fauna of the reserve, being represented by a total of eight species. However, there are also species with fluctuating ranges in the studied area: European roe deer *Capreolus capreolus*, elk *Alces alces*, Eurasian otter *Lutra lutra*, Eurasian badger *Meles meles*, and wild boar *Sus scrofa*. The periodic contraction and expansion of their ranges within the region makes them similar to introduced species. The presence of the majority of adventive species was registered during the first inventory of the fauna of the described territory during the establishment of the reserve in 1991. However, the first sighting of serotine bat occurred in March 2013 in the floodplain part of the reserve, and the sighting of Blyth’s pipistrelle in the reserve was recorded in the spring of 2016. The article describes the specifics of the existence of alien mammal species in the reserve. The dynamics of abundance, population structure, diet, and environmental impact are presented. Other adventive species that could possibly be found in this territory in the near future are the American mink *Neogale vison* and golden jackal *Canis aureus*. A case of visual observation of the coypu *Myocastor coypus* in the vicinity of the reserve is also presented.

Affiliation

Dnipro–Oril Nature Reserve
(Obukhivka, Dnipropetrovsk
Oblast, Ukraine)

Correspondence

Galyna Zadorozhnaya; Dnipro–Oril Nature Reserve, complex of buildings and structures No. 1, Obukhivka, Dniprovskyi Raion, Dnipropetrovsk Oblast, 52030 Ukraine; Email: dopz@ukr.net
orcid: 0000-0002-4326-4060

Cite as

Zadorozhna, G., M. Tryfanova. 2023. Alien mammal species in the area of the Dnipro–Oril Nature Reserve. *Theriologia Ukrainica*, **26**: 29–42. [In Ukrainian, with English summary]

Чужорідні видів ссавців району природного заповідника «Дніпровсько-Орільський»

Галина Задорожна, Марія Трифанова

Резюме. В роботі надані відомості про чужорідні види ссавців, що мешкають на території природного заповідника «Дніпровсько-Орільський». Дані збирали під час щорічних обліків ссавців та шляхом узагальнення даних, наведених в Літописах природи попередніх років (1991 — 2022 р.) в рамках наукової теми «Вивчення біорізноманіття, структури і динаміки природних комплексів Дніпровсько-Орільського природного заповідника». За час існування заповідника на його території зареєстровано 44 види ссавців, які відносяться до шести рядів (Leporiformes, Muriformes, Soriciformes, Vespertilioniformes, Caniformes, Cerviformes). Різноманіття видового складу ссавців заповідника відповідає 71 % теріофауни Дніпропетровської області та 34 % видового складу ссавців України. Більшість видів ссавців, що мешкають на території заповідника, є аборигенними, але єнот уссурійський *Nyctereutes procyonoides*, ондатра *Ondatra zibethicus* і олень японський *Cervus nippon* є штучно інтродукованими видами. Крім того пацюк мандрівний *Rattus norvegicus* і миша хатня *Mus musculus* є дальніми інвайдерами. Куниця кам'яна *Martes foina*, нетопир білосмугий *Pipistrellus lepidus* та пергач пізній *Eptesicus serotinus* є близькими інвайдерами. Чужорідні види складають 18 % списку ссавців заповідника — всього 8 видів. Але на дослідженій території перебувають і види-пульсовики — це сарна європейська *Capreolus capreolus*, лось європейський *Alces alces*, видра річкова *Lutra lutra*, борсук *Meles meles* і свиня лісова *Sus scrofa*. Періодичне скорочення та розширення їх ареалів в межах регіону наближає їх до інтродуцентів. Присутність більшості адвентивних видів зареєстрована при першій інвентаризації фауни описаної території під час створення заповідника у 1991 р. Проте перша знахідка пергача пізнього відбулася у березні 2013 р. в заплаві частини заповідника, а знахідка нетопира білосмугого на території заповідника зафіксована навесні 2016 р. В статті описані особливості існування чужорідних видів ссавців у заповіднику. За наявності даних приведена динаміка чисельності, популяційна структура, особливості харчування та вплив на навколишнє середовище. Приведений факт візуального спостереження нутрії болотяної *Myocastor coypus* в околицях заповідника. Ще два види — візон річковий *Neogale vison* і шакал *Canis aureus* вважаються потенційно можливими на цій території.

Ключові слова: види-вселенці, адвентивна фауна, природний заповідник «Дніпровсько-Орільський».

Вступ

Антропогенні зміни навколишнього середовища, розвиток транспортних зв'язків та системи переміщення людей і товарів у сучасному світі, призвели до пришвидшення процесу адвентивізації природних біотичних комплексів, що є причиною подальших змін фауни. На тлі зменшення біорізноманіття [Warren et al. 2013], перед обличчям глобальної кризи вимирання [Ceballos et al. 2010; Dirzo et al. 2022] важливо розуміти ці процеси, щоб мати можливість використовувати отриманні знання для побудування прогнозів та запобігання майбутнім втратам екосистемних послуг [Keesstra et al. 2018]. Дослідження поточної наявності видів на тлі компіляції попередніх даних можуть дозволити робити висновки щодо пошуку шляхів збереження біорізноманіття в майбутньому [Jones & Safi 2011].

Природний заповідник «Дніпровсько-Орільський» відіграє надзвичайно важливу роль як єдиний в умовах північної частини степового Придніпров'я осередок, де охороняється добре збережений комплекс долинно-терасового ландшафту р. Дніпро. Це єдиний в Україні природний заповідник, що репрезентує переважно азональні прирічкові біоценози. Для території заповідника характерний високий рівень біорізноманіття на тлі майже повного знищення (затоплення) інших подібних екосистем при зарегулюванні режиму Дніпра, трансформації екосистем внаслідок високої концентрації промислових об'єктів і значному розвитку аграрного сектору в Дніпропетровській області. Заповідник, єдиний у Дніпропетровській області, затиснутий між двох промислових гігантів — м. Дніпро і м. Кам'янське, при цьому має відносно невелику площу (3759,4 га) (рис. 1).

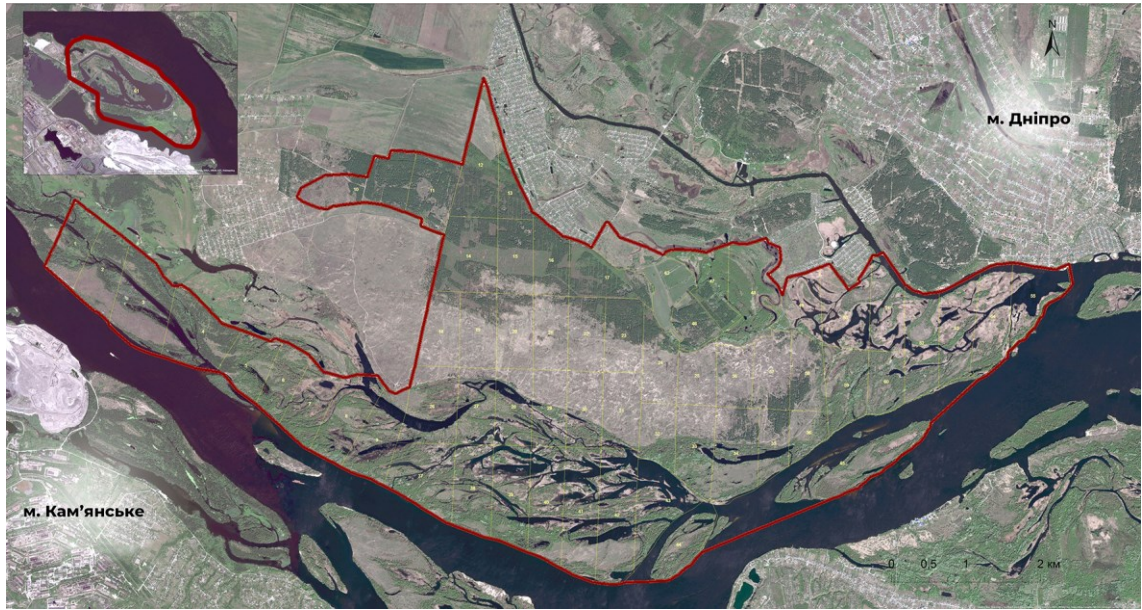


Рис. 1. Карта природного заповідника «Дніпровсько-Орільський».

Fig. 1. Map of the Dnipro–Oril Nature Reserve.

Його територія зазнає потужного антропогенного впливу, що, безсумнівно, має наслідки для формування флори і фауни та можливості збереження біорізноманіття. На формування і збереження екосистем впливають не тільки різноманітне хімічне і фізичне забруднення, але й інвазійні чужорідні види, що за даними ряду авторів є другою найбільшою загрозою для глобального біологічного розмаїття після втрати середовища існування [Clout & Lowe 1997; Mcneely & Strahm 1997; Hadjisterkotis 2008; Zagorodniuk 2023; Lazarev 2023]. Враховуючи екологічні наслідки військової агресії росії проти України, можна передбачати, що територія Дніпропетровської області буде джерелом відновлення рослинного і тваринного світу зруйнованих земель півдня і сходу країни, що підкреслює актуальність досліджень природних процесів на цій території.

Мета цієї праці — узагальнити дані щодо складу адвентивної фауни ссавців району розташування природного заповідника «Дніпровсько-Орільський».

Місце та методи проведення досліджень

Природний заповідник «Дніпровсько-Орільський» розташований на добре розвиненій лівобережній заплаві і чітко вираженій надзаплавній терасі Дніпра. Його територія омивається з північного сходу гирловою частиною нового (штучного) русла р. Оріль, а з південного сходу, півдня та південного заходу — р. Дніпро. Рельєф заповідника представлений формами алювіального походження, ускладненими еоловими процесами. Природні утворення у вигляді витягнутих відкритих, заболочених і порослих високими чагарниками та болотною рослинністю понижень і водойм виникли внаслідок зміщення русла Дніпра і є залишками численних стариць. Береги водойм заросли непролазними хащами очерету і аморфою. Поверхня води вкрита водяною рослинністю. Вузькі простори між озерцями, старицями, болотами і протоками вкриті купинами, порослими осокою. Плавні частково висихають, але тільки в меженний період. Заплава займає близько двох третин площі заповідника.

Піщані відклади терас під впливом еолових процесів, особливо на підвищеннях, набули вигляду кучугур. Подекуди збереглися ділянки первісного піщаного степу з аборигенною рослинністю. В складі лісових угруповань є природні рідкісні заплавні діброви, вербняки, топольники і вільхові ліси, а також соснові та змішані насадження надзаплавної (другої) тераси. У північній його частині зустрічаються унікальні куртини чорнокленових асоціацій.

Ландшафти заповідника відіграють важливу роль в збереженні рідкісних видів рослин і тварин і є одним із ключових пунктів Дніпровського міграційного шляху¹.

Дослідження теріофауни природного заповідника «Дніпровсько-Орільський» проводиться щорічно, згідно з програмою досліджень Літопису природи шляхом візуальних спостережень, фіксації зустріч з тваринами, слідів їх життєдіяльності, а саме відбитків лап на «білій» та «чорній» стежках [Hristov *et al.* 2021], нір тварин, аналізу їх посліду, залишків мертвих тварин, вмісту пелеток хижих птахів для дослідження видового складу мікромамалій [Yatsyuk 2008; Polishchuk 2009; Zaika 2009a–b]. Для ідентифікації видів ссавців використовують визначники [Zagorodniuk *et al.* 1999; Zagorodniuk 2002; Hristov *et al.* 2021]. Усі методики, що використовуються під час досліджень, унеможливають завдання шкоди тваринам.

Таксономічні назви видів наводяться за [Zagorodniuk & Emelyanov 2012] з правками і доповненнями за [Zagorodniuk & Kharchuk 2020].

Результати досліджень вносяться в Літопис природи, який виходить щорічно по одному тому, тобто на даний момент в заповіднику існує 32 томи Літопису природи. Матеріал для написання цієї праці зібраний шляхом узагальнення даних, наведених в Літописах природи попередніх років (1991–2022 р.) в рамках наукової теми «Вивчення біорізноманіття, структури і динаміки природних комплексів Дніпровсько-Орільського природного заповідника».

Результати досліджень

За час існування заповідника на його території зареєстровано 44 види ссавців, які відносяться до шести рядів (Leporiformes, Muriformes, Soriciformes, Vespertilioniformes, Caniformes, Cerviformes). Різноманіття видового складу ссавців заповідника відповідає 71 % теріофауни Дніпропетровської області та 34 % видового складу ссавців України. Такі показники отримані при порівнянні біологічного різноманіття теріофауни дослідженої території зі списком теріофауни, поданим І. В. Загороднюком та І. Г. Ємельяновим [Zagorodniuk & Emelyanov 2012], що вважається найбільш відповідним для таких цілей, тому що не містить у собі фантомних видів та зниклих з часу перших оглядів.

Більшість видів ссавців, що перебувають на території заповідника, є аборигенними, але єнот уссурійський *Nyctereutes procyonoides* (Gray, 1834), ондатра мускусна *Ondatra zibethicus* (Linnaeus, 1766) і олень японський *Cervus nippon* (Temminck, 1838) є штучно інтродукованими видами. Крім того пацюк мандрівний *Rattus norvegicus* (Berkenhout, 1769) і миша хатня *Mus musculus* (Linnaeus, 1758) є дальніми інвайдерами, тобто видами, що з'явилися у складі дикої фауни внаслідок розселення природним шляхом, проте за сприяння людини. Ці види проникли у Європу в історичні часи, і у викопному стані відомі на нашій території лише з культурних шарів [Zagorodniuk 2006]. Куниця кам'яна *Martes foina* (Erxleben, 1777), нетопир білосмугий *Pipistrellus lepidus* (Blyth, 1845) та пергач пізній *Eptesicus serotinus* (Schreber, 1774) є ближніми інвайдерами, тобто видами, що помітно змінили своє поширення у межах регіону в історичні часи.

Чужорідні види території заповідника «Дніпровсько-Орільський»

Єнот уссурійський *Nyctereutes procyonoides* (Grey, 1834) — ссавець родини псових, представник лісового екологічного комплексу. Його інтродукція в Україні почалася 1934 року [Zagorodniuk 2006]. У Дніпропетровську область єнота уссурійського завезено зі Східної Азії для акліматизації в 1948 р. у кількості 5 екз. [Bulakhov & Pakhomov 2006] (табл. 1). У 1935–1941 роках завозились у сусідні області (Донецьку, Харківську, Полтавську, Запорізьку, Кіровоградську). На території заповідника присутність цього виду зареєстрована при першій інвентаризації фауни (рис. 2). Найбільш цінні для нього біотопи — це заплавні ліси та луки із заболоченими низинами, що рясні на ягоди, але зимові повені значно обмежують придатність цих типів угідь для нього. Нори розташовані завжди біля водойм і мають два виходи, один з

¹ Дані про природні умови та екологічне значення території частково взяті з Проєкту організації території природного заповідника «Дніпровсько-Орільський», розробленому у 2019 році.

яких використовується частіше і є почищеним. Від нори йде бита стежина єнота уссурійського. Залягання в сплячку відбувається у першій декаді листопаду (звір перестає виходити з нори). Зафіксовані випадки смерті єнота уссурійського від нападу лисиці та від сказу. Є спостереження шерсті оленя в екскрементах єнота уссурійського. Звір споживає залишки трапези інших хижаків, а саме падло японського оленя. Під час тривалої весняної повені 2023 р. в районі розташування заповідника популяція єнота уссурійського значно постраждала. Тіла загнаних тварин знаходили після зниження рівня води.

Відбитки лап уссурійського єнота доволі легко відрізнити від відбитків інших звірів родини псові, вони округлі, довжиною 4,5–5,5 см. Коли тварина ступає, вона розчепірює пальці. Відбитки пальців виразні, овальні, кігті короткі.



Рис 2. Єнот уссурійський, зареєстрований в заповіднику в 2019 р. Іриною Акуловою.

Fig. 2. Raccoon dog, registered in the reserve in 2019 by Irina Akulova.

Таблиця 1. Терміни появи в Дніпропетровській області чужорідних видів ссавців

Table 1. The timing of appearance of alien mammal species in Dnipropetrovsk Oblast

Назва виду		Поява в регіоні	Чисельність
<i>Nyctereutes procyonoides</i>	Єнот уссурійський	В область вид завезений в 1947 р. в кількості 5 ос. [Bulakhov & Pakhomov 2006]	Рідкісний вид на території заповідника
<i>Ondatra zibethicus</i>	Ондатра мускусна	В 1945 р. в область завезено 86 ос. [Tatarynov 1952]	У 1960–1970-х роках її чисельність по області складала 20–30 тис., зараз — 1,0–1,3 тис. звірків. [Bulakhov & Pakhomov 2006]
<i>Cervus nippon</i>	Олень японський	Вид успішно акліматизований в області у 1961 р. [Bulakhov & Pakhomov 2006]	На території заповідника в 2022 році зафіксована присутність 43 ос.
<i>Mus musculus</i>	Миша хатня	—	У природних біотопах рідкісний вид [Antonets 2012]
<i>Rattus norvegicus</i>	Пацюк мандрівний	Згідно з даними М. Г. Милютіна [Mylutin 1930] вид вже був присутній у фауні області в 1928 році.	На території заповідника чисельність помірна
<i>Martes foina</i>	Куниця кам'яна	Згідно з даними І.І. Барабаша-Никифорова [Barabash-Nikiforov 1928] вид вже був присутній у фауні області в 1925 році як широко розповсюджений.	На території заповідника в 2022 р. зафіксована присутність 22 ос. <i>Martes foina</i> та <i>M. martes</i> разом.
<i>Pipistrellus lepidus</i>	Нетопир білосмутий	Перша зафіксована зустріч в межах області в 2002 р., в заповіднику — у 2014 р. [Bulakhov & Pakhomov 2006; Zadorozhna & Ganzha 2020]	Фоновий вид кажанів на території заповідника
<i>Eptesicus serotinus</i>	Пергач пізній	Згідно з даними М. Г. Милютіна [Mylutin 1930] вид вже був присутній у фауні області в 1928 році. В заповіднику перша зафіксована зустріч в у 2014 р. [Zadorozhna & Ganzha 2020]	Фоновий вид кажанів на території заповідника

Ондатра мускусна *Ondatra zibethicus* (Linnaeus, 1766) — ссавець родини щурові, мешкаєць водно-болотних угідь. Ондатра згадується вже в першому Літопису² природи заповідника (1991 р.), тобто була присутня на цій території ще до його утворення. За даними егерської служби, восени 1991 р. нараховано біля 40 хаток ондатри у водоймах центральної заплави. На той час у норах перебувала лише частина популяції. На даний час ондатра мешкає в заповіднику виключно в норах.

Присутність ондатри можна спостерігати по так званим «кормовим столикам» та великій кількості відкушених верхівок водної рослинності, що плаває поблизу берега; ондатра живиться білими нижніми частинами рослин, а зелені верхівки залишає. Харчові вподобання ондатри нашої території — це латаття біле *Nymphaea alba* L., глечики жовті *Nuphar lutea* (L.) Smith, калюжниця болотна *Caltha palustris* L., водяний горіх *Trapa natans* L. s. l. (*T. borysthénica* V. Vassil.), вех сизаровидний *Sium sisaroides* DC. (*S. lancifolium* Bieb.), сусак зонтичний *Butomus umbellatus* L., частуха подорожникова *Alisma plantago-aquatica* L., стрілолист звичайний *Sagittaria sagittifolia* L., куга озерна *Scirpus lacustris* L., осока побережна *Carex riparia* Curtis, лепешняк великий *Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holub., очерет звичайний *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., їжача голівка пряма *Sparganium erectum* L., рогіз широколистий *Typha latifolia* L., рогіз вузьколистий *Typha angustifolia* L. З раціону тваринних кормів ондатри відмічені двохстулкові молюски *Unio picturum* L., *Anadonta cygnaea* L.³

Чисельність ондатри на території заповідника сильно коливається по роках. За даними Літопису природи, найвищі показники чисельності спостерігали у 1997 р. — 250 особин⁴. Причинами коливання чисельності ондатри, на погляд авторів Літопису природи, є зменшення довжини берегової смуги заплави під час посухи. В посушливі роки відбувається зниження рівня озер, що супроводжується обсиханням нір ондатри і різким зниженням її чисельності до 50 особин на всю територію заповідника (у 2001 році). У зв'язку з порушенням гідрологічного режиму р. Дніпро і регулюванням стоку греблями ГЕС умови перебування ондатри на нашій території можна назвати екстремальними⁵. У підсумку, в умовах гарної кормової бази, чисельність ондатри відносно не висока.

Олень японський *Cervus nippon* (Temminck, 1838) — ссавець родини Оленевих, представник лісового екологічного комплексу. Олень японський завезений в Дніпропетровську область у 1961 році [Bulakhov & Pakhomov 2006]. Територія заповідника — одне з місць інтродукції цього виду (рис. 3). Формування популяції до заповідання цієї території відбувалось під пресом нерегламентованого мисливства і браконьєрства, зокрема петельного.



Рис 3. Олень японський на території заповідника Фотографія зроблена фотоапаратом в 2022 році.

Fig. 3. Sika deer in the reserve. The photo was taken with a camera trap in 2022.

² Літопис природи природного заповідника «Дніпровсько-Орільський», 1992, Том 1: 1–139.

³ Літопис природи природного заповідника «Дніпровсько-Орільський», 2000, Том 9: 1–118.

⁴ Літопис природи природного заповідника «Дніпровсько-Орільський», 1998, Том 7: 1–118.

⁵ Літопис природи природного заповідника «Дніпровсько-Орільський», 1997, Том 6: 1–139.

В першому Літописі природи (1991 р.) встановлена чисельність — 15 особин. У стаді налічили двох дорослих самців, 10 самок, 2 півторарічних (самець і самка) і 1 цьогорічка. Найчастіше зустрічалися групи з 2–4 особин. Найбільші групи склалися з 11 голів, при середньорічному розмірі груп у 3,6 голів. За 32 роки існування заповідника чисельність оленя японського на його території коливалась від 1 особини у 2008 р. до 31 особини у 2017 р. За даними Валентина Булахова і Олександра Пахомова чисельність оленя японського в Дніпропетровській області в 2006 році складала 18–28 оленів [Bulakhov & Pakhomov 2006].

Автори перших Літописів відмічали приуроченість оленів до листяних насаджень північної частини заповідника. На даний час достовірно відомо, що олені цілорічно перебувають в південно-західній частині заповідника, тобто в плавнях р. Дніпро. Зареєстровані поодинокі випадки візуальних спостережень японських оленів на другій терасі в куртинках клену татарського *Acer tataricum* L. Початок гону — друга половина вересня — середина жовтня.

При аналізі факторів регуляції чисельності оленеподібних треба відмітити, що для диких копитних заповідника дуже небезпечним є «зимові повені», тобто скид великої кількості води Середньодніпровської ГЕС на заплаву взимку. Також вагомим фактором чисельності оленя на території заповідника є хижацтво здичавілих собак. На оленят може полювати лисиця.

Миша хатня *Mus musculus* (Linnaeus, 1758) — синантропний вид родини Мишеві. Мишу хатню вважають мешканцем території України з часів пізнього плейстоцену [Dulitsky 2001].

Миша хатня занесена до списку ссавців заповідника з першого обліку. До 2008 року облік дрібних ссавців цієї території проводився за допомогою пасток Геро [Antonets 2008, 2014, 2016]. За даними досліджень цього періоду показники чисельності виду були завжди невеликими і складали 0,16 особин на 100 п./діб. Наведені дані усереднюють показники, отримані на постійних облікових лініях, що знаходились в штучних дібровах, насаджених сосни, в піщаному степу і заплавної екосистемі. В останні роки у заповіднику облік мікромамалій здійснюється за аналізом вмісту pelletок хижих птахів (сови вухатої *Asio otis* (Linnaeus, 1758)), який є гуманним і не менш презентативним [Zaitseva & Drebet 2007; Polishchuk 2009; Zaika 2009b]. За його даними чисельність миші хатньої в екосистемах заповідника не велика і складає 0,8 % від угруповання дрібних ссавців.

Пацюк мандрівний *Rattus norvegicus* (Berkenhout, 1769) — вид євритопний з родини Мишеві. Пацюк мандрівний опинився в Європі з розвитком торгових шляхів [Zagorodniuk 2006]. У огляді М. Г. Милютіна [Myliutin 1930] згадується «пацюк, або сіра крися» з назвою *Epimys norvegicus* Erxleben як «дуже розповсюджена» по всій «Дніпропетровській окрузі». На території заповідника присутність пацюка зафіксована в перших описах фауни⁶. При обліках мікромамалій на облікових смугах показники виду коливались від 0 до 0,08 п./діб. В pelletках хижих птахів знаходили кістки молодих пацюків у 2019 році. Нори пацюка зустрічаються на узбережжі Дніпра біля наукового стаціонару заповідника, де пацюки перебувають влітку. Восени вони переходять до побутових будівельних споруд дачних кооперативів, що межують із заповідником, тобто формують сезонно екзантропну екологічну расу. Аборигенного виду *Rattus rattus* під час існування заповідника виявлено не було.

Куниця кам'яна *Martes foina* (Erxleben, 1777) — євритопний вид із родини Мустелові. Занесена до третього додатку Бернської конвенції. У Дніпропетровській області зустрічається переважно у правобережній частині, на лівобережжі — по долинах річок [Mikheev 2003; Bulakhov & Pakhomov 2006]. Кам'яна куниця перебуває на території заповідника весь час його існування. Екскременти куниці, а також її сліди, зустрічаються на дослідженій території досить часто, кожного року реєструються візуальні спостереження куниці співробітниками заповідника. Її чисельність обраховують за даними маршрутних обліків слідів зимою, але метод є неточним, тому що існує велика вірогідність урахування відбитків іншого виду — куниці лісової *Martes martes* Linnaeus, 1758, що теж мешкає на території заповідника. Показники чисельності куниці кам'яної у 2019 році в заповіднику — 12 тварини на 1000 га.⁷

⁶ Літопис природи природного заповідника «Дніпровсько-Орільський», 1992, Том 1: 1–139.

⁷ Літопис природи природного заповідника «Дніпровсько-Орільський», 2020, Том 30: 1–324



Рис 4. Нетопир білосмугий зареєстрований на території заповідника Дмитром Ганжою у 2017 році.

Fig. 4. Blyth's pipistrelle was recorded in the territory of the reserve by Dmytro Ganzha in 2017.

Нетопир білосмугий *Pipistrellus lepidus* (Blyth, 1845) — синантроп родини Лиликові. Вид з'явився у складі фауни України самостійно шляхом інвазії в нові для себе природні зони. Він тяжіє до неприродних або трансформованих місцезнаходжень, тобто колонії його розташовуються в щілинах, затишних закутках старих будівель. Перша знахідка кажана цього виду на території заповідника зафіксована навесні 2016 р. (рис. 4). У серпні 2020 р. мертва особина нетопира білосмугого знайдена на зовнішньому підвіконні другого поверху адміністративної будівлі заповідника. Ще одну особину цього виду було знайдено в калюжі на дорозі біля лабораторного корпусу заповідника в грудні 2021 р. Про знахідки колоній нетопира в господарських будівлях дачного кооперативу, який знаходиться в охоронній зоні заповідника, повідомляє місцеве населення.

Пергач пізній *Eptesicus serotinus* (Schreber, 1774) — синантроп родини Лиликові, під час денного сну ховається на горищах чи під карнизами будівель людини. Територію заповідника використовує як місце полювання. Перша знахідка пергача пізнього відбулася у березні 2013 року в заплавної частині заповідника. Згідно з даними М. Г. Милютіна [Myliutin 1930] вид вже був присутній у фауні області в 1928 році.

Обговорення результатів

Відсоток чужорідних видів теріофауни на території України підвищується від малих відсотків на Поліссі і в Карпатах до 30–40 % на півдні України [Zagorodniuk 2006]. Територія досліджень знаходиться в центральній частині України. Вищеперелічені чужорідні види складають 18 % списку теріофауни природного заповідника «Дніпровсько-Орільський». Однак на дослідженій території перебувають і види-пульсовики, які час від часу суттєво скорочують свої ареали в межах регіону [Volokh 2004].

Пульсації з часом стають потужнішими, і види вселяються у нові для них природні зони [Zagorodniuk 2006], що наближає їх до інтродуцентів. Це — сарна європейська *Capreolus capreolus* (Linnaeus, 1758), лось європейський *Alces alces* (Linnaeus, 1758), видра річкова *Lutra lutra* (Linnaeus, 1758), борсук *Meles meles* (Linnaeus, 1758) і свиня лісова *Sus scrofa* (Linnaeus, 1758). Якщо до списку чужорідних видів цієї території додати пульсовиків, то разом вони складають 30 % списку ссавців території заповідника.

Види-пульсовики території природного заповідника «Дніпровсько-Орільський»

Лось європейський *Alces alces* (Linnaeus, 1758) — з'явився на території Дніпропетровської області у другій половині XX сторіччя в наслідок інвазійного процесу. З 1970 року лось оселився фактично в усіх лісових масивах України, де були природні або штучні соснові насадження [Zagorodniuk 2006]. За даними опитування місцевого населення, під час утворення заповідника лось був звичайний на цій території і, згідно з Літописом природи, на території заповідника до 2008 року його спостерігали постійно. Лосів відмічали, зокрема, в очеретяних заростях заплави р. Дніпро, на піщаному степу і в молодому сосновому лісі.

Великі лісові пожежі на території заповідника (1997 та 2004 роки) призводили до зменшення чисельності лосів. Забудова навколишніх земель дачними кооперативами і, як наслі-

док, потужний антропогенний тиск на відносно невелику територію заповідника призвели до того, що останні 15 років лось не перебуває на території заповідника постійно, а лише використовує її як транзитну.

За останні 15 років ознаки присутності лося спостерігали у 2019 і 2020 роках. У 2019 році на аренній частині заповідника знайдено слід самки лося. Того ж року співробітники відділу охорони заповідника бачили сліди харчової активності лося у вигляді стриженої чагарникової рослинності на висоті біля 1,5 м. В березні 2020 року молодого самця з рогами бачили в південно-західній частині заповідника (квадрат 59, див. рис. 1). Інших свіжих слідів життєдіяльності лося на території знайдено не було.

Зараз спостерігається тенденція скорочення південної частини ареалу цього виду. Причиною дослідники вважають підвищення рівня незаконного полювання та зміни клімату [Horban 2002; Zagorodniuk 2006; Kovalchuk 2010; Melnyk *et al.* 2021]. На нашій території, як причину зменшення присутності лося, можна назвати значне скорочення площі сосняку, що виконує захисні функції для лосів та є їх незмінним кормовим біотопом.

Сарна європейська *Capreolus capreolus* (Linnaeus, 1758) чисельна на території заповідника, де мешкає в листяних і змішаних лісах, на узліссі, в заплавах екосистемах, в відкритих місцевостях по чагарниках. Візуальні спостереження сарни відбуваються при кожному польовому виході співробітників. Підрахунки чисельності ведуться за допомогою зимових маршрутних обліків. Лежанки сарни здебільшого можна спостерігати у лісі і заплавах луків.

При першому описі території заповідника у 1991 році методом прогону встановлена чисельність — 80 особин. Зафіксовано переважання самок до самців 2:1, 9,4 % голів в популяції — цьогорічки. Частіше за все зустрічаються поодинокі особини та групи з двох–трьох особин, однак групи з 7–8 особин теж не рідкість. Середньорічний коефіцієнт стадності — 1,89. В літній час сарну приваблюють багаті у кормовому відношенні луки, взимку — штучні листяні насадження і прибережні вербняки. На даний час чисельність сарни на території заповідника тримається близько 200 особин. Елімінуючим фактором для сарни в умовах заповідника є здичавілі собаки.

Борсук європейський *Meles meles* (Linnaeus 1758) як представник фауни Дніпропетровської області відмічений під час експедиції Харківського товариства дослідників природи в 1928 році [Milyutin 1930]. Завдяки наявності багатой кормової бази на території заповідника борсук не створює великих індивідуальних ділянок, а будує поселення, де поряд спостерігається одразу декілька нір. У 1991 році було зафіксовано п'ять поселень. На даний час відомі 8 місць розташування нір (поодиноких та численних) на території заповідника.

Пробудження борсуків від сплячки та перші сліди на лісових дорогах спостерігаються зазвичай у третій декаді березня. Іноді, у відлиги, можна зафіксувати виходи борсуків з нір у грудні і січні. Влітку борсук долає великі для нього (4 км) відстані. Його присутність відмічають на прилеглих ділянках городів дачних поселень, де борсуки приваблюють плоди сливи та кукурудза. З середини серпня борсуки починають носити в нори траву і сухе листя і залягають в сплячку на початку листопада.

Свиня лісова *Sus scrofa* (Linnaeus, 1758), за даними авторів першого Літопису природи (1991 р.), при утворенні заповідника складала популяцію в 25 особин, в перерахунку — 7 ос. на 1000 га. Тоді ж був зафіксований факт спостереження двох поросят плямистого забарвлення. Режим заповідання території сприяв збільшенню чисельності свині до показників 55 ос. на 1000 га у 2015 р. В популяції відношення дорослих самців, самок, підсвинків та поросят цьогорічок складає, приблизно, 1:1:1:5,5. У выводку в середньому 5 поросят.⁸

Різне зниження чисельності свині було обумовлено епідемією класичної чуми свиней (*Pestis suum*), яка панувала у Дніпропетровській області у 2018 р. (летальність 80–100 %). Завдяки високій міграційній здатності та плодючості виду з 2018 по 2022 рр. популяція свині лісової на території заповідника чисельно відновилася. Відмінністю її стала наявність великої

⁸ Літопис природи природного заповідника «Дніпровсько-Орільський», 1992, Том 1: 1–139.

кількості молодих особин і відсутність надто великих сікачів, яких науковці заповідника могли спостерігати до 2018 р. (до 250 кг).

Присутність свині виявити не важко: тварина влаштовує купалки, залишає за собою пориї та характерні сліди копит на ґрунті. Внаслідок риючої діяльності свині (в періоди її звичайної чисельності) ґрунт в діброві зовнішнім виглядом нагадує зоране поле (рис. 5, *a*). Існують окремі чесальні дерева (великі сосни), які свині використовують підряд багато років, як засіб позбавлення від екзопаразитів. У період, що передує гону та під час нього, такі дерева використовуються активніше. Улюблені місцеперебування свиней — болота, заплави річок і озера з топкими мулистими берегами. В чагарнику й очереті у місцях проходу свиней залишаються постійні биті стежини. Також біля водойм можна побачити акуратно влаштовані місця купання свиней (рис. 5, *b*), а на заплавах луках з високим травостоєм — «гайна». В зимовий час найулюбленіші місця перебування — зарості очерету по узбережжях замерзлих водойм, захищені сосняки.

Самки свині лісової з цьогорічними поросятами тримаються разом, дорослі самці приєднуються до стада під час гону. Свині (як і сарни) постійно мешкають на цій території і не мають виражених сезонних міграцій. Цим видам характерні нерегулярні міграції (кочівлі), які не мають чітко визначеної періодизації та напрямку переміщення і пов'язані з пошуком їжі та статевою поведінкою під час гону. Прикладом може бути міграція під час «зимової повені», тобто скиду великої кількості води Середньодніпровською ГЕС на заплаву взимку. Шар води вкриває узбережжя водойм та боліт і швидко замерзає, через що свині не можуть користуватися запасом підземних частин водно-болотних рослин для харчування. Звірі бідують через втрату кормової бази та на деякий час залишають заплавні угіддя.

Чисельність свині визначається по показниках їх слідової активності під час зимового маршрутного обліку.



Рис. 5. Сліди перебування кабанів як приклад їхньої середовищетвірної діяльності: пориї (*a*) та купалка (*b*).

Fig. 5. Traces of wild boars as an example of their habitat-forming activities: rooting (*a*) and wallowing (*b*).

Свою кормодобувну активність свиня впливає на рослинний світ заповідника. При підвищенні щільності населення (40–45 ос. на 1000 га), свиня лісова руйнує верхній шар ґрунтового покриву лісових біоценозів, тим самим чинить істотний вплив на угруповання ефемероїдів (головним чином на проліску дволисту — *Scilla bifolia* L.). У 2001–2002 рр. встановлене винищення свинею популяції тюльпана дібровного (*Tulipa quercetorum* Klok. Et Zoz), виду, що занесений до Червоної книги України, а також значне (75–95 %) вилучення поширених видів ефемероїдів: проліски дволистої, рясту порожнистого (*Coridalis cava* L.), анемони жовтецевої (*Anemona ranunculoides* L.) та чистяка весняного (*Ficaria verna* L.). Однак, свиня майже не використовує у харчуванні шафран сітчастий (*Crocus reticulatus* Stew.), залишаючи його рослини на ґрунтових пориях⁹.

Невеликі за площею степові діброви в умовах географічної невідповідності лісу у степу [Belgarde 1958] вразливі до впливу диких копитних тварин. Свиня лісова ушкоджує молоді дерева дубу звичайного у віці 10–15 років, обкушуючи верхівки. Крім того, вона використовує в харчуванні корені дубу *Quercus robur* L., в'язу *Ulmus laevis* Pall., бруслини європейської *Euonymus europaea* L. і бородавчатої *Euonymus verrucosa* Scop., жостеру проносного *Rhamnus catartica* L., клену польового *Acer campestre* L. і татарського *Acer tataricum* L., ліщини *Corylus avellana* L., шипшин *Rosa canina* L. та *R. corymbifera* Borkh., чим вносить зміни у процес відновлення в заплавах заповідника, проріджуючи підріст. Про те, що риюча діяльність кабанів негативно впливає на відновлення рідкісних рослин у степовій зоні України, вказував і А.М. Волох [Volokh 2013].

Видра річкова *Lutra lutra* (Linnaeus, 1758). Те, що вона є у цьому регіоні, вперше повідомив Барабаш-Никифоров [Barabash-Nikiforov 1928]: одну особину вполювали у Петриківському районі у 1912 р. Разом з тим М. Милютін писав [Myliutin 1930], що пошуки видри на Дніпропетровщині у першій половині ХХ ст. не дали результату. В останні десятиріччя видра настільки рідкісна, що її вважають зникаючим видом [Bulakhov & Pakhomov 2006]. Причинами називають збіднення кормових ресурсів, осушення, обміління та висихання річок, техногенне забруднення водойм, браконьєрство.

У 1991 р. на території заповідника зареєстровано сліди двох особин. Впродовж наступного періоду виявлено дві ділянки, де видри більш-менш постійно проживають¹⁰. Один з них охоплює західну частину узбережжя р. Дніпро та внутрішніх водойм західної частини заповідника (озера Мала Хатка та Сокилки) та острів Корчуватий. Цей острів розташований навпроти заповідника біля правого берега р. Дніпро і знаходиться під значним антропогенним впливом. На ньому розташований ставок-відстійник стічних вод Дніпровського металургійного комбінату. Сліди відмічені як на узбережжі острова, так і на грязьових відмілинах ставка-відстійника. Друга ділянка проживання видри знаходиться на декілька кілометрів нижче за течією — в середній частині заповідника на озерах Горбове та Жовтеньке.

Існує думка, що видра частіше населяє прибережну смугу глибоких великих річок [Abelentsev 1968], що пов'язано з кращим доступом до води взимку, у заповіднику її нори та сліди переміщення видри по снігу (відбитки лап і слідових доріжок після ковзання) можна побачити і на внутрішніх водоймах.

Адвентивні види, що ще можуть бути виявлені у заповіднику

Окрім видів, вже зареєстрованих у заповіднику, є й такі, що мають статус адвентивних в Україні, і з великою імовірністю можуть з'явитися на території заповідника у майбутньому. Вимоги деяких видів, а саме візона річкового *Neogale vison* (Schreber, 1777) і шакала *Canis aureus* (Linnaeus, 1758) [Zagorodniuk 2014; Nakonechnyi et al. 2019], до ландшафтного і рослинного різноманіття співпадають з умовами навколишнього середовища території заповідника. Тобто, можна очікувати, що ознаки присутності названих видів з високою імовірністю можуть бути зареєстровані на території заповідника у найближчому майбутньому.

⁹ Літопис природи природного заповідника «Дніпровсько-Орільський», 2002, Том 12: 1–146.

¹⁰ Літопис природи природного заповідника «Дніпровсько-Орільський», 1992, Том 1: 1–139.

Нутрію болотяну *Myocastor coypus* (Molina, 1782) спостерігав восени 2022 року науковий співробітник заповідника О. О. Христов на березі Дніпра нижче за течією за 11 км від території заповідника (усне повідомлення). Вона, як відомо, належить до видів, що формують локальні тимчасові популяції у багатьох районах України, які не є стабільними і фактично підтримуються лише за рахунок втеч з культури [Zagorodniuk 2012].

Візон річковий (норка американська) — напівводний ссавець, місцеві популяції якого сформувалися в наслідок точкових інтродукцій та втечі з культури. У другій половині XX ст., з 1970–1980 років, цей вид хижих реєструють в багатьох регіонах країни [Panov 2002; Volokh 2004a; Zagorodniuk 2006, 2023].

Шакал золотавий (азійський) — пластичний всеїдний вид, який проник на територію нашої держави з двох напрямків — з Кавказу через Керченську протоку та з Балкан через Румунію — в останні десятиріччя і активно розповсюджується територією нашої країни. Зараз експансія цього виду має небачені розміри, оскільки шакалів уже добували у Австрії, Німеччині, Польщі, Словаччині, Латвії, Білорусії, а також у багатьох областях України (Донецька, Луганська, Одеська, Миколаївська, Запорізька, Закарпатська, Херсонська та Полтавська) [Volokh 2004b; Redinov 2015]. Поблизу межі між Запорізькою і Дніпропетровською областями шакал зареєстрований ще 2008 року [Volokh & Shestopal 2011; Zagorodniuk 2014]. В місцевій пресі повідомлялось про появу шакалів восени 2018 року на кордоні Дніпропетровської та Запорізької областей, у Томаківському районі.¹¹

На даний час територія України зазнає потужного антропогенного тиску, який створює реальну загрозу існуванню сучасних екосистем. Вплив війни у вигляді руйнування великої частини країни, її біогеоценозів, територій заповідного фонду може призвести до непередбачуваних наслідків у майбутньому [Zagorodniuk 2022; Lazarev 2023]. Інша частина території України, яка не знаходиться безпосередньо під окупацією, теж зазнає значних порушень природних комплексів внаслідок високої гемеробності. Існує велика вірогідність вимирання видів та суттєвих змін видового складу живих організмів у недалекому майбутньому.

При спробі передбачення змін і моделюванні біорізноманіття майбутнього треба враховувати, що здатність тварин адаптуватися до нових ніш є одним з визначних факторів формування біорізноманіття. З іншого боку, інтродукція чужорідних рослин і тварин у нові регіони викликає велике занепокоєння біологів, оскільки чужорідні види порушують екосистеми та прямо чи опосередковано призводять до зникнення місцевих видів. Кожний інтродуцент забирає у аборигенів частку ресурсів, як просторових, так і трофічних [Zagorodniuk 2006]. Вплив може відбуватися і на таксономічно близькі групи організмів, і на віддалені. Наприклад, єнот уссурійський суттєво впливає на структуру угруповань усіх хижих та стан їхньої кормової бази [Rozhenko 2006; Zagorodniuk 2006]; свиня лісова своєю кормодобувною діяльністю винищує рідкісні степові види рослин. Про загрози, що несе інвазія свині лісової для аборигенних видів, повідомляють і інші автори [Hadjisterkotis 2000].

Окремо треба зазначити вплив пса свійського *Canis familiaris* (Linnaeus, 1758) на екосистеми заповідника. Пес свійський відноситься до адвентивної частини угруповання, але формально не включений до таких переліків [Zagorodniuk 2006]. Здичавілі собаки оселяються в норах лисиць, збиваються в зграї і полюють на молодих сарн, оленів, зайців тощо. Такі зграї являють собою небезпеку і для персоналу заповідника, тому що собака, на відміну від дикої тварини, не боїться людини і може бути агресивним.

Вселенці приходять разом з антропогенним впливом. Біотопи, які формуються в населених пунктах, містах, на узбіччях доріг тощо, де відсутня конкуренція з боку місцевих видів, є сприятливим середовищем проживання багатьох чужорідних видів [Jones & Safi 2011]. Разом з антропогенним перетворенням середовища змінюється і його стабільність, що є визначальними факторами видового складу біоти. Здатність ссавців до розвитку різноманітних адаптацій дозволяє їм формувати динамічні популяційні групи з високим рівнем участі в структурі

¹¹ Публікація в електронній газеті «Рудана» статті мисливствознавця О. Олійника «Мисливці виявили в Дніпропетровській області шакалів» 25.10.2019. <https://u.to/yOIsIA>

біотичних угруповань і загалом у життєдіяльності екосистем, до складу яких вони увійшли [Zagorodniuk 2023]. Головним засобом для комплексного вирішення важливих екологічних проблем, таких як збереження біорізноманіття, відновлення та підтримка екологічного балансу в умовах техногенного забруднення наразі вважається заповідна справа. Підтримка заповідання, розширення існуючих територій природно-заповідного фонду є пріоритетним завданням при урахуванні важливості збереження біорізноманіття для можливості отримання екосистемних послуг людиною в майбутньому.

Визнання та подяки

Автори висловлюють подяку Ігорю Загороднюку за ідею написання цієї роботи і інтелектуальну підтримку при редагуванні рукопису. В різний час на території заповідника теріологічними дослідженнями, результати яких фіксували у Літописі природи, окрім авторів цієї роботи займалися В. Л. Булахов, П. Т. Чегорка, Н. В. Антонєць. Дослідження проведено в рамках планової теми «Вивчення біорізноманіття, структури і динаміки природних комплексів Дніпровсько-Орільського природного заповідника».

References

- Abelentsev, V. I. 1968. *Mustelids*. Naukova dumka, Kyiv, 1–280. (Series: Fauna of Ukraine; Vol. 1 (Mammals), Iss. 3). [In Ukrainian] <https://shorturl.at/ciJU9>
- Antonets, N. V. 2008. Influence of human factor on fauna small mammals in the Dnipro-Oril reserve, Ukraine. *Bulletin of Zaporizhzhia National University. Biological sciences*, No. 1: 24–29. [In Russian] <https://shorturl.at/bizJT>
- Antonets, N. 2012. The problem species of mouse-like rodents in the Dnipro-Orilsky Nature Reserve. *Proceedings of the Theriological School*, 11: 50–57. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Antonets, N. V. 2014. Taxonomic richness of mammals in the Dnipro-Orel Natural Reserve. *Proceedings of the Theriological School*, 12: 17–21. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Antonets, N. V. 2016. Insectivorous micromammals of the Dnipro-Orel Nature Reserve. In: *Actual Problems of Biological Science: II International Conference: Collection of articles*. Mykola Gogol State University, Nizhyn, 136–140. [In Russian] <https://shorturl.at/egnyH>
- Barabash-Nikiforov, I. I. 1928. *Sketch of the Fauna of the Steppe Dnipro Region (former Ekaterinoslav Province)*. State Publishing House of Ukraine, Dnipropetrovsk, 1–138. [In Ukrainian] <https://shorturl.at/bcr28>
- Belgarde, A. L. 1958. On the geographical and ecological correspondence of the forest to habitat conditions. *Higher school reports*, No. 2: 24–34. [In Russian]
- Bulakhov, V. L., A. E. Pakhomov. 2006. *Biological Diversity of Ukraine. The Dnipropetrovsk Region. Mammals (Mammalia)*. Dnipropetrovsk University Press, Dnipropetrovsk, 1–356. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Ceballos, G., A. García, P. R. Ehrlich. 2010. The sixth extinction crisis. Loss of animal populations and species. *Journal of Cosmology*, 8: 1821–1831. <https://shorturl.at/buH24>
- Clout, M., S. Lowe. 1997. Biodiversity loss due to biological invasion: Prevention and cure. In: C. D. A. Rubec, G. O. Lee (comp.). *Conserving Vitality and Diversity. Proceedings of the World Conservation Congress Workshop on Alien Species*. Canadian Wildlife Service, Ottawa, 29–40.
- Dirzo, R., G. Ceballos, P. R. Ehrlich. 2022. Circling the drain: the extinction crisis and the future of humanity. *Philosophical transactions of the royal society B: Biological Sciences*, 377: 20210378. [CrossRef](#)
- Dulitsky, A. I. 2001. *Mammals of the Crimea*. Krymchpedgiz, Simferopol, 1–224. [In Russian]
- Hadjisterkotis, E. 2000. The introduction of wild boar *Sus scrofa* in Cyprus: an alien species in a highly endemic area. *Biogeographia dell' Anatolia*, 20: 625–646. [CrossRef](#)
- Hadjisterkotis, E. 2008. *Review of biodiversity research results from Cyprus that directly contribute to the sustainable use of biodiversity in Europe*. Research Center — Intercollege, Lefkosa, Cyprus, 29. <https://shorturl.at/syAG6>
- Horban, I. 2002. The importance of the Upper Pripyat Valley for the conservation of vertebrate populations. *Visnyk of the Lviv University. Series Biology*, 31: 116–125. [In Ukrainian]
- Hristov, O., G. Zadorozhna, M. Trifanova, O. Ponomarenko. 2021. Characteristics of the ecological role of underpasses for animals on the H-31 rout in the Dnipropetrovsk region. *Notes in Current Biology*, 1 (1): 64–74. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Jones, K. E., K. Safi. 2011. Ecology and evolution of mammalian biodiversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society. B. Biol. Sci.*, 366 (1577): 2451–2461. [CrossRef](#)
- Keesstra, S., G. Mol, J. De Leeuw, J. Okx, C. Molenaar, S. M. De Cleen, S. Visser. 2018. Soil-related sustainable development goals: four concepts to make land degradation neutrality and restoration work. *Land*, 7 (4): 133. [CrossRef](#)
- Kovalchuk, O. 2010. The elk (*Alces alces* L.) as a part of former and modern fauna of the Sumy region: changes of number and its causes. *Proceedings of the Theriological School*, 10: 128–134. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Lazarev, D. 2023. Alien mammal species in floodplain habitats of the Siverskyi Donets basin (Ukraine). *Theriologia Ukrainica*, 25: 15–33. [CrossRef](#)
- Mcneely, J., W. Strahm. 1997. IUCN and invasive species: a framework for action. In: C. D. A. Rubec, G. O. Lee (compiler). *Conserving Vitality and Diversity*. Proceedings of the Workshop on Alien Invasive Species. Canadian Wildlife Service, Environment Canada, Ottawa, 3–9.
- Melnyk, A. V., O. V. Tovstukha, T. I. Melnyk, E. O. Kremenetska, S. S. Trotska. 2021. Dynamics of ungulates in terms of modern anthropogenic load under the forestry facts Sumy region. *Bulletin of Sumy NAU. Series: Agronomy and Biology*, 4 (46): 42–48. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Mikheev, A. V. 2003. Some features of stone marten (*Martes foina*) ecology in anthropogenic landscape. Biodiversity and Role of Zoocenosis in Natural and Anthropogenic Ecosystems: Extended Abstracts of the Second International Conference. Dnipropetrovsk Univ., Dnipropetrovsk, 230–231. [In Russian] <https://shorturl.at/cgrRT>
- Myliutin, M. G. 1930. Materials to the fauna Mammalia of the Dnipropetrovsk district. *Notes of the Research Department of Zoology*, 2: 77–111. (Series: Proceedings of the Kharkiv Society of Natural History Researchers; Vol. 55). [In Ukrainian]
- Nakonechnyi, I. V., L. V. Perotska, I. V. Pyvovarova, V. A. Chorny. 2019. Ecological and epizootic roles of Golden jackal, genus *Canis aureus* in the Northwest of Black Sea

- coast. *Scientific Messenger LNUVMB. Series: Veterinary sciences*, **21** (94): 37–43. [CrossRef](#)
- Panov, G. Dynamics of ranges and of abundances of semiaquatic fur-bearing mammals in Ukraine during second part of the 20th century. *Visnyk of Lviv University. Biology Series*, **30**: 119–132. <https://shorturl.at/hpqHZ>
- Polischuk, I. K. 2009. *Experience in Estimating the Population of Small Mammals of the Askania Nova Biosphere Reserve by the Pellet Method*. Askania Nova Biosphere Reserve, Askania Nova, 1–54. [In Ukrainian] <https://shorturl.at/aEHJU>
- Redinov, K. 2015. Emergence of a new golden jackal (*Canis aureus*) population in the south of the Mykolaiv Oblast. *Proceedings of the Theriological School*, **13**: 68–71. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Rozhenko, N. Feeding of some carnivorous mammals in anthropogenic landscape of the Black Sea region. *Proceedings of Theriological School*, **8**: 191–200. [In Ukrainian] <https://u.to/3eIsIA>
- Tatarynov, K. A. 1952. Muskrat in the upper reaches of the Dniester and prospects for its use. *Scientific Notes of the Natural History Museum*, **2**: 7–44. [In Ukrainian] https://u.to/5_IsIA
- Volokh, A. 2004a. Distribution and amount of the European mink (*Mustela lutreola* L., 1766) in Ukraine. *Visnyk of Lviv. Biology series*, **38**: 118–128. [In Ukrainian] <https://u.to/1OIsIA>
- Volokh, A. M. 2004b. The significance of biogeographic islands in the formation of large mammal populations and range boundary fluctuations. *Scientific Notes of Tauride National University. Series biology, chemistry*, **17** (56, 2): 12–22. [In Ukrainian]
- Volokh, A. M., M. I. Shestopal. 2011. Detection of a Golden Jackal, *Canis aureus* (Mammalia, Carnivora), in the Lower Dnipro. *Vestnik zoologii*, **45** (5): 456. [In Russian]
- Volokh, A. M. 2013. Signal trees as a component of wild boar information fields in Ukraine. In: A. A. Nikolskiy, V. V. Rozhnov. *Biological Signaling Field of Mammals*, Moskva, 76–48. [In Russian]
- Warren, R., J. Van Der Wal, J. Price, J. A. Welbergen, I. Atkinson, [et al.]. 2013. Quantifying the benefit of early climate change mitigation in avoiding biodiversity loss. *Nature Climate Change*, **3**: 678–682. [CrossRef](#)
- Yatsyuk, E. O. 2008. Small mammal's fauna of elevated oak forest of National park "Gomilshanski lisy" according to data on Tawny owl pellets analysing. *The Journal of V. N. Karazin Kharkiv National University. Series Biology*, **7** (814): 132–139. [In Ukrainian] <https://shorturl.at/kqHX3>
- Zadorozhna, G., D. Ganzha. 2020. On the bat fauna of the Dnipro-Orilskiy Nature Reserve. *Novitates Theriologicae*, **11**: 55–60. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Zagorodniuk, I. 1996. Natural history of the Black Rat (*Rattus rattus*) in Ukraine. *Urbanized Environment: Nature Protection and Public Health*. Kyiv, 228–231. [In Ukrainian] <https://shorturl.at/aprCO>
- Zagorodniuk, I., T. Postawa, B. Woloszyn. 1999. *A Field Key to Bats from the Underground Roosts of Eastern Europe*. Krakow, Kyiv, 1–43. [In Ukrainian] <https://shorturl.at/kBOW2>
- Zagorodniuk, I. V. 2002. Field key to small mammals of Ukraine. National Museum of Natural History, Kyiv, 1–60. (Series: Proceedings of the Theriological School; Vol. 5). [In Ukrainian] <https://shorturl.at/blqw6>
- Zagorodniuk I. 2006. Adventive mammal fauna of Ukraine and a significance of invasions in historical changes of fauna and communities. *Proceedings of Theriological School*, **8**: 18–47. [In Ukrainian] <https://shorturl.at/iotCV>
- Zagorodniuk, I. V., I. G. Emelyanov. 2012. Taxonomy and nomenclature of mammals of Ukraine. *Proceedings of the National Museum of Natural History*, **10**: 5–30. [In Ukrainian] <https://shorturl.at/oFJPQ>
- Zagorodniuk, I. 2012. Distant diagnostics of large-size semiaquatic mammals of Ukraine. *Proceedings of 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. [CrossRef](#)
- Zagorodniuk, I., S. Kharchuk. 2020. List of mammals of Ukraine 2020: additions and clarifications. *Theriologia Ukrainica*, **20**: 10–28. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Zagorodniuk, I., I. Dyky. 2012. Hunting mammal fauna of Ukraine: species list and vernacular names. *Visnyk of Lviv University. Biological series*, **58**: 21–44. [In Ukrainian] <https://shorturl.at/uFJMO>
- Zagorodniuk, I. V. 2023. *Terrestrial Vertebrates of Ukraine: Adventive Component*. NAS of Ukraine, National Museum of Natural History, Kyiv, 1–62. [In Ukrainian] <https://shorturl.at/vzDQZ>
- Zaika, S. V. 2009a. A role of the pellet method in faunistic and ecological researches of small mammals. *Proceedings of the National Museum of Natural History*, **6–7**: 214–222. [In Ukrainian] <https://shorturl.at/JXZ25>
- Zaika, S. 2009b. Small mammals' community in the South-East of Ukraine: analysis of Long-eared Owl (*Asio otus*) pellets. *Biodiversity and role of animals in ecosystems. 'Zoocenosis 2009'*: Proceedings of the V International Conference. Dnipropetrovsk Univ. Press, Dnipropetrovsk, 332–334. <https://shorturl.at/ixALZ>
- Zaytseva, H., M. Drebet. 2007. The role of small mammals in the diet of long-eared (*Asio otus* L.) on the territory of Eastern Podillia. *Proceedings of the State Natural History Museum (Lviv)*, **23**: 205–214. [In Ukrainian] <https://shorturl.at/puR36>



RODENTS OF THE FAMILY MURIDAE OF TERNOPIL REGION (UKRAINE): SPECIES COMPOSITION, DISTRIBUTION, AND ECOLOGY

Liubov Shevchyk¹ , Inna Grod¹ , Halyna Holiney¹ , Nataliia Kravets² 

Keywords

Muridae, species composition, distribution, ecological features, fauna of Podillia.

doi

<http://doi.org/10.53452/TU2605>

Article info

submitted 12.10.2023

revised 22.12.2023

accepted 30.12.2023

Language

Ukrainian, English summary

Affiliation

¹Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University (Ternopil, Ukraine)

²I. Horbachevsky Ternopil National Medical University (Ternopil, Ukraine)

Correspondence

Liubov Shevchyk; Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University; 2 Maxyma Kryvonosa Street, Ternopil, 46000 Ukraine; Email: shevchyklubov45@gmail.com
orcid: 0000-0003-0755-2193

Abstract

The article is devoted to the ecological and faunal analysis of the family Muridae of Ternopil Region, namely, the study of species composition, relative abundance, landscape distribution, and habitat preferences of the representatives of this group. The species composition of the mammal fauna of all six landscape areas was analysed and the habitat preferences of rodents were determined. The materials were collected during 2017–2020, and 7350 trap-days were processed and 206 specimens of rodents were trapped, representing 7 species. The richest, in terms of genus and species composition, is the tribe Apodemurini, represented by the genera *Apodemus* (1 species), *Micromys* (1), and *Sylvaemus* (3). The tribe Murini is less rich and is represented by two species of two genera, *Mus* (1) and *Rattus* (1). The most abundant and widespread species of the first tribe is the yellow-necked wood mouse (*Sylvaemus tauricus*), the others are common species (*Apodemus agrarius*, *S. uralensis*, *S. sylvaticus*, and *Micromys minutus*). The second group includes two alien species that have the status of abundant, particularly in synanthropic habitats: the house mouse (*Mus musculus*) and the brown rat (*Rattus norvegicus*). The geographical ranges of the identified species are characterised. The described species are common in their natural zones and habitat types. The differentiation of representatives of the genus *Sylvaemus* (*S. tauricus*, *S. uralensis*, and *S. sylvaticus*) according to their habitat preferences in different types of forest biocenoses was confirmed. The alien species *Mus musculus* and *Rattus norvegicus*, preferring urban areas, form exantropic colonies in summer. Ruderal habitats are attractive for *Apodemus agrarius* and *Micromys minutus*. The natural habitats of mouse-like rodents in the region are quite heterogeneous, although they are represented by one ecological group, which the authors designate as ‘terrestrial-burrowing’ animals. Distribution maps of each species of the family Muridae in Ternopil Region are presented. The distribution cadastres were compiled on the basis of spring and summer surveys of typical habitats of mouse-like rodents in six landscape areas of Ternopil Region. Only the locations of exantropic settlements in the region were included in the *Mus musculus* and *Rattus norvegicus* cadastres.

Cite as

Shevchyk, L., I. Grod, H. Holiney, N. Kravets. 2023. Rodents of the family Muridae of Ternopil Region (Ukraine): species composition, distribution, and ecology. *Theriologia Ukrainica*, 26: 43–53. [In Ukrainian, with English summary]

Гризуні родини мишеві (Muridae) Тернопілля (Україна): видовий склад, поширення та екологія

Любов Шевчик, Інна Грод, Галина Голіней, Наталія Кравець

Резюме. Статтю присвячено екологічному і фауністичному аналізу родини мишеві (Muridae) Тернопілля, а саме встановленню видового складу, відносної чисельності, вивченню ландшафтного розподілу, біотопної приуроченості природних оселищ представників цієї групи. Проаналізовано видовий склад теріофауни усіх шести ландшафтних районів та визначено біотопні переваги гризунів. Матеріали зібрано протягом 2017–2020 років, відпрацьовано 7350 пастко-діб та зловлено 206 екз. гризунів, що представляють сім видів. Найбагатшою за родовим та видовим складом є триба Apodemurini, представлена родами *Apodemus* (1 вид), *Micromys* (1), *Sylvaemus* (3). Триба Murini є менш багатогою і представлена двома видами двох родів — *Mus* (1), *Rattus* (1). Найбільш численним і поширеним видом першої триби є мишак жовтогрудий (*Sylvaemus tauricus*), інші є звичайними (*Apodemus agrarius*, *S. uralensis*, *S. sylvaticus*, *Micromys minutus*). У складі другої групи — два чужорідні види, які мають статус численних, зокрема й у синантропних місцезнаходженнях — миша хатня (*Mus musculus*) та пацюк мандрівний (*Rattus norvegicus*). Охарактеризовано географічні ареали виявлених видів. Описані види є звичайними у притаманних для них природних зонах і типах оселищ. Підтверджено диференціацію біотопної приуроченості представників роду *Sylvaemus* (*S. tauricus*, *S. uralensis*, *S. sylvaticus*) за різними типами лісових біоценозів. Чужорідні види *Mus musculus* та *Rattus norvegicus*, віддаючи перевагу селітбним ділянкам, у літні місяці формують екзантропні поселення. Рудеральні біотопи придатні для *Apodemus agrarius* та *Micromys minutus*. Природні оселища мишоподібних гризунів регіону доволі неоднорідні, хоча й репрезентовані однією екологічною групою, яку автор позначає як «наземно-рийні» тварини. Представлено мапи поширення кожного з видів родини Muridae на території Тернопілля. Кадастри розселення сформовано на основі весняно-літніх досліджень типових місць існування мишоподібних гризунів у шести ландшафтних районах Тернопілля. До кадастрів *Mus musculus* та *Rattus norvegicus* внесено тільки місця виявлення екзантропних поселень у регіоні.

Ключові слова: Muridae, видовий склад, поширення, екологічні особливості, фауна Поділля.

Вступ

Мікромамалії становлять значну частку видового різноманіття теріофауни України. Висока екологічна пластичність — характерна риса цієї групи ссавців, що забезпечує можливість їх існування у різноманітних біотопах. В той же час вони значною мірою визначають формування і розвиток природних екосистем, їхню реальну і потенційну продуктивність. Вивченню цієї групи тварин присвячено багато праць, серед яких дослідження видового складу фауни й динаміки популяцій в тих чи інших регіонах і заповідних територіях [Kondratenko & Zagorodniuk 2006; Myakushko & Stepanenko 2006; Stetsula *et al.* 2016].

Дослідженням мікромамалій в регіоні Поділля загалом і Тернопілля, зокрема, присвячено багато праць, як давніх [Tatarynov 1956, 1973; Rudyshyn 1963; Sokur 1963] так і більш пізніх [Talposh & Pyliavsky 1998; Shevchyk 1998]. Значно активізувалися дослідження за останні два десятиліття [Storozhuk 2000; Krasovska 2017; Kapelyukh *et al.* 2018; Shtyk & Mamchur 2020], чому сприяли оголошення у регіоні низки природо-заповідних територій та створення при їх адміністраціях наукових підрозділів.

Автори згаданих праць висвітлювали не лише видовий склад й біотопну приуроченість, а й результати багаторічного моніторингу чисельності мишоподібних. Серед іншого активізувалися дослідження змін фауни, як у багаторічному мірілі [Zagorodniuk & Pirkhal 2013], так і в поточному часі. Зокрема, відстежувалися експансії нових видів, у тому числі вперше описано знахідки миші курганцевої (*Mus spicilegus*) у Тернопільському Придністер'ї [Smirnov & Malyk 2011; Vikyrychak 2020]; ревізовано дані про поширення в регіоні мишака уральського (*Sylvaemus uralensis*) [Zagorodniuk 2020].

Тернопільщина — одна із найбільш освоєних сільськогосподарських областей України. Потреби оцінки ролі гризунів в житті регіону та одночасне розуміння цінності фауни у функціонуванні природних комплексів вимагають проведення досліджень видового складу, чисельності, ландшафтного та біотопного розселення цієї групи тварин.

Мета роботи — оцінка видового складу та відносної чисельності мікромамалій родини мишеві (Muridae), аналіз біотопної приуроченості видів цієї родини гризунів та особливостей їх поширення у ландшафтних районах Тернопілля.

Матеріали та методика дослідження

Матеріалом для дослідження послужили збори весняно-літнього періоду 2017–2020 років зроблені методом пастко-ліній з використанням пасток Геро, живоловок фабричного зразку та шляхом обліку видів за слідами присутності. Для цього фіксували нори та ходи у підстилці [Shkaruba *et al.* 2007]. Пастки виставляли в лінію по 25 штук з інтервалом у 5 м, у межах однорідного біотопу, з експозицією пасток 3 — 5 діб. Перевірку пасток проводили один раз на добу — вранці. Для принади використовували шматочки житнього хліба обсмаженого в олії [Zagorodniuk 2002]. За цей час відпрацьовано 7350 пастко-діб та виловлено 206 особин гризунів, що представляють сім видів родини Muridae.

Обліки фауни проводили за двома напрямками — обліки видового складу фауни та обліки чисельності. Характеризуючи види, використали 5 екологічних ознак за оригінальною системою: тип ареалу, місцезнаходження виду, відносна чисельність, екологічна група, показник ступеня біотопної приуроченості (СБП). Для встановлення показників домінування застосовували відсоткове співвідношення кількості екземплярів конкретного виду до загальної кількості облікових особин. Рівень домінування оцінювали за такими класами: фоновий — > 30 %, численний 10–30 %, звичайний — між 3–10 %, рідкісний — 1–3 %, випадковий — < 1% [Zagorodniuk 2002]. Для аналізу розподілу видів за біотопами обраховували показник ступеня біотопної приуроченості [Zagorodniuk & Naglov 2017].

Біотопний розподіл видів визначали як частку реєстрацій в певному біотопі відносно числа знахідок у всіх досліджених біотопах. Для позначення біотопів прийнято такі скорочення: широколистяний ліс — ШЛИ; хвойний ліс — ХВО; мішаний ліс — МШ; трав'яні узлісся та галявини — ТУГ; луки — ЛУК. Луки, що утворилися на рекультивованих землях ТОВ «Кар'єр Городниця» та поблизу ТОВ «Укркрейда-Органік» (заводу з переробки крейди), ідентифікували як рудеральні ділянки.

При формуванні кадастру знахідок досліджуваних видів використано дані власних досліджень у шести ландшафтних районах Західного Поділля: Мале Полісся (МП); Кременецький горбогірний лісовий район (КГЛ); Товтровий кряж (ТК); Подільська височина (ПВ); Західно-Подільське Придністер'я (ЗПП); Опілля (Оп), приурочених до трьох адміністративних районів Тернопільської області (за новим територіально-адміністративним устроєм України) — Кременецького, Тернопільського та Чортківського.

Визначення видів Muridae проводили за польовим визначником дрібних ссавців України [Zagorodniuk 2002]. Назви таксонів узгоджено з переліком ссавців, затвердженим Українським теріологічним товариством НАН України [Zagorodniuk & Emelyanov 2012], адаптованим і для фауни Поділля [Zagorodniuk & Pirkhal 2013]. При пошуках видів у роботі використали публікації, присвячені вивченню поширення та екології мишоподібних гризунів Поділля [Storozhuk 2000; Matviychuk 2015; Shtyk *et al.* 2019; Vikyrchak 2020; Zagorodniuk 2020].

В кадастрах наведено тільки оригінальні дані, отримані авторами протягом цього дослідження, без узагальнення даних з інших джерел (колекції, публікації, особисті повідомлення колег). Схема опису знахідок: «Номер знахідки — населений пункт, адміністративний район (кількість здобутих екз.); наприклад, «1 — с. В. Іловиця, Кременецький р-н (1 екз.); 2 — с. Лішня, Кременецький р-н (1 екз.).». Біотопи в кадастрах не вказували.

Колекція гризунів (шкірки, черепи) зберігається на кафедрі ботаніки та зоології Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка.

Ландшафтно-біотопна характеристика досліджуваної території

Територія досліджень входить до Західно-Подільського округу, Люблінсько-Волино-Подільської підпровінції, Центральноєвропейської біогеографічної провінції, широколистяно-лісової підзони, неморарально-лісової зони [Udra 1996].

Враховуючи характер місцевості, ґрунтів, кліматичних умов, а також великі площі, зайняті лісами, на Тернопіллі можна виокремити шість ландшафтних районів [Herenchuk 1979]. На мапах зі знахідками видів їх позначено римськими цифрами I–VI.

Серед яких Гологоро-Вороняцький знаходиться в межах Малого Полісся (I). Тут переважають букові та грабово-букові ліси, а лучна рослинність збереглася лише на малих ділянках. Кременецький горбогірний лісовий район (II) характеризується наявністю грабово-дубових, грабово-букових, хвойних і мішаних грабово-соснових лісів. Луки у переважній більшості суходільні. Товтровий кряж (IV) виступає ізольованою смугою грабово-дубових, дубово-букових, а також мішаних лісів. На території Подільської височини (III) переважають грабово-дубові ліси, лісопарки, а також суходільні та заливні луки. Західно-Подільське Придністер'я (VI) — це район дубово-грабових та їхніх похідних — грабових лісів. Луки тут переважно суходільні, інколи остепнені. Бережанський горбогірний лісовий район є крайньою східною межею Опілля (V), де переважають дубово-грабові та мішані ліси.

Результати

У фауні Західного Поділля мікротамнієві є невід'ємною складовою теріокомплексу. Родина мишеві (Muridae) представлена сімома видами, що належать до п'яти родів, двох триб. Найбагатшою за родовим та видовим складом є триба Apodemurini, представлена родами *Apodemus* (1 вид), *Micromys* (1), *Sylvaemus* (3). Триба Murini є менш багатою і представлена двома видами двох родів — *Mus* (1), *Rattus* (1).

Розподіл видів родини мишевих гризунів за біотопами є нерівномірним і залежить як від ландшафтних умов, так і від екологічних особливостей видів (табл. 1).

Мишак жовтогрудий Sylvaemus tauricus (Pall.)

У Західному Поділлі поширений в усіх природних біотопах (34,5 %, n = 71). Цей вид — типовий мешканець лісів, частіше за все зустрічається у мішаних лісах (28,2 %, n = 20), дещо рідше — у листяних (25,4 %, n = 18), інколи — у хвойних лісах (8,5 %, n = 6) та на трав'янистих узліссях і галявинах широколистяних лісів (5,6 %, n = 4) (див. табл. 1). Зустрічається у суміжних біотопах та угрупованнях, зокрема: у культивованих біотопах (18,3 %, n = 13) та на луках (14,1 %, n = 10).

Таблиця 1. Екологічні й фауністичні особливості видів родини Muridae Тернопілля

Table 1. Ecological and faunal features of species of the family Muridae of Ternopil Region

Вид	ШЛІ		ХВО		МІШ		ТУГ		КУЛ		ЛУК		Всього	
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
<i>Sylvaemus tauricus</i>	18	25,4	6	8,5	20	28,2	4	5,6	13	18,3	10	14,1	71	34,5
<i>S. sylvaticus</i>	4	22,2	4	22,2	2	11,1	—	—	4	22,2	4	22,2	18	8,7
<i>S. uralensis</i>	2	15,4	1	7,7	2	15,4	5	38,5	3	23,1	—	—	13	6,3
<i>Apodemus agrarius</i>	—	—	—	—	—	—	4	20,0	15	75,0	1*	5,0	20	9,7
<i>Micromys minutus</i>	—	—	—	—	—	—	1	5,6	3	16,7	14*	77,7	18	8,7
<i>Mus musculus</i>	—	—	—	—	—	—	9	20,9	20	46,5	14	32,6	43	20,9
<i>Rattus norvegicus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	15	65,2	8	34,8	23	11,2
Разом	24	11,7	11	5,3	24	11,7	23	11,2	73	35,4	51	24,7	206	100,0

Примітка: * — з рудеральними ділянками включно.

Місця знахідок *Sylvaemus tauricus* в регіоні показано на мапі (рис. 1). Кадастр місцезнаходжень включає 35 пунктів (разом відмічено 71 екз.):

- 1–3) Мале Полісся (I): 1 — с. В. Іловиця, Кременецький р-н (1 екз.); 2 — с. Лішня, Кременецький р-н (1 екз.); 3 — с. Білокриниця, Кременецький р-н (1 екз.) [підтверджено місцезнаходження виду Shevchyk 1998];
- 4–9) Кременецький горбогірний лісовий район (II): 4 — с. Залісці, Кременецький р-н (2 екз.); 5 — с. М. Садки, Кременецький р-н (2 екз.); 6 — с. Тилявка, Кременецький р-н (2 екз.) [підтверджено місцезнаходження виду Shevchyk 1998]; 7 — с. Сапанів, Кременецький р-н (1 екз.); 8 — В. Бережці, Кременецький р-н (1 екз.); 9 — між сс. Будки та Ст. Почаїв, Кременецький р-н (2 екз.);
- 10–24) Подільська Височина (III): 10 — с. Дунаїв, Кременецький р-н (2 екз.); 11 — між сс. Вербоваць і Мартишківці, Тернопільський р-н (2 екз.); 12 — с. Буглів, Тернопільський р-н (1 екз.); 13 — с. Ярославичі, Тернопільський р-н (1 екз.); 14 — окол. м. Зборова, Тернопільський р-н (2 екз.); 15 — с. Хоростець, Тернопільський р-н (1 екз.); 16 — с. Підгороднє, Тернопільський р-н (2 екз.); 17 — с. В. Березовиця, Тернопільський р-н (1 екз.); 18 — між сс. Кровінка та Боричівка, Тернопільський р-н (3 екз.); 19 — с. Застіноче, Тернопільський р-н (2 екз.); 20 — між сс. Могильниця та Буданів, Тернопільський р-н (3 екз.); 21 — окол. м. Чорткова (1 екз.); 22 — м. Гусятин, Чортківський р-н (2 екз.); 23 — с. Залісся, Чортківський р-н (2 екз.);
- 24–26) Товтровий Кряж (IV): 24 — с. Загір'я, Тернопільський р-н (1 екз.); 25 — с. Мильне [західні околиці], Тернопільський р-н (2 екз.); 26 — с. Чернихів, Тернопільський р-н (1 екз.);
- 27–32) Західно-Подільське Придністер'я (VI): 27 — с. Ріпинці, Чортківський р-н (5 екз.); 28 — між сс. Космирин і Сновидів, Чортківський р-н (3 екз.); 29 — с. Торське, Чортківський р-н (6 екз.); 30 — с. Мишків, Чортківський р-н (3 екз.); 31 — між сс. Торське і Глушка, Чортківський р-н (3 екз.); 32 — с. Шершенівка, Чортківський р-н (2 екз.);
- 33–35) Опілля (V): 33 — с. Вербів, Тернопільський р-н (1 екз.); 34 — Гончарівка, Чортківський р-н (2 екз.); 35 — с. Вербка, Чортківський р-н (4 екз.).

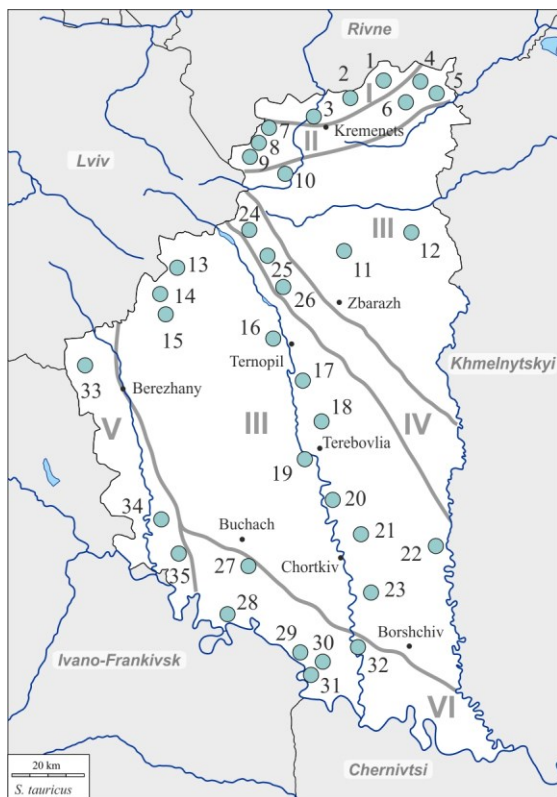


Рис. 1. Поширення мишака жовтогрудого (*Sylvaemus tauricus*) на Тернопільщині.

Fig. 1. Distribution of the yellow-necked wood mouse (*Sylvaemus tauricus*) in Ternopil Region.

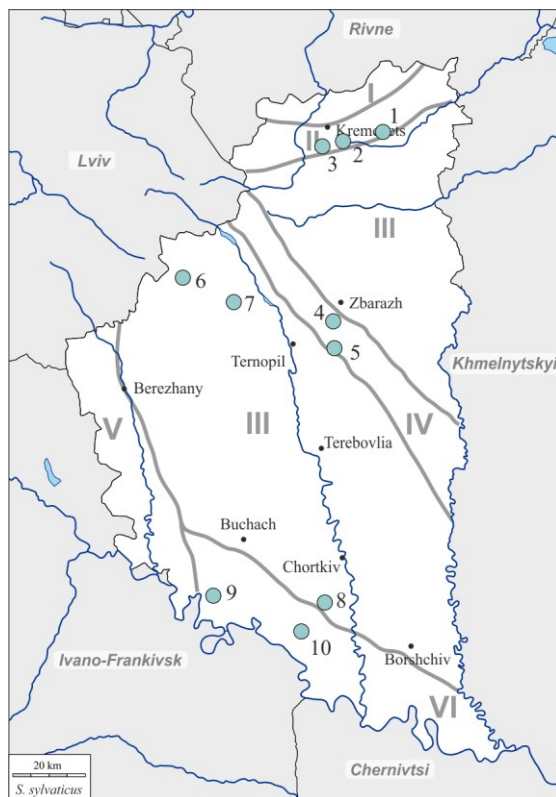


Рис. 2. Поширення мишака європейського (*Sylvaemus sylvaticus*) на Тернопільщині.

Fig. 2. Distribution of the European wood mouse (*Sylvaemus sylvaticus*) in Ternopil Region.

Мишак європейський — *Sylvaemus sylvaticus* (Linnaeus, 1758)

У нашому регіоні трапляється доволі рідко (8,7 %). У місцях, де переважає мишак жовтогрудий, як правило, не зустрічається (рис. 2). Заселяючи лісові біотопи Західного Поділля (55,5 %), віддає перевагу рідколісся (див. табл. 1). Часто зустрічається у культивованих біотопах та на луках (по 22,2 % відповідно). Місця вилову представників цього виду винесено на карту (рис. 2). Кадастр місцезнаходжень включає 10 пунктів (разом відмічено 18 екз.):

- 1–3) Кременецький горбогірний лісовий район (II): 1 — с. Тиявка, Кременецький р-н (1 екз.); 2 — с. Чугалі, Кременецький р-н (1 екз.); 3 — Жолобки, Кременецький р-н (1 екз.);
- 4–5) Товтровий Кряж (IV): 4 — с. Колодне, Тернопільський р-н (2 екз.); 5 — с. Чернихівці, Тернопільський р-н (2 екз.);
- 6–8) Подільська Височина (III): 6 — с. Млинівці, Тернопільський р-н (2 екз.); 7 — с. Чернихів, Тернопільський р-н (2 екз.); 8 — с. Свидова, Чортківський р-н (2 екз.);
- 9–10) Західно-Подільське Придністер'я (VI): 9 — с. Коропець, Чортківський р-н (3 екз.); 10 — с. Торське, Чортківський р-н (2 екз.).

Мишак уральський — *Sylvaemus uralensis* (Pallas, 1811)

У Західному Поділлі доволі поширений вид (рис. 3), проте чисельність його незначна (6,3 %). Вид мешкає, в основному, у широколистяних та мішаних лісах (по 15,4 %, $n = 2$), рідше — у хвойних (7,7 %, $n = 1$) (див. табл. 1). Звірята надають перевагу відкритим ділянкам лісу, через що найбільша частка відловів припадає на галявини, лісові вирубки з чагарниками та густим різнотрав'ям (38,7 %, $n = 5$) та на культивовані біотопи (23,1 %, $n = 3$), що безпосередньо межують із лісом. Виявлені нами місцезнаходження виду слід приурочити до прикарпатського сегменту ареалу *Sylvaemus uralensis* у Європі [Zagorodniuk 2020]. Кадастр місцезнаходжень *S. uralensis* включає 9 пунктів (разом відмічено 13 екз.):

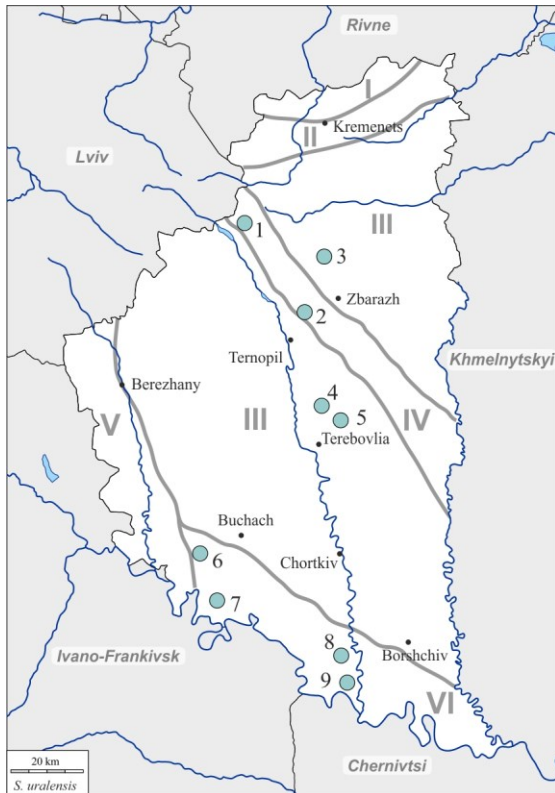


Рис. 3. Поширення мишака уральського (*Sylvaemus uralensis*) на Тернопіллі.

Fig. 3. Distribution of the Ural wood mouse (*Sylvaemus uralensis*) in Ternopil Region.

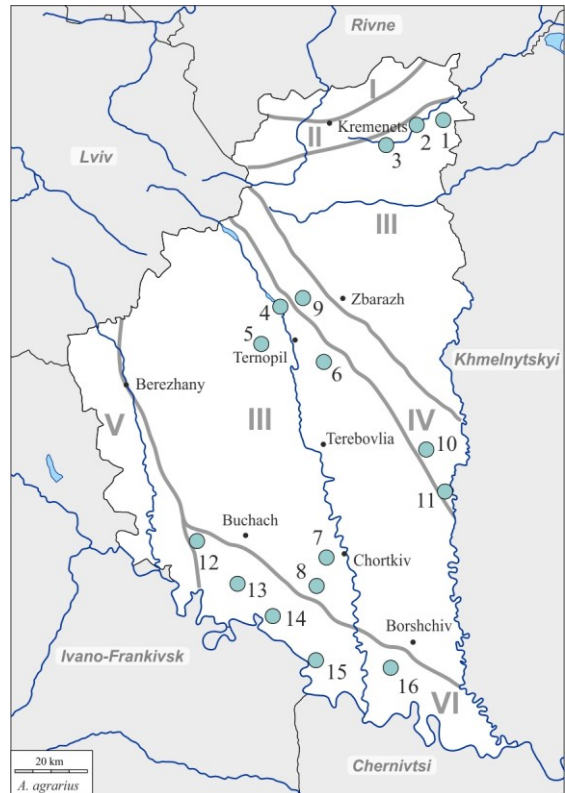


Рис. 4. Поширення житника пасистого (*Apodemus agrarius*) на Тернопіллі.

Fig. 4. Distribution of the striped field mouse (*Apodemus agrarius*) in Ternopil Region.

● 1–2) Товтровий Кряж (IV): 1 — зхд. окол. с. Мильне, Тернопільський р-н (2 екз.); 2 — Мшанецьке лісництво [г. Гонтіва], Тернопільський р-н (1 екз.); ● 3–5) Подільська Височина (III): 3 — між сс. Капустинці та Колодне [Капустинський ліс], Тернопільський р-н (2 екз.); 4 — с. Мишковиці, Тернопільський р-н (2 екз.); 5 — між сс. Кровінка та Боричівка, Тернопільський р-н (1 екз.); ● 6–9) Західно-Подільське Придністер'я (VI): 6 — с. Залісся, Чортківський р-н (1 екз.); 7 — с. Коропець, Чортківський р-н (1 екз.); 8 — між сс. Ворвулинці та Мишків, Чортківський р-н (2 екз.); 9 — с. Дзвиняч, Чортківський р-н (1 екз.). Цей сегмент ареалу відповідає Прикарпатському сегменту видового ареалу згідно з працею І. Загороднюка [Zagorodniuk 2020].

Житник пасистий — *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771)

Загальна частка виду у вибірці становить 9,7 %. Розселення приурочене до культивованих біотопів (75,0 %, n = 15), чагарників з густим травостоєм на узліссях (20,0 %, n = 4) та до рудеральних біотопів (5,0 %, n = 1) (табл. 1). Місця вилову цього виду показано на карті (рис. 4); Список місцезнаходжень включає 16 пунктів (разом відмічено 20 екз.):

● 1–8) Подільська Височина (III): 1 — між сс. Онишківці та Боложівка, Кременецький р-н (1 екз.); 2 — с. Жолобки, Кременецький р-н (1 екз.); 3 — с. Тилявка, Кременецький р-н (1 екз.); 4 — с. В. Глибочок, Тернопільський р-н (1 екз.); 5 — с. Підгородне, Тернопільський р-н (1 екз.); 6 — с. В. Бірки, Тернопільський р-н (1 екз.); 7 — окол. м. Чорткова (1 екз.); 8 — с. Ягольниця, Чортківський р-н (1 екз.); ● 9–11) Товтровий Кряж (IV): 9 — с. Стегниківці, Тернопільський р-н (1 екз.); 10 — с. Перемилів, Чортківський р-н (1 екз.); 11 — с. Городниця, Чортківський р-н [рекультивовані землі ТОВ «Кар'єр Городниця»] (1 екз.); ● 12–16) Західно-Подільське Придністер'я (VI): 12 — окол. м. Монастирська, Чортківський р-н (3 екз.); 13 — с. Золотий Потік, Чортківський р-н (1 екз.); 14 — с. Хмелева, Чортківський р-н (2 екз.); 15 — с. Торське, Чортківський р-н (2 екз.); 16 — с. Королівка, Чортківський р-н (1 екз.).

Мишка лучна — *Micromys minutus* (Pallas, 1771)

Мишка лучна — вологолюбивий малочисельний вид західно-подільської теріофауни (8,7 %). Звірята віддають перевагу відкритим ділянкам серед посівів (16,7 %, n = 3), лукам (66,6 %, n = 12), узліссям і лісовим галявинам (5,6 %, n = 1). Можуть заселяти рудеральні біотопи (див. табл. 1). У Західному Поділлі фіксували гніздо мишки у заростях бур'янів (11,1 %, n = 2) поблизу ТОВ «Укркрейда-Органік». Місця вилову представників цього виду показано на карті (рис. 5); кадастр місцезнаходжень включає 9 пунктів (разом 18 екз.):

● 1–3) Кременецький горбогірний лісовий район (II): 1 — с. Чугалі, Кременецький р-н [поблизу ТОВ «Укркрейда-Органік» (заводу по переробці крейди)] (2 екз.); 2 — с. Жолоби, Кременецький р-н (3 екз.); 3 — с. Підлісці, Кременецький р-н (1 екз.); ● 4–7) Подільська Височина (III): 4 — с. Підгайці, Кременецький р-н (1 екз.); 5 — с. Чистоподи, Кременецький р-н (1 екз.); 6 — с. Чернихів, Тернопільський район (1 екз.); 7 — с. В. Березовиця, Тернопільський район (1 екз.); ● 8–9) Західно-Подільське Придністер'я (VI): 8 — с. Шершенівка, Тернопільський район (5 екз.); 9 — с. Новосілка, Чортківський р-н (3 екз.).

Миша хатня *Mus musculus* L.

Миша хатня є чужорідним численним видом Західного Поділля (20,9 %), що добре пристосувився до життя поблизу людини. У літні місяці на культивованих біотопах (46,5 %, n = 20), луках (32,6 %, n = 14), трав'яних узліссях та галявинах (20,9 %, n = 9), що межують із присадибними ділянками, формують екзантропні поселення. Восени та взимку перебираються у квартири та домогосподарства людини. Місця вилову представників виду показано на мапі (рис. 6), проте очевидно, що вид поширений фактично повсюдно. Кадастр місцезнаходжень, в яких авторами виявлено *Mus musculus*, включає 16 пунктів (разом відмічено 43 екз.):

● 1) Мале Полісся (I): 1 — с. Білокриниця, Кременецький р-н (2 екз.); ● 2) Товтровий Кряж (IV): 2 — с. Мильне, Тернопільський р-н (3 екз.); ● 3–8) Подільська Височина (III): 3 — с. Оліїв, Тернопільський р-н (2 екз.); 4 — с. Погрібці, Тернопільський р-н (1 екз.); 5 — с. Застіноче, Тернопільський р-н (2 екз.); 6 — с. Могильниця, Тернопільський р-н (2 екз.); 7 —

с. Скомороше, Чортківський р-н (2 екз.); 8 — в окол. м. Чорткова (1 екз.); ● 9–12) Опілля (V): 9 — с. Гутисько, Тернопільський р-н (4 екз.); 10 — с. Гончарівка, Чортківський р-н (4 екз.); 11 — с. Вербка, Чортківський р-н (4 екз.); 12 — с. Горигляди, Чортківський р-н (3 екз.); ● 13–16) Західно-Подільське Придністер'я (VI): 13 — с. Космирин, Чортківський р-н (3 екз.); 14 — с. Сороки, Чортківський р-н (3 екз.); 15 — с. Блещанка, Чортківський р-н (4 екз.); 16 — с. Більче-Золоте, Чортківський р-н (3 екз.).

Миша курганцева — Mus spicilegus Petenyi, 1882

Авторами цей вид не відмічено. Це пов'язано з його нещодавною експансією [Vikyrchak 2020] і тим, що однозначна реєстрація в польових умовах можлива тільки при виявленні курганчиків, тобто восени, коли автори не проводили обліки. Кадастр виду включає, за даними О. Вікиряка [Vikyrchak 2020], 18 пунктів, всі вони обмежені південною частиною регіону, що відповідає на наведених тут мапах найбільш південній зоні VI.

Пацюк мандрівний — Rattus norvegicus (Berkenhout, 1769)

У Західному Поділлі вид займає різні місця існування, включаючи сміттєзвалища, колектори, підвали, покинуті людиною будівлі (34,8 %, n = 8), відкриті поля (34,8 %, n = 8), городи (30,4 %, n = 7) інколи ліси, загалом майже всі місця, де є їжа і затишок (див. табл. 1). На карті показано місця екзантропних поселень *Rattus norvegicus* у Західному Поділлі (рис. 6). Кадастр місцезнаходжень цього виду в регіоні включає два пункти (23 екз.):

- 1) Кременецький горбогірний лісовий район (II): 1 — окол. м. Кременця, Кременецький р-н (15 екз.); ● 2) Подільська Височина (III): 2 — окол. м. Тернополя (8 екз.).

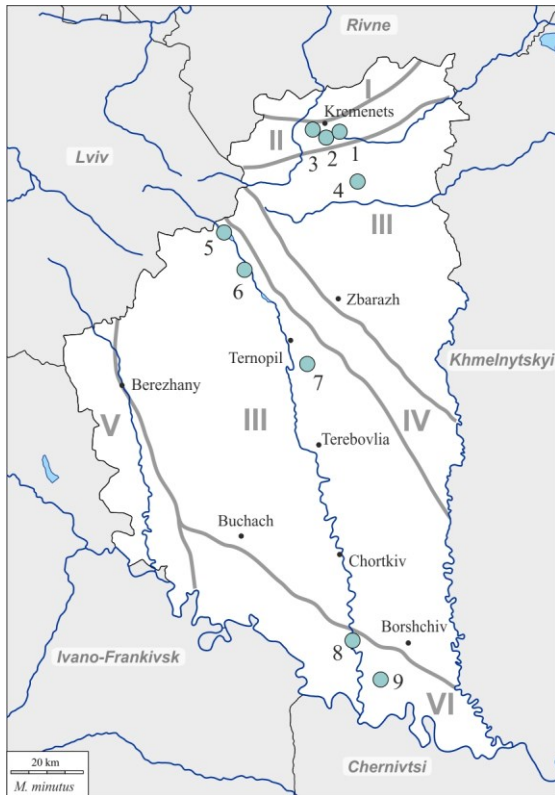


Рис. 5. Поширення мишки лучної (*Micromys minutus*) на Тернопіллі.

Fig. 5. Distribution of the Eurasian harvest mouse (*Micromys minutus*) in Ternopil Region.

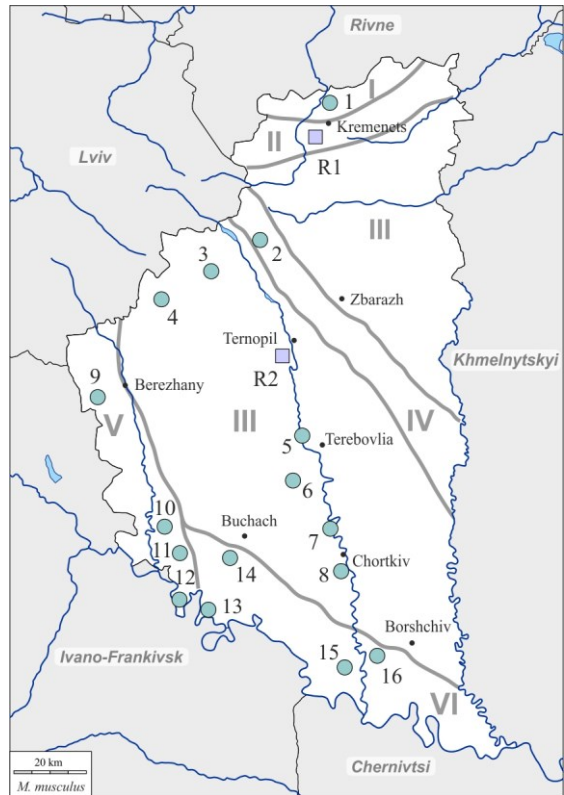


Рис. 6. Поширення екзантропних *Mus musculus* та *Rattus norvegicus* (□) на Тернопіллі.

Fig. 6. Distribution of exanthropic *Mus musculus* and *Rattus norvegicus* (□) in Ternopil Region.

Обговорення

Аналіз географічних ареалів досліджуваних видів показав наявність: євразійських (57,1 %, $n = 4$: *S. tauricus*, *S. sylvaticus*, *S. uralensis* та *A. agrarius*), видів космополітів (28,6 %, $n = 2$: *M. musculus*, *R. norvegicus*) та транспалеарктів (14,3 %, $n = 1$, *M. minutus*) у регіоні. На нашу думку, подільських *Sylvaemus uralensis* слід віднести до прикарпатського сегменту ареалу цього виду, як це й запропоновано раніше [Zagorodniuk 2020], оскільки тут проходить його північно-східна межа поширення, що відділяє його від східніших форм.

Найбільш численним і поширеним видом триби Apodemurini є мишак жовтогрудий (*Sylvaemus tauricus*) з часткою у відловах 34,5 %, інші види є звичайними — *Apodemus agrarius* (9,7 %), *S. sylvaticus* (8,7 %), *S. uralensis* (6,3 %), *Micromys minutus* (8,7 %). Триба Murini об'єднує два чужорідні види, які мають статус численних, — *Mus musculus* (20,9 %) та *Rattus norvegicus* (11,2 %) (рис. 7).

Представники роду *Sylvaemus* (*S. tauricus*, *S. uralensis*, *S. sylvaticus*), заселяючи одні й ті ж типи лісових біоценозів, демонструють біотопну диференціацію в межах локальних угруповань [Zagorodniuk 2002; 2008]. Якщо в широколистяних та мішаних лісах фоновим видом виступає мишак жовтогрудий, у хвойних — мишак європейський, то на трав'яних узліссях та галявинах, за відсутності останнього, цей статус належить мишаку уральському (рис. 8). Таким чином, мишаки жовтогрудий та європейський мешкають на ділянках із густим деревостаном, тоді як мишак уральський віддає перевагу чагарниково-трав'янистим формаціям лісу, а саме галявинам, порубкам та узліссям.

Слід зазначити, що типовий лісовий вид *Sylvaemus tauricus* проявляє доволі високий показник приуроченості до мішаних (0,50) та дещо нижчий — для широколистяних (0,44) лісів, з подальшим зниженням показника культивованих біотопів (0,26) та луків (0,11) (табл. 2). Показники приуроченості *S. sylvaticus* у більшості досліджених біотопів незначно (в межах $\pm 0,30$) відхиляються від нуля, а отже, разом із мишаком жовтогрудим *Sylvaemus tauricus*, визначають євритопний характер розселення видів.

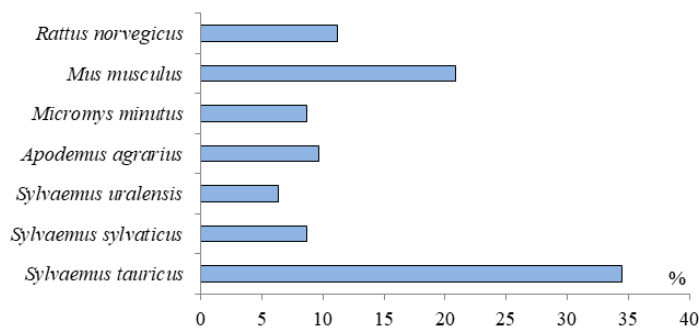


Рис. 7. Частка різних видів родини мишевих у відловах.

Fig. 7. The proportion of different species of murids in trappings.

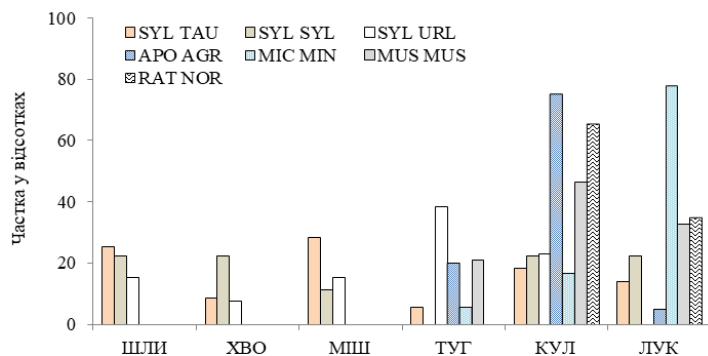


Рис. 8. Відсоток реєстрацій видів у різних біотопах. Кожне значення — це частка певного виду в даному біотопі від всіх його реєстрацій у всіх біотопах.

Fig. 8. Proportion of species in different habitats. Each value is the proportion of a certain species in a given habitat out of all its records in all habitats.

Таблиця 2. Оцінки приуроченості досліджених видів Muridae до різних біотопів в умовах Тернопілля
Table 2. Estimates of habitats preferences of the studied Muridae species in Ternopil Region

Вид	Показник приуроченості до біотопу (F_{ij})					
	ШЛИ	ХВО	МІШ	ТУГ	КУЛ	ЛУК
<i>Sylvaemus tauricus</i>	0,44	-0,18	0,50	-0,38	0,26	0,11
<i>Sylvaemus sylvaticus</i>	0,37	0,37	-0,03	-1,00	0,37	0,37
<i>Sylvaemus uralensis</i>	0,16	-0,23	0,16	0,65	0,39	-1,00
<i>Apodemus agrarius</i>	-1,00	-1,00	-1,00	0,31	0,92	-0,43
<i>Micromys minutus</i>	-1,00	-1,00	-1,00	-0,38	0,21	0,93
<i>Mus musculus</i>	-1,00	-1,00	-1,00	0,33	0,74	0,57
<i>Rattus norvegicus</i>	-1,00	-1,00	-1,00	-1,00	0,87	0,60
Середній показник F_{ij}	-0,43	-0,57	-0,8	-0,21	0,54	0,16
Видів з $F_{ij} > 0$	3	1	2	3	7	5

Щодо приуроченості стенотопних видів до досліджуваних біотопів: *S. uralensis* (0,65), *Apodemus agrarius* (0,92), *Micromys minutus* (0,93) віддають явну перевагу трав'яним угрупованням та галявинам; культивованим та лучним біотопам. Миша хатня (*Mus musculus*) та пацюк мандрівний (*Rattus norvegicus*) найбільш приурочені до культивованих біотопів (0,74; 0,87) та луків (0,57; 0,60), тобто мають достатню екологічну валентність.

Крім того, в межах роду яскраво виражені територіальні відмінності. Фоновий вид — мишак жовтогрудий — мешкає в усіх ландшафтно-біотопних районах області (див. рис. 1), тоді як поширення двох інших видів обмежене. Зокрема, розселення мишака уральського (див. рис. 3) спостерігається вздовж річок Дністер (ЗПП) і Серет (ПВ, ТК), а для мишака європейського (див. рис. 2) ще й вздовж річок Іловиця та Вілія (КгЛр). Інші види є звичайними у притаманних для них природних зонах і оселищах. Місця розселення житника пасистого локалізовані вздовж р. Дністер та його приток Коропець і Стрипа (ЗПП) та р. Серет (ТК, ПВ) (див. рис. 4). Мишка лучна заселяє лучні біотопи Кременецького горбогірного лісового району, Подільської височини та Західно-Подільського Придністер'я (див. рис. 5).

Миша хатня (*Mus musculus*) як євритопний інвазивний вид пристосована до життя у антропогенно трансформованих біотопах, і знахідки її екзантропних поселень є частими (ЗПП, Оп, ПВ, ТК, МП) (див. рис. 6). Натомість, екзантропні поселення пацюка мандрівного (*Rattus norvegicus*) обмежені рудеральними біотопами, їх виявлено авторами лише у двох місцях — у Кременецькому горбогірному лісовому районі та на території Подільської височини.

Загалом, природні оселища мишоподібних гризунів регіону доволі неоднорідні хоча й репрезентовані однією екологічною групою, яку автори позначають як «наземно-рийні» тварини. У межах наземного середовища існування більшість виявлених видів ($n = 6$, 85,7 % видового складу) у якості сховища та як місця для розмноження використовують нори у ґрунті, які риють самі або послуговуються чужими. Винятком є лише мишка лучна, яка будує гніздо у щільному різнотрав'ї або на чагарниках невисоко над землею.

Висновки

1. Родина Muridae представлена сімома видами, що належать до п'яти родів двох триб. Найбагатшою за родовим та видовим складом є триба Apodemurini, представлена родами *Apodemus* (1 вид), *Micromys* (1) та *Sylvaemus* (3). Триба Murini представлена трьома видами (включаючи мишу курганчикову) двох родів — *Mus* (2) та *Rattus* (1).

2. Найбільш численним і поширеним видом першої триби є мишак жовтогрудий (*Sylvaemus tauricus*), інші є звичайними (*Micromys minutus*, *Apodemus agrarius*, *S. uralensis*, *S. sylvaticus*). У складі другої групи — два чужорідні види, що є типовими синантропами, проте відомі також з екзантропних місцезнаходжень, — миша хатня (*Mus musculus*) та пацюк мандрівний (*Rattus norvegicus*), ще один вид є недавнім вселенцем (*Mus spicilegus*).

3. Аналіз показників біотопної приуроченості досліджуваних видів продемонстрував наявність у регіоні як стенопомних (*Sylvaemus uralensis*, *Apodemus agrarius*, *Micromys minutus*), так і евритопних видів (*Sylvaemus tauricus*, *S. sylvaticus*), а також видів з високою екологічною валентністю (*Mus musculus* та *Rattus norvegicus*).

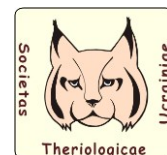
4. Підтверджено біотопну диференціацію представників роду *Sylvaemus* (*S. tauricus*, *S. uralensis*, *S. sylvaticus*) за різними типами лісових і суміжних типів біоценозів. Рудеральні біотоми характерні для *Apodemus agrarius* та *Micromys minutus*. Чужорідні види *Mus musculus* та *Rattus norvegicus* віддають перевагу окультуреним біотопам.

Визнання та подяки

Автори висловлюють щирю подяку І. Загороднюку за постійну підтримку та допомогу при написанні статті та переробку ілюстрацій. Дякуємо рецензентам статті та О. Вікирчаку за важливі зауваження щодо змісту рукопису та З. Баркасі за редагування англомовних частин тексту. Робота виконана у рамках дослідної теми «Тваринний світ західного регіону України» (Державний реєстраційний номер 0121U107913).

References

- Herenchuk, K. I. 1967. *Nature of the Ternopil Region*. Vyscha Shkola Press, Lviv, 1–167. [In Ukrainian]
- Kapelyukh, Y. I., N. Y. Semenovych, I. P. Dobryvoda, M. I. Murska. 2018. Dynamics of species composition and abundance of mouse-like rodents (Rodentia) in the nature reserve "Medobory". *Scientific Notes of Ternopil University. Series biological*, No. 2 (73): 123–131. <https://shorturl.at/eiW23>
- Kondratenko, O., I. Zagorodniuk. 2006. Small mammal's fauna of reserved territories of Eastern Ukraine based on results of census using traps and pitfalls. *Proceedings of Theriological School*, 7: 120–135. [In Ukrainian] <https://shorturl.at/jAISU>
- Krasovska, A. 2017. Muroid rodent (Muroidea) communities in the Kremenets Mountains National Nature Park. *Proceedings of the Theriological School*, 15: 28–34. [CrossRef](https://doi.org/10.15663/2017.15.02)
- Kyrychenko, V. 2020. Mice of the genus *Sylvaemus* (Rodentia, Muridae) in Mykolaiv Oblast (Ukraine). *Novitates Theriologicae*, 11: 6–10. [In Ukrainian] [CrossRef](https://doi.org/10.15663/2020.11.01)
- Matviychuk, O. A. 2015. *Cadastre of Terrestrial Tetrapods of Vinnytsia Region*. Nilan Ltd, Vinnytsia, 1–436. [In Ukrainian] <https://shorturl.at/efux3>
- Myakushko, S., M. Stepanenko. 2006. Changes in age structure of populations of two species of forest rodents during a long-term dynamics of number. *Proceedings of Theriological School*, 8: 86–90. [In Ukrainian] <https://shorturl.at/cmDFP>
- Rudyshyn, M. P. 1963. On the distribution of mouse-like rodents in the upper reaches of the Dnister basin. In: *Modern and Past Fauna of the Western Regions of Ukraine*. Ukrainian Academy of Sciences, Kyiv, 64–68. [In Ukrainian]
- Shevchyk, L. O. 1998. Species composition of mouse-like rodents (Muroidea, Mammalia) of Ternopil region (Ukraine). *Vestnik zoologii*, 32 (5-6): 127–132. [In Ukrainian] <https://shorturl.at/ajvwX>
- Shtyk, O., Z. Mamchur, A. Krasovska. 2019. The history of investigation of the mureid rodents of Ternopil region. *Visnyk of Lviv University. Biological series*, 80: 12–20. [In Ukrainian] [CrossRef](https://doi.org/10.15663/2019.80.01)
- Shtyk, O., Z. Mamchur. 2020. Mureid rodents of the natural landmark 'Chervone' (Dnister Canyon): specifics of species composition and community structure. *Therologia Ukrainica*, 20: 67–72. [In Ukrainian] [CrossRef](https://doi.org/10.15663/2020.20.02)
- Shkaruba, M. G., Y. M. Hadzalo, S. M. Shkaruba. 2007. *Agricultural Rodentology: a Textbook*. Urozhay, Kyiv, 1–260. [In Ukrainian]
- Smirnov, N. A., V. I. Malyk. 2011. The first finding of *Mus spicilegus* mounds (Mammalia, Rodentia) on the territory of Western Podillia. *Vestnik zoologii*, 45 (2): 172. [In Russian]
- Sokur, I. T. 1963. New materials for the knowledge of the fauna of small mammals of Ukraine. *Collection Works of Zoological Museum*, 32: 29–42. [In Ukrainian]
- Stetsula, N., Z. Barkasi, I. Zagorodniuk. 2016. Diversity of mureid rodent communities in key habitats of the Skole Beskids (Eastern Carpathians). *Proceedings of the Theriological School*, 14: 139–146. [CrossRef](https://doi.org/10.15663/2016.14.02)
- Storozhuk, S. A. 2000. Theriofauna of the Medobory Reserve. *Scientific Bulletin of Ukrainian State Forestry University*, 10 (4): 209–215. (Special Issue 'Forestry Research in Ukraine') [In Ukrainian] <https://shorturl.at/CMRY3>
- Talposh, V. S., B. R. Pyliavsky. 1998. *Fauna of Vertebrates of Ternopil Region*. Navchalna Knyha Bohdan, Ternopil, 1–80. [In Ukrainian]
- Tatarynov, K. A. 1956. *Mammals of the Western Regions of Ukraine*. Edition of the Academy of Sciences of the Ukrainian SSR, Kyiv, 1–188. [In Ukrainian]
- Tatarynov, K. A. 1973. *Vertebrate Fauna of Western Ukraine*. Edition of Lviv University, Lviv, 1–257. [In Ukrainian]
- Udra, I. X. 1996. Biogeographical interpretation of the nature of the forest-steppe and its boundaries in Ukraine. *Ukrainian Geographical Journal*, 3: 11–18. [In Ukrainian]
- Vikyrchak, O. 2020. The mound-building mouse (*Mus spicilegus*) in Western Podillia: expansion on the left bank of the Dnister. *Therologia Ukrainica*, 20: 73–78. [CrossRef](https://doi.org/10.15663/2020.20.02)
- Zagorodniuk, I. V. 2002. *Field Key to Small Mammals of Ukraine*. National Museum of Natural History, NAS of Ukraine, Kyiv, 1–59. (Series: Proceedings of the Theriological School; Vol. 5). [In Ukrainian] <https://shorturl.at/bk1x5>
- Zagorodniuk, I. 2008. Mammal diversity and species richness of guilds. *Scientific Bulletin of Uzhhorod University. Series Biology*, 24: 11–23. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. V., I. G. Emelyanov. 2012. Taxonomy and nomenclature of mammals of Ukraine. *Proceedings of the National Museum of Natural History*, 10: 5–30. [In Ukrainian] https://u.to/hyg_IA
- Zagorodniuk, I., A. Pirkhal. 2013. Mammals of Podillia: taxonomy and changes of fauna composition during last century. *Proceedings of the State Natural History Museum*, 29: 189–202. <https://shorturl.at/bftwQ>
- Zagorodniuk, I., V. Naglov. 2017. The index of habitat preference in ecological studies of species and of the structure of communities. *Novitates Theriologicae*, 10: 176–182 [In Ukrainian] <https://shorturl.at/atBFU>
- Zagorodniuk, I. 2020. Distribution and variation of mice of the *Sylvaemus microps* & *uralensis* group in Eastern Europe: fragmentation and clines *Therologia Ukrainica*, 20: 91–104. [CrossRef](https://doi.org/10.15663/2020.20.02)



AGE STRUCTURE OF THE LESSER WHITE-TOOTHED SHREW (*CROCIDURA SUAVEOLENS*) POPULATION IN THE ASKANIA-NOVA BIOSPHERE RESERVE

Igor Zhezherin 

Key words

Crocidura suaveolens, age structure, reproductive strategy, life cycle, Askania-Nova

doi

<http://doi.org/10.53452/TU2606>

Article info

submitted 01.05.2023
revised 08.12.2023
accepted 30.12.2023

Language

English, Ukrainian summary

Affiliations

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

Correspondence

Igor Zhezherin; I. I. Schmalhausen
Institute of Zoology, NAS of
Ukraine; 15 Bohdan Khmelnytsky
Street, Kyiv, 01601 Ukraine;
Email: izhezherin@gmail.com;
orcid: [0009-0005-4688-7983](https://orcid.org/0009-0005-4688-7983)

Abstract

The aim of this study was to investigate the age structure and reproductive strategy of the lesser white-toothed shrew (*Crocidura suaveolens* Pallas 1811) population in the Askania-Nova Biosphere Reserve, Ukraine. The age structure of the population of this shrew species was studied in the protected steppe based on specimens collected in 1980–1986. The lesser white-toothed shrew is one of the most abundant species of small mammals in the reserve and a key species of the family Soricidae, which is the main consumer of the local mesofauna. In some periods, its population reaches an abundance of 200–300 individuals per hectare. To determine the age of individuals, we used the degree of tooth wear. The first multicuspated tooth of the upper jaw (Pm4) was chosen for age estimation. The ratio of the height of the paracone to its width was used to level out individual variability. An attempt was made to find a correspondence between the relative value of the dental index and the absolute age of the individuals. This was based on the assumption that individuals with the weakest tooth wear (mean index 0.92) correspond to the age of early independent life, i.e. one month. Based on the analysis of the available data, it was found that the rate of decrease in the dental index was 0.026 per 10 days. Pregnant animals were found at the age of 45 days or less, which corresponds to the data of other authors. Based on the data obtained, individuals older than nine months were not captured (dental index mostly 0.26). In the Askania-Nova steppe, the breeding season of the lesser white-toothed shrew mostly begins in April and ends by the first half of October. However, single cases of breeding were recorded beyond this period. In early January, a one-month-old individual was caught. In May, catches of lesser white-toothed shrews aged about five months were recorded. In early July, two individuals aged 6.5 and 7 months were caught. In May, young animals accounted for about half of the captures. By mid-summer, overwintered animals were no longer found. The last cases of catching old animals were noted in the second half of June and early July. The study shows a distinct age structure dynamics of the population of the lesser white-toothed shrew during the year, which is determined by seasonal changes in the reproduction of the population under the conditions of the Askania-Nova protected steppe.

Cite as

Zhezherin, I. 2023. Age structure of the lesser white-toothed shrew (*Crocidura suaveolens*) population in the Askania-Nova Biosphere Reserve. *Theriologia Ukrainica*, 26: 54–60. [In English, with Ukrainian summary]

Вікова структура популяції білозубки малої (*Crocidura suaveolens*) у Біосферному заповіднику «Асканія-Нова»

Ігор Жежерін

Резюме. Метою цього дослідження стало вивчення вікової структури та репродуктивної стратегії білозубки малої (*Crocidura suaveolens* Pallas 1811) у Біосферному заповіднику «Асканія-Нова» (Україна). Вікова структура популяції цього виду вивчали в заповідному степу на підставі зборів, зроблених за участі автора протягом 1980–1986 років. Білозубка мала є в цьому заповіднику одним із фонових видів дрібних ссавців і ключовим видом родини Soricidae, який виступає тут основним консументом мезофауни. В окремі періоди її чисельність досягає 200–300 особин на гектар. Для визначення віку особин використовувався показник ступеня стертості зубів. Як об'єкт оцінки віку було обрано перший багатогорбковий зуб верхньої щелепи, Pmp4. Для нівелювання індивідуальної мінливості використовували відношення висоти параконіда зуба до його ширини. Зроблено спробу знайти відповідність відносного значення зубного індексу до абсолютного віку особин. При цьому виходили з того, що особини з найменшою стертістю зубів (індекс у середньому становив 0,92), відповідає віку початку самостійного життя, тобто одному місяцю. На підставі аналізу доступних даних встановлено, що швидкість зменшення зубного індексу становить 0,026 за 10 днів. Вагітні особини зустрічалися у віці не раніше 45 днів, що відповідає даним інших авторів. На підставі отриманих даних, особини старше дев'яти місяців не зустрічалися (зубний індекс здебільшого 0,26). У Новоасканійському степу здебільшого сезон розмноження починається у квітні й закінчується до першої половини жовтня. Однак, поодинокі випадки розмноження відмічені й поза цим періодом. Так, на початку січня була виловлена особина віком один місяць. У травневих виловах зустрічалися білозубки віком близько п'яти місяців. На початку липня були спіймані дві особини віком 6,5 та 7 місяців. У травні на частку молодих особин припадає близько половини відловлених тварин. А до середини літа особини, що перезимували, вже не зустрічаються. Останні випадки вилову старих звірків відмічалось в другій половині червня та на початку липня. Дослідження показує виразну динаміку вікової структури популяції білозубки *Crocidura suaveolens* протягом року, що визначається сезонними змінами в репродукції популяції в умовах заповідного степу Асканії-Нової.

Ключові слова: білозубка мала, вікова структура, стратегія розмноження, життєвий цикл. Асканія-Нова.

Introduction

Some of the most important population characters are age structure, timing and strategy of reproduction, and fecundity. Due to a short lifespan and relatively simple population age structure, soricids make an excellent research model. Many studies in the ecology of soricids have been carried out on red-toothed shrews (genus *Sorex*). Although the lesser white-toothed shrew (*Crocidura suaveolens*) is widely distributed across Europe, it is rarely an abundant species. Probably that is why data on the ecology of this species are usually fragmentary and scattered. In the Askania-Nova virgin steppe, the lesser white-toothed shrew is an abundant small-mammal species. Its abundance in different years can reach 200–300 individuals per hectare. This very condition allowed filling the gap in research into the ecology of the lesser white-toothed shrew.

The aim of the present study was to describe the age structure of the lesser white-toothed shrew population that exists in a protected steppe and to analyse its dynamics during the year.

Material and Methods

The study was carried out on materials collected in the Askania-Nova Reserve by employees of the Department of Population Ecology of Terrestrial Vertebrates of Shmalhausen Institute of Zoology (Kyiv, Ukraine). The first upper multicusped tooth was measured and the dental index was calculated in 779 individuals of the lesser white-toothed shrew from samples trapped in October 1980;

May, July, and October 1981; and January, February, April, May, June, July, August, and October 1983 (Fig. 1).

For a long time, there was no approach developed to determine the age of soricids and various, not often reliable, parameters were used. Pearson [1945] noted that there were attempts to determine age based on the state of reproductive organs, presence or absence of scars on the tail and feet, or total body length, whereas some authors estimated age considering the state of the tail and teeth along with body length. Pearson himself considered that the most reliable method to determine the age of soricids is the one based on the degree of enamel wear and he distinguished the following age groups: mature, immature, young, and old. Mature are individuals that reproduce or had reproduced, immature are those that have not yet bred, young individuals have not yet overwintered, and old individuals have already overwintered.

Rood [1965] proposed to determine the age of *C. suaveolens* based on the two posterior cusps of the first lower molar by measuring tooth height from the alveolus to its tip. This method allowed for a more thorough analysis of population age structure. Later, tooth wear as age criterion was used by other authors as well [Mezhzherin & Kyrychuk 1988].

In this study, the age of the individuals was determined based on the degree of wear of the first upper premolar (Pm4). This tooth is actively involved in chewing, unlike the front and intermediate teeth that are involved in grasping the food and thus can more often be damaged. It is also larger so more accurate measurements can be taken. In order to level out individual variability, the ratio between tooth height and tooth width (dental index) was calculated (Fig. 2). For all large samples ($n > 10$), which are indicated by darker colour in Fig. 1, the distribution of individuals by their dental indices was studied (Figs 3–4). The data are presented in detail in Table 1.

Respectively, the older an individual is, the more worn its tooth is and the smaller are the tooth height and dental index. It was also determined that the differences between dental indices of the right and left teeth are insignificant, so measurements were taken only on one side except in cases of damage. Measurements of teeth were taken by using an MBS-9 binocular microscope.

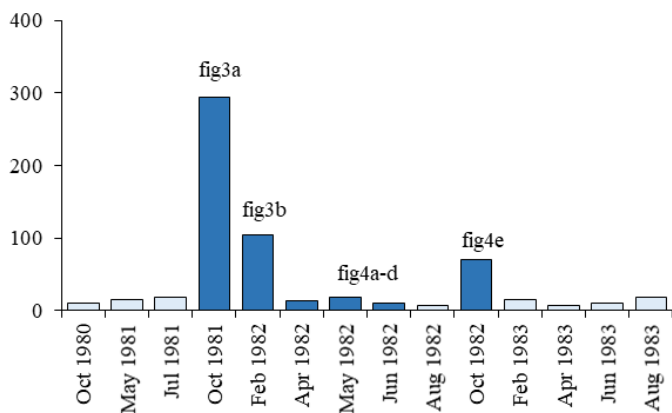


Fig. 1. Distribution of the number of trapped individuals of *Crocidura suaveolens* by periods of capture (see Table 2). Samples for which age groups were determined are indicated in dark.

Рис. 1. Розподіл кількості зловлених особин *Crocidura suaveolens* за періодами відлову (за табл. 2). Темним кольором позначено вибірки, для яких розподіл землерийок за віковими групами показано детально.



Fig. 2. Scheme of measurements of the paracone of Pm4 (1—width; 2—height). Photo courtesy of A. Savarin.

Рис. 2. Схема промірів паракона першого верхнього багатoverшинного зуба, Pm4 (1 — ширина, 2 — висота). Фото А. Саваріна.

Table 1. Distribution of *Crocidura suaveolens* specimens by dental index values in all series of capturesТаблиця 1. Розподіл зразків *Crocidura suaveolens* за значеннями зубного індекса у всіх серіях ловів

Dental index	Oct '80	May '81	Jul '81	Oct '81	Feb '82	Apr '82	May '82	Jun '82	Aug '82	Oct '82	Feb '83	Apr '83	Jun '83	Aug '83
				fig 3a	fig 3b	fig 4a	fig 4b	fig 4c	fig 4d	fig 4e				
0.24														
0.26						1								
0.28						2	1	1						
0.30				1			2	1						
0.32				1			1	1						
0.34		1		1		1								
0.36					2	3								
0.38						3	2				2	2		
0.40					4	3	1				2			
0.42				2	5	2		1			2	1	2	
0.44					10			1			1	1		
0.46					5						1			
0.48			1		15						5	1		
0.50				2	9									
0.52			1		7						1			
0.54				2	11					2	1			
0.56				3	9					2				
0.58					5					1	1			
0.60				3	4					3				
0.62			1	2	4									1
0.64				4	1					2				
0.66		1	1	8	2					3				
0.68			1	20	2		1			1				1
0.70		1		38	2					5				
0.72			1	30						7				1
0.74			1	38	1					7				1
0.76	1	3	1	27	3				1	7				1
0.78	3	1	1	28	2				1	11				4
0.80	1		1	27						7			4	4
0.82	1	1	2	23			2			5			1	1
0.84	3		1	16	1		6	2	2	3			1	5
0.86		2		10			2	1	1	4				5
0.88		2	4	3				1	1			1	1	5
0.90		1	1	5		1		1	1				2	6
0.92	1	1		2	1							1		1
0.94	1	1						1						
0.96														
0.98		1												
n	11	16	18	295	105	13	18	11	7	71	16	7	11	18

Results and Discussion

Using the above method, the dental index was calculated in the trapped individuals and the obtained results are presented in bar charts (Figs 3–4). Values of the dental index are indicated on axis X (with an accuracy of 0.02), and the number of specimens for which the dental indices have been calculated in the respected samples are indicated on axis Y.

For the most representative samples of October 1981 and January–February 1982, the mean velocity of tooth wear was calculated according to the following formula:

$$V = (M_{\text{Oct}} - M_{\text{Jan-Feb}}) / t,$$

where M_{Oct} is the mean value of dental index in the 9 largest groups in the sample of October 1981 (see Fig. 3a), $M_{\text{Jan-Feb}}$ is the mean value of the dental index of the respective 9 groups in the sample of January–February 1982 (see Fig. 3b), and t is the time between these trappings, which is about 100 days.

Accordingly, the velocity of tooth wear was 0.026 in ten days or 0.078 in a month.

Considering that the lesser white-toothed shrew starts an independent life at an age of about one month [Vlasak 1970], and, accordingly, from this age these animals start to appear in traps, it can be suggested that shrews having the highest values of dental indices (0.92 and higher) are about one month old. Knowing the initial dental index and the velocity of tooth wear, one can calculate the correspondence between dental indices and age (see Table 2).

According to these calculations, the life expectancy of the lesser white-toothed shrew in the Askania-Nova virgin steppes is about nine months, since animals having a dental index lower than 0.26 were not recorded in the catches. This calculated life expectancy is shorter than the one presented in the literature [Vlasak 1970], which can be related either to the conditions of the steppe zone or to the specifics of the method based on indirect age determination.

The breeding season of the lesser white-toothed shrew in the Askania-Nova begins in late February–early March. In the third decade of April 1982, a young pregnant female was caught having a dental index of 0.88, while on 10 April 1983 a pregnant female with a dental index of 0.89 was trapped (age of about 45 days, i.e. born in the first decade of March).

Table 2. The correspondence between dental index and absolute age of shrews

Таблиця 2. Відповідність зубного індексу до абсолютного віку землерийок

Dental index	0.92	0.84	0.76	0.69	0.61	0.53	0.45	0.37	0.30	0.22
Age (months)	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10

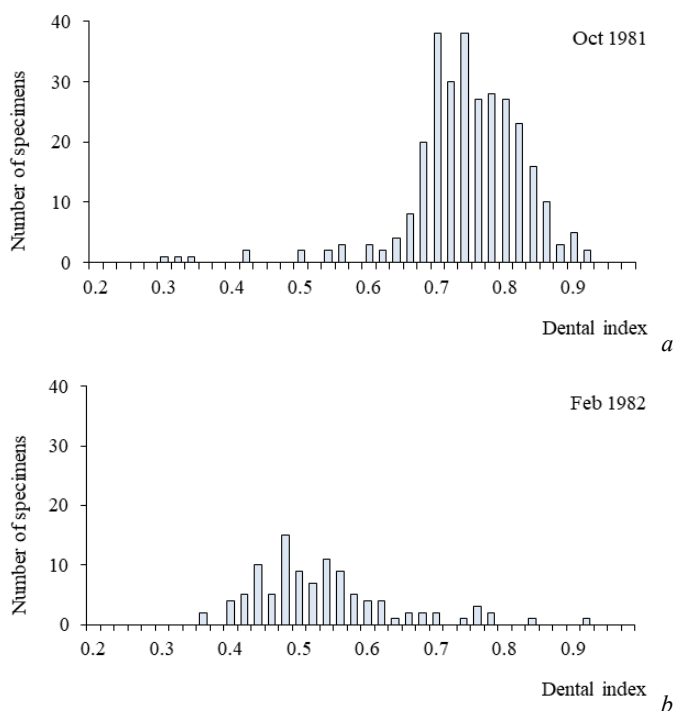


Fig. 3. Dental index values at the beginning of the studied population cycle in autumn (October) and winter periods (February), when there was a significant aging of the population (there are no individuals with a low degree of tooth wear).

Рис. 3. Значення зубного індексу на старті дослідженого популяційного циклу восени (жовтень) та у зимовий період (лютий), коли відбулося значне старіння популяції (відсутні особини з малим ступенем стирання зубів).

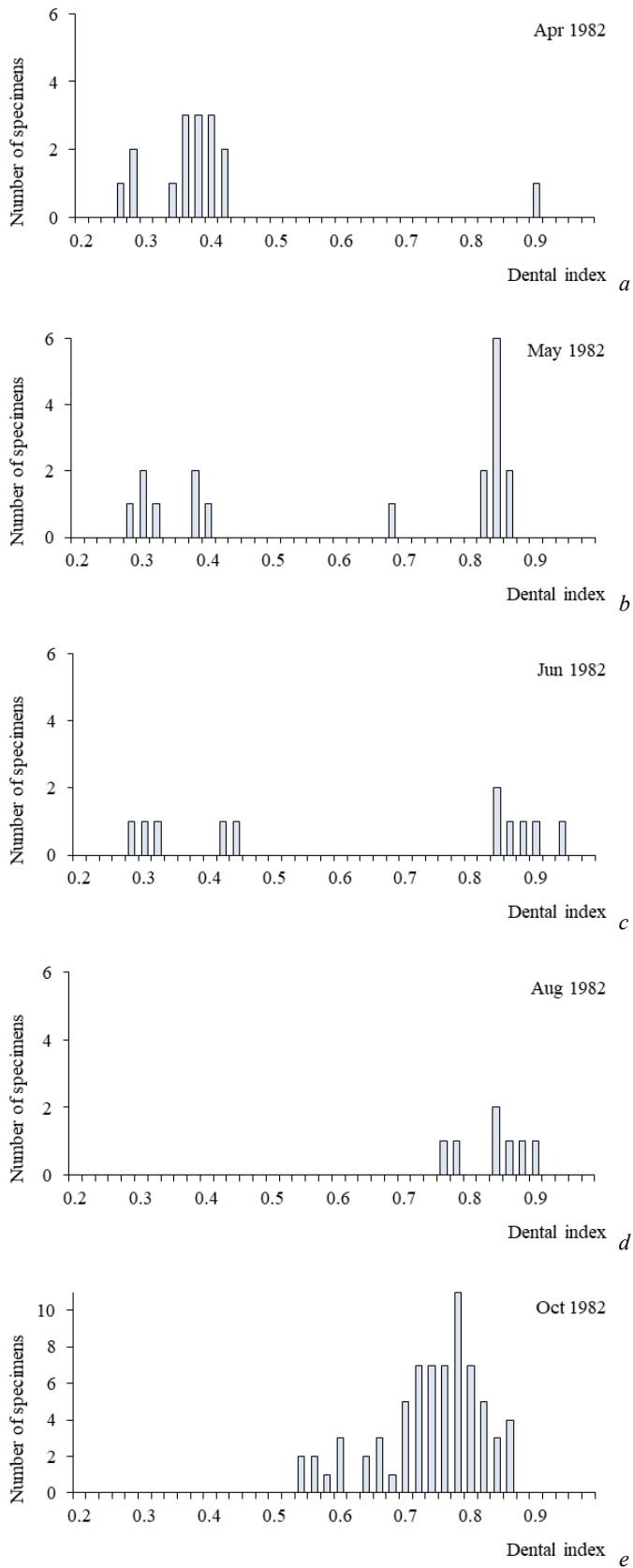


Fig. 4. Dental index values in different periods after the winter: spring (April), summer (May–June, and autumn (October).

Рис. 4. Значення зубного індексу у різні терміни після зимівлі: весною (квітень), літку (травень і червень) та восени (жовтень).

In May, at least half of the trapped animals are three-month-old or younger. According to the analysis of the age of animals trapped in October, mass reproduction continues during summer with a peak in June–July. The breeding period usually ends in October, although single cases of reproduction might occur even in winter. For instance, in early February 1982, an individual was caught with a dental index of 0.93, meaning that it was less than a month old. Similarly, in May 1981 and 1982, 5-month-old individuals were trapped, whereas in July 1981 a number of 6.5-month-old or younger individuals were found. In early July 1983, a seven-month-old female was caught. Additionally, among the white-toothed shrews trapped in January–February 1982, there were individuals born in November–December.

Based on these data it can be stated that the lesser white-toothed shrew breeds in Askania-Nova all-year-round, including the winter period, though less actively. The number of embryos in the trapped females varied from 2 to 9, most often 4 to 7 (in average 5.73).

The life cycle of the lesser white-toothed shrew looks as follows. In spring, the old (overwintered) individuals start to reproduce. In May, the young shrews also begin to reproduce actively. At this time, the proportion of old individuals decreases and makes up about 50% of the population. By early July, the old generation disappears entirely (the last overwintered individuals having an age of 7–9 months were trapped on 16–21 June 1983). In summer and the first half of autumn, the current year's young reproduce actively and the shrews that are born in this period overwinter and will produce the next generation in spring.

Conclusions

1. The method of absolute age determination of white-toothed shrews allowed establishing that they became mature and begin to reproduce at the age of 40–45 days.

2. It has been revealed that the number of embryos in females from the studied population varies notably from 2 to 9, with the most common value 4–7 per female (in average 5.73).

3. The age structure of the population during the years changes as follows: in spring and the first half of summer, both age groups are represented in the population—old (overwintered) and young (of the current years). The proportion of the latter gradually increases and the old generation completely disappears by early July.

4. The maximum life expectancy of an individual is about 9–10 months and, respectively, overwintered shrews reproduce and die by early July.

5. The reproduction of the lesser white-toothed shrew under conditions of the Askania-Nova protected steppe continues almost incessantly all-year-round but notably less actively in winter; reproduction peaks in June–July.

Acknowledgements

The study was carried out as part of the research project of the Department of Population Ecology of Shmalhausen Institute of Zoology, NAS of Ukraine for the investigation of faunal assemblages of the Askania steppe. The author is grateful to the department staff for their help in collecting and processing of the study materials, to I. G. Emelyanov and I. V. Zagorodniuk for their advice and help in preparing the manuscript, to A. Savarin for the photo of the white-toothed shrew skull, and to Z. Barkaszi for the English translation of the manuscript.

References

- Mezhzherin, V. A., S. A. Kyrychuk. 1988. Seasonal and age-related changes in the skull and body weight of the lesser shrew. *Vestnik zoologii*, No 3: 36–40. [In Russian]
- Pearson, O. P. 1945. Longevity of the short-tailed shrew. *The American Midland Naturalist*, 34: 531–546. <https://doi.org/10.2307/2421143>
- Rood, J. P. 1965. Observation of population structure, reproduction and molt of the scilly shrew. *Journal of Mammology*, 46: 426–433. <https://doi.org/10.2307/1377629>
- Vlasak, P. 1970. The biology of reproduction and post-natal development of *Crocicidura suaveolens*, Pallas 1811 under laboratory conditions. *Acta Universitatis Carolinae. Biologica (Prague)*, No. 3: 207–292.



MORPHOLOGICAL FEATURES OF MICE OF THE GENUS *SYLVAEMUS* UNDER CONDITIONS OF SYNTOPY IN THE EASTERN FOREST STEPPE OF UKRAINE

Oksana Markovska 

Key words

Sylvaemus, morphological characters, allotopy, syntopy

doi

<http://doi.org/10.53452/TU2607>

Article info

submitted 04.09.2023
revised 23.12.2023
accepted 30.12.2023

Language

English, Ukrainian summary

Abstract

The opinion regarding morphological changes in *S. sylvaticus* depending on being in syntopy with the competing sibling species *S. tauricus* is ambiguous. Most authors claim that allotopic and syntopic populations do not differ. Some of them indicate a tendency that the size of *S. sylvaticus* increases in allotopic populations, while others claim that such increase occurs in syntopic populations. There is an assumption that the nature of morphological changes in *S. sylvaticus* undergoes geographic variability and manifests differently in different parts of the range. Overall, the authors suggest that character change is an adaptive response of a subordinate species to the presence of a dominant competitor, so character change as a result of competitive interaction is more likely to occur in *S. sylvaticus* than in *S. tauricus*. The research was conducted in the territory of Kharkiv Oblast, Ukraine. During the observation period, from spring 2017 to autumn 2022, 666 specimens of the genus *Sylvaemus* were caught in 10 selected biotopes. Different types of oak forests, dry and floodplain meadows, riparian vegetation, steppe areas, chalk slopes, field protection forest strips, fields, as well as various ecotones were studied. According to the results of the research, being in syntopy with *S. tauricus*, *S. sylvaticus* has statistically significantly higher average values of parameters of external characters, which largely complicates the identification of these two species in the field. For the most part, confusion in identification occurs in forest biotopes, namely in dry and fresh maple-linden forests. Only two species are found in the studied oak forests in the territory of Kharkiv Oblast—*S. sylvaticus* and *S. tauricus*, whereas *S. uralensis* occurs only on forest edges. And it is in the oak forests that large specimens of *S. sylvaticus* are found, which in habitus closely resemble *S. tauricus*. In open biotopes, *S. sylvaticus* is closer in size to *S. uralensis*, often young or moulting individuals are very similar even in fur colour. Individuals of *S. sylvaticus* with a weakly expressed chest spot, and sometimes barely noticeable, are found in the steppe areas of Kharkiv Oblast. No differences in external characters were found in mice of the genus *Sylvaemus* that inhabit different biotopes, the morphospaces of the samples overlapped in all three species.

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. Morphological features of mice of the genus *Sylvaemus* under conditions of syntopy in the eastern forest steppe of Ukraine. *Theriologia Ukrainica*, **26**: 61–70. [In English, with Ukrainian summary]

Особливості морфології мишаків роду *Sylvaemus* в умовах синтопії у східному лісостепу України

Оксана Марковська

Резюме. Думка щодо морфологічних змін у *S. sylvaticus* в залежності від перебування в умовах синтопії з конкуруючим видом-двійником *S. tauricus* неоднозначна. Більшість авторів стверджують, що алотопічні та синтопічні популяції не відрізняються. Частина вказує на тенденцію збільшення розмірів *S. sylvaticus* в алотопічних популяціях, частина—на збільшення розмірів в синтопічних популяціях. Існує припущення, що характер морфологічних змін у *S. sylvaticus* зазнає географічної мінливості і проявлятися по-різному в різних частинах ареалу. Загалом, автори припускають, що зміна ознак є адаптивною реакцією підлеглого виду на присутність домінуючого конкурента, тому зміна ознак в результаті такої конкурентної взаємодії, швидше за все, відбудеться в *S. sylvaticus*, ніж у *S. tauricus*. Дослідження проводили на території Харківської області України. За період спостережень, з весни 2017 р. по осінь 2022 р., було зловлено 666 представників роду *Sylvaemus* в 10 обраних біотопах. Досліджено різні типи дібров, суходільні та заплавні луки, прибережно-водна рослинність, ділянки степу, крейдяні схили, полезахисні лісосмуги, поля, а також різні варіанти екотонів. За результатами дослідження, перебуваючи в умовах синтопії з *S. tauricus*, *S. sylvaticus* має статистично значуще більші середні значення показників екстер'єрних ознак, що значно ускладнює ідентифікацію цих двох видів в польових умовах. Здебільшого плутанина в ідентифікації виникає в лісових біотопах, а саме в сухій та свіжій кленово-липовій діброві. В досліджених дібровах на території Харківщини, зустрічається лише два види—*S. sylvaticus* та *S. tauricus*, *S. uralensis* трапляється лише на узліссях. І саме в дібровах зустрічаються великі екземпляри *S. sylvaticus*, які за габітусом дуже нагадують *S. tauricus*. В відкритих біотопах *S. sylvaticus* за розмірами ближчий до *S. uralensis*, часто молоді або ліняючі особини дуже схожі навіть за кольором хутра. В степових районах Харківщини зустрічаються особини *S. sylvaticus* зі слабо вираженою грудною плямою, а іноді й ледь помітною. Відмінностей за екстер'єрними ознаками у мишаків роду *Sylvaemus*, які заселяють різні біотопи не виявлено, морфопростори вибірок перекриваються у всіх трьох видів.

Ключові слова: *Sylvaemus*, морфологічні ознаки, алотопія, синтопія.

Introduction

Mice of the genus *Sylvaemus* live in sympatry in most of their range. Due to their similar habitat requirements, they are not uncommon to be found in the same habitat. Being in syntopy, species compete for shelter and food resources. Thus, interspecific competition and various environmental factors can affect the morphology of wood mice, which is manifested in size variations and fur colouration [Panzironi *et al.* 1993]. The authors also suggest that the combination of these factors may cause morphological convergence in sympatric species to the extent that it leads to mutual camouflage in the same size and general habitus, which will be more adapted to escape from predators.

The value of Hutchinson's index for the group of wood mice *Sylvaemus* reaches $HK = 1.17$ for five craniometric characters of differentiation: condylobasal length of the skull, length of the upper row of molar teeth, length of the auditory bulla, length of the nasal bones, and occipital width of the skull. The Hutchinson's coefficient is below the critical value, which indicates a significant overlap of niches and the presence of competitive relationships between species [Zagorodniuk 2007].

As noted by Barciová & Macholan [2006], among the three species of wood mice (*Sylvaemus uralensis*, *Sylvaemus sylvaticus*, and *Sylvaemus tauricus*), interspecific competition is most pronounced in the *sylvaticus*–*tauricus* pair. *S. tauricus* is less ecologically plastic and more habitat-specific [Montgomery 1981], behaves as a dominant species [Alcantara 1991] and prefers habitats with old forest stands and dense canopy. Whereas *S. sylvaticus* occurs mostly on forest edges and in open habitats, although under allopatric conditions it is found in large numbers in forests.

For wood mice, Alcantara [1991] and Mikulova & Frynta [2001] suggested that character variation is an adaptive response of a subordinate species to the presence of a dominant competitor, so

character variation due to such competitive interaction is more likely to occur in *S. sylvaticus* than in *S. tauricus*. Changes in characters will primarily affect the general dimensions of the animal, so measurements should focus on the skull and body. In particular, it is worth paying attention to characters related to certain functions, for example, the length of the hind foot and tail in relation to movement and climbing, measurements of teeth in relation to chewing [Mikulova & Frynta 2001; Lashkova & Dzeverin 2004].

Amori & Contoli [1986] for populations from southern Italy showed that *S. sylvaticus* demonstrates an adaptive response to the conditions of syntopy with its sibling species, which is manifested in morphological changes, so that *S. sylvaticus* is potentially larger and *S. tauricus* is smaller in the absence of its competitor. Although Niethammer [1969] reports that allopatric *S. sylvaticus* in Germany and France do not differ in hind foot length, tail length, condylobasal skull length, and upper molar row length from *S. sylvaticus* in sympatry with *S. tauricus*. He also argues that sympatric *S. sylvaticus* do not tend to shift in size toward *S. tauricus*.

A comparison of syntopic and allotopic wood mouse populations was also conducted by Barciová & Macholan [2006] in the Czech Republic. The difference between the four samples (syntopic *S. tauricus*, allotopic *S. tauricus*, syntopic *S. sylvaticus*, and allotopic *S. sylvaticus*) was significant. Out of the selected cranial measurements, only five (brain case height including *bulla tympanica*, upper molar row length, *bulla tympanica* length, lower molar row length, and upper incisor thickness) showed significant differences between syntopic and allotopic populations of *S. tauricus*, with syntopic specimens having higher values than allotopic ones. No significant differences were found between allotopic and syntopic populations in *S. sylvaticus*. The same is noted for *S. sylvaticus* by Alcantara [1991], there is no difference in body size (weight, condylobasal length) between sympatric and allopatric populations of *S. sylvaticus*, but larger sizes are observed mostly in allopatric populations than in sympatric ones. Mikulova & Frynta [2001] also report no difference.

According to the results of geometric morphometry, the average centroid size of individuals from syntopic populations of *S. tauricus* was significantly larger than that of allotopic populations. However, syntopic *S. sylvaticus* were on average also larger than allotopic populations. These differences were significant for dorsal and ventral landmarks [Barciová & Macholan 2006].

The aim of this research is to find out whether the mice of the genus *Sylvaemus* differ in external characters inhabiting different habitats and depending on the level of syntopy in the studied biotopes of the eastern forest-steppe of Ukraine.

Materials and Methods

Micromammals were captured using the trap-line method [Kucheruk 1952; Numerov *et al.* 2010], using Gero traps equipped with standard bait (rye bread crust with unrefined sunflower oil). The traps were placed 5 metres apart in a line. In each habitat, 25, 50, or 100 traps were placed, and the trapping was carried out during one night. Whenever possible, the trapping was carried out three times a year: in spring, summer, and autumn.

The research was conducted from 2017 to 2022. With an effort of 16 510 trap-nights, 666 mice of the genus *Sylvaemus* were caught. Small mammals were captured in four districts (raions) of Kharkiv Oblast of Ukraine, in the vicinities of eight settlements: Bohodukhiv Raion (Guryev Kozachok, and Kolomak), Krasnohrad Raion (Vlasivka, Rozsokhuvata), Chuhuiv Raion (Haidary), and Kupyansk Raion (Krasne Pershe, Nesterivka, and Novomlynsk).

Three metric external characters were selected for analysis: hind foot length (*P*), body length (*L*), and tail length (*C*) [Zagorodniuk 2002]. Ear length (*Au*) was not taken into account in the study as a measurement with a large measurement error and therefore not recommended by the authors for use in the analysis [Barciová & Macholan 2006].

Species diagnostics of the captured specimens was carried out using metric methods with the measurement of a complex of external and craniological characters. Initial identification was based on visual assessment of fur colour, presence and shape of the chest spot, eye diameter, and measurements of body, tail, and hind foot length.

The next step was to measure the length of the upper molar row and the greatest length of the skull [Markovska 2023]. The selected set of characters is usually sufficient for field identification of wood mice [Barkaszi 2018]. The specimens that were questionable were checked in more detail according to a set of significant odontometric and craniological characters [Markovska 2023].

Results and Discussion

During the research period, from spring 2017 to autumn 2022, 666 mice of the genus *Sylvaemus* were caught in 10 studied habitats in Kharkiv Oblast (Table 2): *S. uralensis*—344, *S. sylvaticus*—188, *S. tauricus*—134.

The features of external characters of species in different habitats

The first task was to find out whether mice of the genus *Sylvaemus* that inhabit different biotopes (Table 1) differ in external characters: hind foot length (*P*), body length (*L*), and tail length (*C*) (Table 3). According to the results of the discriminant analysis, the external characters of each species contributed to the distribution in different ways (Table 4):

$L > P > C$ in *S. uralensis*, $P > C > L$ in *S. sylvaticus*, $P > L > C$ in *S. tauricus*.

The correctness of the classification of wood mice by external characters in the studied biotopes in general is 42% for *S. uralensis* (the highest for DM 93%), 37% for *S. sylvaticus* (the highest for FMLF 79%, DM 61%, RV 60%), and 45% for *S. tauricus* (the highest for DMLF 93%, MMLF 50%).

The least variable external characters were: in the RV/FM, RF in *S. uralensis*, in the RV in *S. sylvaticus*, in the MMLF in *S. tauricus*. The morphospaces of the samples in the studied habitats, according to the distribution of external characters, overlap in all three species (Figs. 1–3).

Variability of external characters of species under conditions of syntopy

The next task was to find out whether the external characters of mice of the genus *Sylvaemus* differ depending on the level of syntopy in the studied habitats, that is, depending on the number of species found in the same habitat (one, two, or all three) (Table 5).

Table 1. Investigated biotopes in the vicinities of settlements in Kharkiv Oblast, in which mice of the genus *Sylvaemus* were recorded

Таблиця 1. Досліджені біотопи в околицях населених пунктів Харківської області, в яких зафіксовані мишаки роду *Sylvaemus*

Biotope*	Location**						
	GK	K	V	R	H	D	N
DM	–	21	–	127	25	10	18
RF	–	–	–	–	–	–	37
RV/FM	1	3	9	2	22	33	21
RV	–	16	13	52	–	–	–
DMLF	–	26	23	–	40	14	–
FPS	4	7	–	88	–	1	–
FMLF	–	3	–	–	31	–	–
MMLF	–	–	–	–	4	–	–
DCF	–	–	15	–	–	–	–
Total	5	76	60	269	122	58	–

* *Biotopes*: DM—dry meadows; RF—ravine forest; RV/FM—riparian vegetation/floodplain meadows; RV—riparian vegetation; DMLF—dry maple-linden-oak forest; FPS—field protective forest strip; FMLF—fresh maple-linden-oak forest; MMLF—moist maple-linden-oak forest; DCF—dry coniferous forest.

** *Location*: GK—Guryev Kozachok, K—Kolomak, V—Vlasivka, R—Rozsokhuvata, H—Haidary, D—Dvorichansky National Nature Park (Krasne Pershe, Novomylnsk), N—Nesterivka.

Table 2. The number of caught specimens of the genus *Sylvaemus* in the studied biotopes of Kharkiv OblastТаблиця 2. Кількість зловлених представників роду *Sylvaemus* в досліджених біотопах Харківської області

Biotope*	<i>S. uralensis</i>	<i>S. sylvaticus</i>	<i>S. tauricus</i>	Total
DM	150	43	8	201
RF	15	3	19	37
RV/FM	65	20	6	91
RV	39	40	2	81
DMLF	15	29	59	103
FPS	55	27	18	100
FMLF	–	16	18	34
MMLF	–	–	4	4
DCF	5	10	–	15
Total	344	188	134	666

* Biotope designations as in Table 1.

Table 3. Variability of absolute values of the external characters of mice of the genus *Sylvaemus* (min–max, mean in cm, c.v.) in the studied biotopes (the smallest values of the coefficient variation are highlighted in bold)Таблиця 3. Мінливість абсолютних значень екстер'єрних ознак мишаків роду *Sylvaemus* (min–max, mean в см, c.v.) в досліджених біотопах (жирним виділено найменші показники коефіцієнту варіації)

Character	Biotope*	<i>S. uralensis</i>	<i>S. sylvaticus</i>	<i>S. tauricus</i>
Hind foot length (P)	DM	1.70–2.20 1.93 (4.84%)	1.90–2.50 2.10 (6.29%)	2.30–2.70 2.45 (5.77%)
	RF	1.70–2.30 1.95 (7.49%)	–	2.30–2.70 2.56 (4.54%)
	RV/FM	1.70–2.20 1.97 (4.64%)	1.80–2.30 2.08 (6.12)	2.40–2.70 2.64 (4.02%)
	RV	1.80–2.10 1.97 (4.83%)	1.90–2.40 2.15 (5.96%)	–
	DMLF	1.80–2.00 1.91 (4.36%)	1.70–2.50 2.13 (12.17%)	2.30–2.80 2.54 (4.96%)
	FPS	1.60–2.20 1.93 (6.26%)	1.80–2.40 2.06 (7.53%)	2.30–2.70 2.50 (4.75%)
	FMLF	–	2.10–2.50 2.40 (4.17%)	2.30–2.80 2.62 (4.95%)
	MMLF	–	–	2.60–2.80 2.73 (3.51%)
	DCF	1.80–2.20 2.02 (10.15%)	2.10–2.20 2.13 (2.27%)	–
Body length (L)	DM	7.00–10.60 8.85 (8.15%)	7.00–10.70 9.39 (8.24%)	7.80–10.70 9.86 (9.93%)
	RF	7.70–9.90 8.85 (7.56%)	–	7.30–13.50 11.43 (13.25%)
	RV/FM	8.20–10.40 9.27 (5.59%)	7.10–11.10 9.57 (10.33%)	9.60–12.70 11.88 (8.51%)
	RV	6.60–9.60 8.57 (8.12%)	7.60–10.60 9.26 (7.80%)	–
	DMLF	7.20–9.60 8.49 (8.73%)	7.10–12.10 9.42 (13.38%)	7.90–14.00 11.22 (10.95%)
	FPS	6.10–10.20 8.64 (12.30%)	6.70–11.00 9.19 (12.17%)	9.10–12.30 10.47 (9.81%)
	FMLF	–	8.20–12.20 9.85 (9.00%)	2.30–2.80 2.62 (4.95%)
	MMLF	–	–	10.60–11.70 11.13 (5.00%)
	DCF	8.20–9.90 9.00 (8.20%)	7.30–10.60 9.25 (11.34%)	–
Tail length (C)	DM	4.40–9.40 7.34 (11.27%)	6.30–9.80 7.95 (10.32%)	6.10–10.60 9.29 (15.96%)
	RF	6.60–8.30 7.59 (7.25%)	–	7.30–12.50 10.77 (11.56%)
	RV/FM	6.30–9.00 7.63 (7.80%)	7.10–9.10 7.90 (7.50%)	9.20–12.60 11.09 (10.36%)
	RV	6.00–8.20 7.20 (10.28%)	6.00–8.70 7.49 (9.31%)	–
	DMLF	5.90–8.90 7.49 (10.09%)	6.00–10.90 8.23 (15.03%)	7.20–12.30 10.47 (10.14%)
	FPS	4.70–9.40 7.16 (15.09%)	5.50–10.20 7.82 (15.59%)	8.30–12.10 10.03 (12.54%)
	FMLF	–	7.20–10.50 9.14 (11.04%)	6.40–12.80 10.81 (12.79%)
	MMLF	–	–	9.30–10.60 10.00 (5.72%)
	DCF	6.90–8.20 7.48 (6.84%)	5.90–8.90 7.76 (11.89%)	–

* Biotope designations as in Table 1.

Table 4. Summary of the analysis of discriminant function of external characters of mice of the genus *Sylvaemus* in the studied biotopes (statistically significant values are highlighted in bold)

Таблиця 4. Резюме аналізу дискримінантної функції екстер'єрних ознак мишаків роду *Sylvaemus* в досліджених біотопах (жирним виділено статистично значущі значення)

Species	External character*	Wilks' Lambda	Partial Lambda	F-remove (6.331)	p-level	Toler.	1-Toler. (R-Sqr.)
<i>S. uralensis</i>	<i>P</i>	0.88	0.96	2.30	p < 0.05	0.87	0.13
	<i>L</i>	0.92	0.92	4.62	p < 0.001	0.52	0.48
	<i>C</i>	0.87	0.97	1.73	p > 0.1	0.52	0.48
<i>S. sylvaticus</i>	<i>P</i>	0.75	0.78	8.27	p < 0.001	0.66	0.34
	<i>L</i>	0.64	0.92	2.65	p < 0.05	0.46	0.54
	<i>C</i>	0.70	0.84	5.84	p < 0.001	0.41	0.59
<i>S. tauricus</i>	<i>P</i>	0.84	0.86	3.40	p < 0.01	0.64	0.36
	<i>L</i>	0.76	0.96	0.97	p > 0.1	0.40	0.60
	<i>C</i>	0.75	0.97	0.68	p > 0.1	0.45	0.55

* *P*—hind foot length, *L*—body length, *C*—tail length.

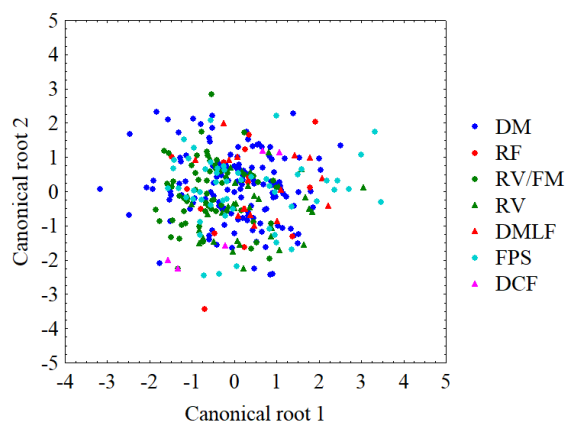


Fig. 1. Distribution of *S. uralensis* based on external characters in the studied biotopes according to the first two canonical roots.

Рис. 1. Розподіл *S. uralensis* за екстер'єрними ознаками в досліджених біотопах у просторі значень першої і другої канонічних змінних.

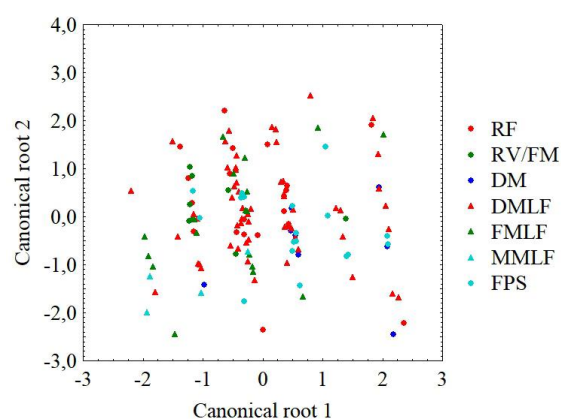


Fig. 2. Distribution of *S. tauricus* based on external characters in the studied biotopes according to the first two canonical roots.

Рис. 2. Розподіл *S. tauricus* за екстер'єрними ознаками в досліджених біотопах у просторі значень першої і другої канонічних змінних.

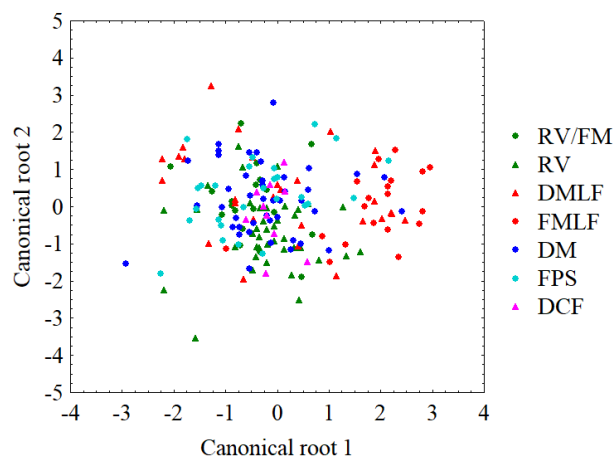


Fig. 3. Distribution of *S. sylvaticus* based on external characters in the studied biotopes according to the first two canonical roots.

Рис. 3. Розподіл *S. sylvaticus* за екстер'єрними ознаками в досліджених біотопах у просторі значень першої і другої канонічних змінних.

The external characters of each species contributed to the distribution in the same way as in the previous analysis, with the hind foot length and tail length contributing the most (Table 6). The correctness of the classification of individuals by external characters depending on the level of syntopy in the studied habitats is 46% for *S. uralensis* (the highest for US 87%), 55% for *S. sylvaticus* (the highest for SU 73%, ST 69%), 46% for *S. tauricus* (the highest for UST 97%). The least variable external characters were in the UT sample of *S. uralensis* and in the TU sample of *S. tauricus*.

Morphospaces of the samples depending on the level of syntopy in the studied habitats, according to the distribution of external characters, overlap in all three species (Figs 4–5), but in *S. sylvaticus* the ST sample stands out (Fig. 6), (Table 7).

It should be noted that the greatest confusion in identification occurs in forest habitats, namely in dry and fresh maple-linden-oak forests. In the studied oak forests in Kharkiv Oblast, only two species are found—*S. sylvaticus* and *S. tauricus*, whereas *S. uralensis* occurs only on the edges.

And it is in the oak forests that large specimens of *S. sylvaticus* are found, which are very similar in habitus to *S. tauricus*. Although the figures do not fully reflect it, in open habitats *S. sylvaticus* is closer to *S. uralensis* in absolute size, often young or moulting individuals are very similar even in fur colour. In the steppe regions of Kharkiv Oblast, *S. sylvaticus* individuals with a weakly expressed—and sometimes barely noticeable—chest spot are found. Although *S. sylvaticus* shows such trends in size changes towards *S. tauricus* and *S. uralensis*, the difference between the syntopic samples with these species is statistically significant (Table 8).

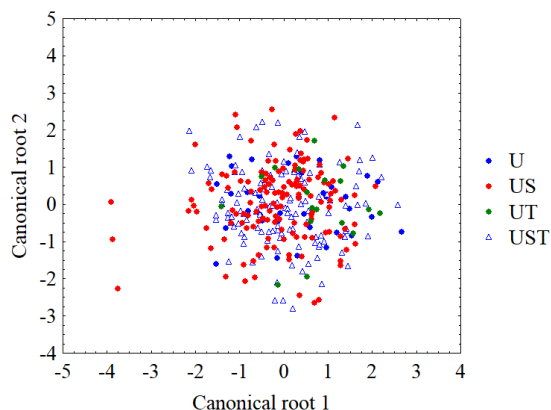


Fig. 4. Distribution of *S. uralensis* based on external characters depending on the level of syntopy according to the first two canonical roots.

Рис. 4. Розподіл *S. uralensis* за екстер'єрними ознаками в залежності від рівня синтопії у просторі значень першої і другої канонічних змінних.

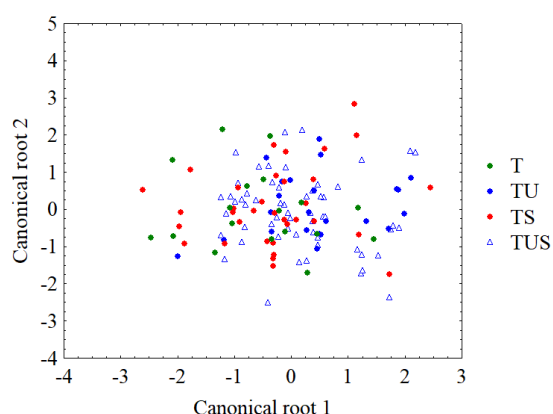


Fig. 5. Distribution of *S. tauricus* based on external characters depending on the level of syntopy according to the first two canonical roots.

Рис. 5. Розподіл *S. tauricus* за екстер'єрними ознаками в залежності від рівня синтопії у просторі значень першої і другої канонічних змінних.

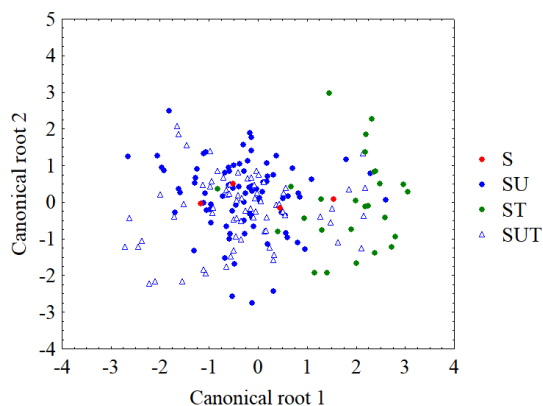


Fig. 6. Distribution of *S. sylvaticus* based on external characters depending on the level of syntopy in the studied biotopes according to the first two canonical roots.

Рис. 6. Розподіл *S. sylvaticus* за екстер'єрними ознаками в залежності від рівня синтопії в досліджених біотопах у просторі значень першої і другої канонічних змінних.

Table 5. Variability of absolute values of the external characters of mice of the genus *Sylvaemus* (min–max, mean in cm, c.v.) depending on the level and combination of syntopy in the studied biotopesТаблиця 5. Мінливість абсолютних значень екстер'єрних ознак мишаків роду *Sylvaemus* (min–max, mean в см, c.v.) в залежності від рівня і варіантів синтопії в досліджених біотопах

Character	Syntopy*	<i>S. uralensis</i>	<i>S. sylvaticus</i>	<i>S. tauricus</i>
Hind foot length (<i>P</i>)	U, S, T	1.60–2.20 1.93 (6.60%)	2.00–2.30 2.10 (6.73%)	2.40–2.80 2.62 (4.82%)
	US, SU, TU	1.70–2.20 1.94 (4.88%)	1.80–2.50 2.10 (6.47%)	2.30–2.80 2.50 (5.39%)
	UT, ST, TS	1.80–2.00 1.93 (3.07%)	2.10–2.50 2.40 (4.33%)	2.30–2.80 2.59 (4.79%)
	UST	1.70–2.30 1.95 (5.66%)	1.70–2.40 2.09 (8.19%)	2.30–2.70 2.53 (5.00%)
Body length (<i>L</i>)	U, S, T	6.10–10.10 8.73 (11.08%)	8.90–9.70 9.25 (3.69%)	9.10–14.00 11.46 (11.80%)
	US, SU, TU	7.40–10.60 8.93 (7.59%)	7.00–11.10 9.46 (9.20%)	9.10–12.70 10.98 (9.28%)
	UT, ST, TS	7.30–9.90 8.44 (8.43%)	8.10–12.20 9.99 (10.41%)	7.90–13.10 11.41 (9.65%)
	UST	6.60–10.40 8.85 (9.27%)	6.70–11.00 9.11 (10.43%)	7.30–13.50 10.92 (12.36%)
Tail length (<i>C</i>)	U, S, T	4.70–8.50 7.32 (11.73%)	7.10–9.30 8.40 (11.21%)	8.90–12.60 10.63 (9.40%)
	US, SU, TU	5.10–9.40 7.40 (11.09%)	5.90–10.20 7.90 (10.11%)	8.20–12.20 10.35 (8.94%)
	UT, ST, TS	5.50–8.90 7.34 (10.90%)	7.20–10.90 9.12 (12.16%)	6.40–12.80 10.63 (12.04%)
	UST	4.40–9.20 7.35 (11.14%)	5.50–10.30 7.65 (12.88%)	6.10–12.50 10.33 (13.20%)

* U—*S. uralensis*; S—*S. sylvaticus*; T—*S. tauricus*.Table 6. Summary of the analysis of discriminant function of external characters of mice of the genus *Sylvaemus* depending on the level of syntopy in the studied biotopes (statistically significant values are highlighted in bold)Таблиця 6. Резюме аналізу дискримінантної функції екстер'єрних ознак мишаків роду *Sylvaemus* в залежності від рівня синтопії в досліджених біотопах (жирним виділено статистично значущі значення)

Species	Exterior character*	Wilks' Lambda	Partial Lambda	F-remove (6.331)	p-level	Toler.	1-Toler. (R-Sqr.)
<i>S. uralensis</i>	<i>P</i>	0.97	1.00	0.32	$p > 0.1$	0.86	0.14
	<i>L</i>	1.00	0.97	3.70	$p < 0.05$	0.51	0.49
	<i>C</i>	0.98	0.99	1.40	$p > 0.1$	0.51	0.49
<i>S. sylvaticus</i>	<i>P</i>	0.76	0.80	15.54	$p < 0.001$	0.74	0.26
	<i>L</i>	0.63	0.95	3.28	$p < 0.05$	0.50	0.50
	<i>C</i>	0.64	0.94	4.12	$p < 0.05$	0.47	0.53
<i>S. tauricus</i>	<i>P</i>	0.96	0.93	3.40	$p < 0.05$	0.63	0.37
	<i>L</i>	0.90	0.99	0.37	$p > 0.01$	0.38	0.62
	<i>C</i>	0.90	0.99	0.29	$p > 0.1$	0.42	0.58

* *P*—hind foot length, *L*—body length, *C*—tail length.

The opinion on morphological changes in *S. sylvaticus* depending on syntopy with the competing sibling species *S. tauricus* is ambiguous. Most authors argue that allotopic and syntopic populations do not differ [Niethammer 1969; Alcantara 1991; Mikulova & Frynta 2001; Barciova & Macholan 2006]. Some point to a tendency to increased size in allotopic populations [Amori & Contoli 1986], others to increased size in syntopic populations. There is an assumption that the nature of morphological changes in *S. sylvaticus* is subject to geographical variability and manifests itself differently in different parts of the range. It is also worth remembering that the pair of *sylvaticus*–*tauricus* is characterised by opposite clinal size variability, which also leaves its mark on the nature of morphological changes [Filippucci *et al.* 1989].

In this study, *S. sylvaticus* tended to increase in size in syntopic populations with *S. tauricus*, as observed in oak forests. The ST samples were statistically significantly different from the others in terms of the mean values of all external characters, especially in the hind foot length (Table 7). In terms of body and tail length, only the difference with the allotopic sample was not statistically significant. In European syntopic populations of *S. sylvaticus*, changes also occur in body and skull measurements, especially hind foot length, tail length, and tooth length [Mikulova & Frynta 2001].

Table 7. Mahalanobis distances (D_M) among the syntopic samples of *S. sylvaticus* by external charactersТаблиця 7. Дистанції Махаланобіса (D_M) між синтопічними вибірками *S. sylvaticus* за екстер'єрними ознаками

Exterior character D_M / p-values	Sample	S	SU	ST	SUT
Hind foot length (P)	Mean	2.10 cm	2.10 cm	2.40 cm	2.09 cm
	S	–	0.9876*	0.0002	0.9424*
	SU	0.0001	–	0.0000	0.8550*
	ST	4.0372	4.0694	–	0.0000
	SUT	0.0014	0.0009	4.1880	–
Body length (L)	Mean	9.25 cm	9.46 cm	9.99 cm	9.11 cm
	S	–	0.6581*	0.1371*	0.7735*
	SU	0.0514	–	0.0111	0.0199
	ST	0.6433	0.3309	–	0.0000
	SUT	0.0219	0.1405	0.9026	–
Tail length (C)	Mean	8.40 cm	7.90 cm	9.12 cm	7.65 cm
	S	–	0.2880*	0.1466*	0.1158*
	SU	0.2972	–	0.0000	0.0971*
	ST	0.6129	1.7638	–	0.0000
	SUT	0.6582	0.0708	2.5415	–

* $p > 0.1$.Table 8. Comparison of external characters of mice of the genus *Sylvaemus* by Student's t -test in syntopic samples US–SU (top of the table) and ST–TS (bottom of the table)Таблиця 8. Порівняння екстер'єрних ознак мишаків роду *Sylvaemus* за t -критерієм Стьюдента в синтопічних вибірках US–SU (верхня частина таблиці) та ST–TS (нижня частина таблиці)

External character	Mean US	Mean SU	t-value	df	p	Std. Dev. US	Std. Dev. SU	F-ratio Variances	p Variances
P	1.94	2.10	-10.37	234	$p < 0.001$	0.09	0.14	2.05	0.0001
L	8.93	9.46	-5.20	234	$p < 0.001$	0.68	0.87	1.65	0.008
C	7.40	7.90	-4.51	234	$p < 0.001$	0.82	0.80	1.06	0.79
External character	Mean ST	Mean TS	t-value	df	p	Std. Dev. ST	Std. Dev. TS	F-ratio Variances	p Variances
P	2.40	2.59	-6.47	58	$p < 0.001$	0.10	0.12	1.43	0.36
L	9.99	11.41	-5.06	58	$p < 0.001$	1.04	1.10	1.12	0.78
C	9.12	10.63	-4.78	58	$p < 0.001$	1.11	1.28	1.33	0.46

 P —hind foot length, L —body length, C —tail length. Statistically significant values are highlighted in bold.

Conclusions

1. No differences in external characters were found in mice of the genus *Sylvaemus* inhabiting different habitats; the morphospaces of the samples overlap in all three species.

2. Depending on the level of syntopy in the studied biotopes, according to the distribution of external characters, the sample of *S. sylvaticus* in syntopy with *S. tauricus* stands out noticeably.

3. Being in syntopy with *S. tauricus*, *S. sylvaticus* has statistically significantly higher mean values of body measurements.

Acknowledgements

I sincerely thank I. Zagorodniuk for discussing research materials and editing the manuscript. This study was carried out as part of the doctoral research project 'Peculiarities of relationships and the problem of determining the species affiliation of wood mice of the genus *Sylvaemus* in conditions of sympatry.'

References

- Alcantara, M. 1991. Geographical variation in body size of the wood mouse *Apodemus sylvaticus* L. *Mammal Review*, **21**: 143–150. [CrossRef](#)
- 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](#)
- Barciova, 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](#)
- 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.
- 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](#)
- Kucheruk, V. V. 1952. Quantitative registration of the most important species of harmful rodents and shrews. *Methods of Accounting for the Number and Geographical Distribution of Terrestrial Vertebrates*. USSR Academy of Sciences, Moscow, 9–46. [In Russian]
- Lashkova, E. I., I. I. Dzeverin. 2004. The possible role of interspecific competition in the formation of specific geographic ranges in wood mice *Sylvaemus* (Rodentia, Muridae). *Vestnik zoologii*, **38** (6): 41–46. [In Russian]
- Markovska, O. 2023. Identification of species of the genus *Sylvaemus* of north-eastern Ukraine by metric characters. *Theriologia Ukrainica*, **25**: 68–86. [CrossRef](#)
- Mikulova, P., D. Frynta. 2001. Test of character displacement in urban populations of *Apodemus sylvaticus*. *Canadian Journal of Zoology*, **79**: 794–801. [CrossRef](#)
- Montgomery, W. I. 1981. A removal experiment with sympatric populations of *Apodemus sylvaticus* (L.) and *A. flavicollis* (Melchior) (Rodentia, Muridae). *Oecologia*, **51**: 123–132. [CrossRef](#)
- Niethammer, J. 1969. Zur frage der introgression bei den walmäusen *Apodemus sylvaticus* und *A. flavicollis* (Mammalia, Rodentia). *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, **7**: 77–127. [CrossRef](#)
- Numerov, A. D., A. S. Klimov, E. I. Trufanova. 2010. *Field studies of Terrestrial Vertebrates*. Voronezhsky State University, Voronezh, 1–301. [In Russian]
- 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.
- Zagorodniuk, I. 2002. *Field Key to Small Mammals of Ukraine*. National Museum of Natural History, NAS of Ukraine, Kyiv, 1–60. (Series: Proceedings of the Theriological School; Vol. 5). [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. 2007. Conflict through coincidence of niches in sibling species: estimation using Hutchinsonian ratio. *Scientific Bulletin of Uzhhorod University, Series Biology*, **20**: 5–13. [In Ukrainian]



CRANIOLOGICAL ANALYSIS OF THE MUSKRAT (*ONDATRA ZIBETHICUS*) FROM DIFFERENT RIVER BASINS OF UKRAINE

Denys Lazariev^{1,2} , Zoltán Barkaszi² 

Key words

muskrat, craniological analysis,
geometric morphometrics, intro-
duction, river basins of Ukraine

doi

<http://doi.org/10.53452/TU2608>

Article info

submitted 12.12.2023
revised 28.12.2023
accepted 30.12.2023

Language

English, Ukrainian summary

Affiliations

¹I. I. Schmalhausen Institute of
Zoology, NAS of Ukraine (Kyiv,
Ukraine); ²National Museum of
Natural History, NAS of Ukraine
(Kyiv, Ukraine)

Correspondence

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

Abstract

The paper presents the results of a comprehensive craniological analysis of muskrats (*Ondatra zibethicus* Linnaeus, 1766) from five river basins of Ukraine: Dnipro (Lower Dnipro, Kherson Oblast), Snihurivka (irrigation canal, Mykolaiv Oblast), Danube (Lower Danube, Odesa Oblast), Dnister (Middle Dnister, Lviv and Ternopil oblasts), and Donets (Siversky Donets, Luhansk and Kharkiv oblasts). In total, 72 skulls were analysed using methods of traditional and geometric morphometrics. The craniometrical analysis included 14 measurements that describe general dimensions of the skull and its elements, whereas shape analysis was carried out separately for the dorsal and ventral surfaces of the skull and the buccal surface of the left mandible. The study revealed that muskrats from the Donets basin have the smallest skulls, whereas the other four samples greatly overlap. According to the results of multivariate analyses (PCA, CVA), the length and height of the mandible contribute the most into the differentiation of the samples. Geometric morphometrics showed that the most important distinguishing features include the shape of the nasal and parietal bones on the dorsal side, and of structures mainly related to the diastema and proximal part of the hard palatine on the ventral side. The most significant differences between the five samples, however, depend on the shape and relative orientation of the elements of the ascending ramus of the jaw—the coronoid, condylar, and angular processes, as well as the shape of bights between them and of the adjacent curvatures on the dorsal and ventral sides of the ascending ramus. The revealed features allow suggesting that the main contributing factors into the variation of geographically distinct populations include diet and feeding adaptations on the one hand, and possible spatial relationships and origin on the other. The Ukrainian sample also notably differs from muskrats from geographically distant regions by the mean values of several craniometrical characters, also indicating that animals in areas of secondary introduction have smaller cranial dimensions.

Cite as

Lazariev, D., Z. Barkaszi. 2023. Craniological analysis of the muskrat (*Ondatra zibethicus*) from different river basins of Ukraine. *Theriologia Ukrainica*, **26**: 71–86. [In English, with Ukrainian summary]

Краніологічний аналіз ондатри (*Ondatra zibethicus*) з різних річкових басейнів України

Денис Лазарєв, Золтан Баркасі

Резюме. У статті представлено результати комплексного краніологічного дослідження ондатр (*Ondatra zibethicus* Linnaeus, 1766) з п'яти річкових басейнів України: Дніпро (Нижній Дніпро, Херсонська обл.), Снігурівка (іригаційний канал, Миколаївська обл.), Дунай (Нижній Дунай, Одеська обл.), Дністер (Середній Дністер, Львівська і Тернопільська обл.) та Донець (Сіверський Донець, Луганська і Харківська обл.). Усього проаналізовано 72 черепи методами традиційної та геометричної морфометрії. Краніометричний аналіз проведено на промірах 14 ознак, що характеризують загальні розміри черепа та його окремих елементів, а аналіз форми черепа проведено окремо для дорсальної і вентральної сторони черепа та щічної сторони лівої нижньої щелепи. Дослідження показало, що ондатри із басейну Дінця мають найменші черепи, тоді як інші чотири вибірки значно перекриваються. За результатами багатовимірних методів аналізу (ГК та КЗ), довжина і висота нижньої щелепи найбільше впливає на диференціацію вибірок. Геометрична морфометрія показала, що найбільш важливі ознаки, що розрізняють досліджені вибірки включають форму носових та тім'яних кісток на дорсальній стороні черепа, а також форму структур, переважно пов'язаних з діастемою та проксимальною частиною твердого піднебіння на вентральній стороні черепа. Найбільш значимі відмінності між п'ятьма вибірками, однак, залежать від форми та відносної орієнтації елементів висхідної гілки нижньої щелепи — вінцевого, виросткового та кутового відростків, а також форми вирізок між ними та прилеглих країв з дорсальної та вентральної сторони відростка. Виявлені особливості дозволяють припустити, що провідну роль у мінливості географічно відділених популяцій мають, з одного боку, раціон та трофічні адаптації, а з іншого — можливі просторові взаємини та походження. Вибірка з України помітно відрізняється від ондатр із географічно віддалених регіонів за середніми значеннями низки краніометричних ознак, що також вказує на те, що для тварин із ареалів вторинної інтродукції характерно менші розміри черепа.

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

Introduction

Craniological analysis allows estimating the morphological variation between animal populations that are isolated or geographically distant. Muskrat skull specimens present a particularly intriguing subject for such investigations, given that the species was introduced and is non-native to the Eurasian continent. Morphological traits of animals from distant geographic or isolated populations may manifest distinct features, which are available to study and characterisation through morphometric analysis of their skulls.

In the territory of Ukraine, muskrats were introduced in 1945 to 1966. The history of fauna enrichment by means of introduction of this rodent is documented in several works by both Ukrainian and foreign researchers [Lavrov 1957; Kolosov & Lavrov 1968]. The introduction of muskrats to Ukraine was secondary. Animals for the introduction were sourced from the Kurgan region of Russia [Pavlov *et al.* 1973], where this species had been introduced earlier. The release of these animals in Ukraine in 1944–1945 resulted in the formation of the first stable populations. In the lower reaches of the Dnipro River, 1677 muskrats were released from the Arkhangelsk region of Russia, leading to the rapid establishment of a large population [Volokh 2014].

Since their introduction to Ukraine, muskrats have established stable populations in various river basins across the country, colonising even the most remote rivers. Over time, these populations have reached their peak numbers, demonstrating a certain stabilisation in population dynamics, with some regions experiencing a notable decline in muskrat numbers. Several studies have been conducted on muskrat habitats and population sizes in different regions of Ukraine [Panov 2002; Volokh 2014; Lazarev 2023].

Studies of muskrat skulls from geographically distant populations have revealed distinct variation patterns among representatives of different regions. Particularly noteworthy are the differences in size and shape observed in skulls or their discrete elements, which have proven to be crucial aspects of the analysis [Skyriene & Paulauskas 2014; Otgonbaatar & Shar 2019; Chueva *et al.* 2020 and others].

The aim of this study is to carry out a detailed craniological analysis of muskrats originating from various river basins of Ukraine using methods of linear and geometric morphometrics.

Materials and Methods

In total, 72 skulls of adult muskrats from five river basins of Ukraine were used for analyses:

- (1) Lower Dnipro River, Kherson Oblast: $n = 19$, leg. O. Gizenko, 1960–1961, collections of NMNH;
- (2) Snihurivka irrigation canal (Inhulets River), Mykolaiv Oblast: $n = 15$, leg. D. Berestennikov, 1963, collections of NMNH;
- (3) Danube river basin, Odesa Oblast: $n = 15$: leg. V. Samosh ($n = 10$), 1962–1963, collections of NMNH; leg. M. Heheniuk ($n = 4$), 1973, collections of ZM KNU;
- (4) Dnister river basin: $n = 19$: leg. K. Tatarynov ($n = 16$), Lviv Oblast, 1949–1950, collections of SMNH; leg. Govda ($n = 3$), Ternopil Oblast, 1962–1963, collections of ZM LNU;
- (5) Siverskyi Donets river basin, $n = 4$: leg. O. V. Kondratenko ($n = 2$), Luhansk Oblast, Serebrianka forestry, 1995–1996, collections of NMNH; leg. G. Tkach, O. Zorya ($n = 2$), Pechenihy Reservoir, Kharkiv Oblast, 01.09.1995, collections of KhNU.

The studied specimens are housed in the collections of the Department of Zoology at the National Museum of Natural History of the National Academy of Sciences of Ukraine (NMNH, Kyiv, Ukraine), the State Museum of Natural History of the National Academy of Sciences of Ukraine (SMNH, Lviv, Ukraine), the Zoological Museum of Taras Shevchenko National University of Kyiv (ZM KNU, Kyiv, Ukraine), the Zoological Museum of Ivan Franko National University of Lviv (ZM LNU, Lviv, Ukraine), and the Department of Zoology and Animal Ecology at V. N. Karazin National University of Kharkiv (KhNU, Kharkiv, Ukraine). The majority of muskrat skulls, including those in the collections of SMNH and NMNH, were collected during two periods: 1949–1950 and 1960–1963, respectively. By this time, large populations of these animals had already emerged in many regions of Ukraine, and expansion was ongoing, although efforts on animal resettlement continued to be undertaken.

In total, 14 craniometrical characters were analysed [after Zagorodniuk 2012]: CBL—condylobasal length; CRH—cranial height; CRB—braincase width; ZYG—zygomatic width; IOR—interorbital width; ROH—rostral height; FIL—incisive foramina length; BUL—auditory bulla length; BUB—auditory bulla width; DBM—upper molars alveolar length; dbm—lower molars alveolar length; DIA—diastema length; MAL—mandible length; and MAH—mandible height (Fig. 1). Measurements were taken by calliper with an accuracy of 0.1 mm.

Basic descriptive statistics were calculated, including minimum (min), maximum (max), and mean (M) values, standard deviation (SD), and coefficient of variation (CV), for each of the five samples. The Shapiro–Wilk test was applied to analyse the distribution of the datasets; the null hypothesis was rejected at a significance level of $p < 0.05$. Consequently, the characters BUL ($p = 0.005$) and dbm ($p = 0.002$) were excluded from further analyses. The equality of means of the samples was tested by MANOVA; uncorrected p -values have been considered for the acceptance or rejection of the null hypothesis. The variation of linear characters was also analysed by multivariate ordination methods (principal component analysis, PCA and canonical variate analysis, CVA). All calculations were carried out in PAST 4.16c [Hammer *et al.* 2001].

The shape variation of muskrat skulls was analysed using methods of geometric morphometrics [Klingenberg & McIntyre 1998]. For each geographic sample, three sets of landmarks were selected on the dorsal (50 landmarks) and ventral surface (50) of the skull and on the buccal surface of the left mandible (25) (Fig. 2). Most of the analysed landmarks were selected based on previous studies of cranial shape variations (see Table 1).

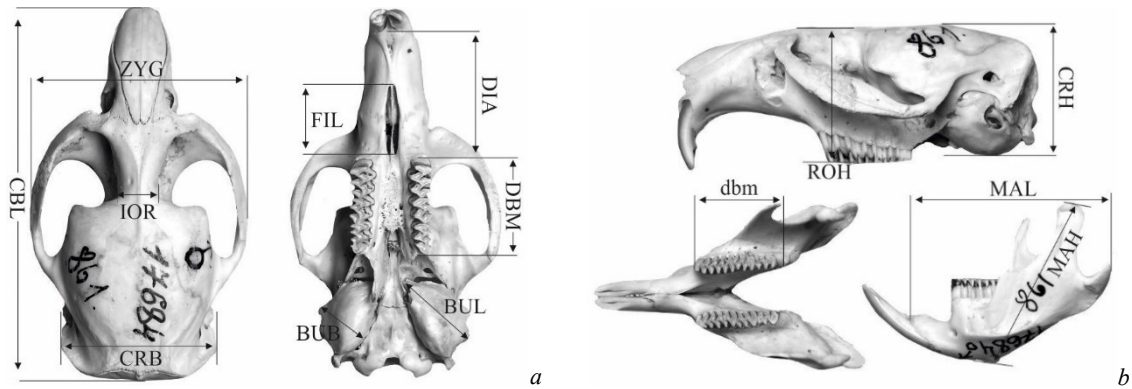


Fig. 1. Skull measurements of *Ondatra zibethicus* analysed in this study: (a) dorsal and ventral sides of the skull; (b) lateral side of the skull, dorsal and lateral sides of the mandible.

Рис. 1. Досліджені проміри черепа *Ondatra zibethicus*: (a) дорсальна і вентральна сторони черепа; (b) латеральна сторона черепа, дорсальна і латеральна сторони нижньої щелепи.

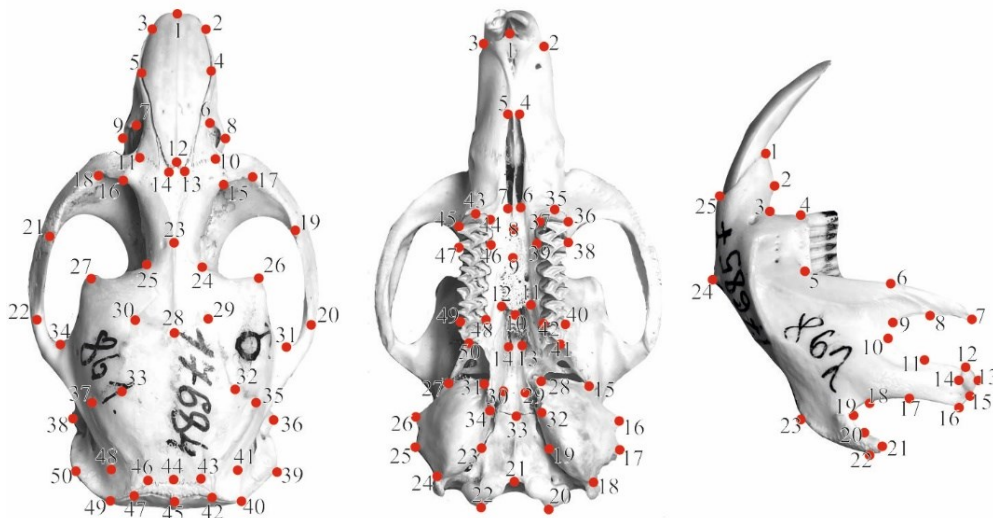


Fig. 2. Landmarks on the dorsal and ventral surfaces of the skull and on the buccal surface of the left mandible used in geometric morphometrics analysis.

Рис. 2. Орієнтири на дорсальній та вентральній поверхні черепа та на щічній поверхні лівої нижньої щелепи, аналізовані методами геометричної морфометрії.

The software tpsUtil32 and tpsDig232 were used to generate the corresponding landmark datasets based on the digital images of skulls. The analysis of skull shape variation was carried out in MorphoJ [Klingenberg 2011]. Due to the incompleteness of some skulls, one skull from the Donets dataset was excluded from all analyses, and two skulls from the Dnister dataset basin were excluded from the ventral surface analysis.

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

Table 1. Landmarks selected for shape analysis of the skull and mandible

Таблиця 1. Орієнтири, вибрані для аналізу форми черепа та нижньої щелепи

Surface	Description of landmarks
Dorsal surface of the skull (50)	1 ¹ , 2, 3, 4 ¹ , 5 ¹ , 6, 7, 8 ² , 9 ² , 12 ¹ , 13 ¹ , 14 ¹ —points on the edges and at the junction of the nasal bone sutures; 10 ³ , 11 ³ —midpoints of the sutures between the zygomatic bones and nasal bones; 15 ¹ , 16 ¹ , 17 ^{2,6} , 18 ^{2,6} , 19 ³ , 20 ³ , 21 ³ , 22 ⁴ , 24 ⁴ , 25 ⁴ , 26 ⁴ , 27 ⁴ , 31 ^{1,6} , 34 ^{1,6} —marks at the angles and sutures around the orbits; 23, 24 ⁴ , 25 ⁴ , 26 ⁴ , 27 ⁴ , 28 ^{1,4} —points on the edges of the axial suture; 29 ⁴ , 30 ⁴ , 32, 33, 35, 37—marks indicating the angles of the parietal bones; 43, 44 ^{4,6} , 46—points in the middle and edges of the suture between the occipital and parietal bones; 36, 38—extreme lateral points of the auditory bullae; 39, 40, 41 ⁴ , 42 ¹ , 45 ¹ , 47 ¹ , 48 ⁴ , 49, 50—points on the edges and dots marking the angles of the occipital bones.
Ventral surface of the skull (50)	1 ^{1,2,5} , 2 ¹ , 3 ¹ —lateral and midpoints of the incisor base; 4 ¹ , 5 ¹ , 6 ¹ , 7 ¹ —points on the edges of the incisive foramina; 8 ⁵ , 9, 10 ^{1,5} , 11 ³ , 12 ^{1,3} —points on the edges, axis, and sutures of the palatine bone; 13 ¹ , 14 ¹ —points on the edges of the palatine bone; 15 ⁶ , 16, 17 ^{1,6} , 18 ⁶ , 19 ^{1,6} , 28 ¹ , 32 ^{1,6} , 23 ⁶ , 24 ⁶ , 25 ^{1,6} , 26, 27 ^{1,6} , 31 ¹ , 34 ^{1,6} —points on the edges and angles of the auditory bullae; 29, 30 ¹ —points on the edges of the narrowest space between the auditory bullae; 33 ¹ —midpoint between the auditory bullae; 20 ¹ , 21 ^{1,5} , 22 ^{1,2} —points on the edges and angles of the occipital bones in the area of the foramen magnum; 35 ¹ , 36, 37, 38, 39, 40, 41 ¹ , 42 ¹ , 43 ¹ , 44, 45, 46, 47, 48, 49, 50 ¹ —extreme points of the upper molar alveoli.
Buccal surface of the left mandible (25)	1 ⁶ , 2 ⁶ , 3 ⁶ —points on the edges and angles of the diastema; 4 ⁶ —the point between the jaw and the first molar; 5 ⁶ , 6 ⁶ , 7 ⁶ , 8, 9—coronoid process; 10, 11, 16 ⁶ , 17 ⁶ , 18 ⁶ —condyloid process; 12 ⁶ , 13, 14, 15—points on the edges of the joint; 19 ⁶ , 20 ⁶ , 21 ⁶ , 22 ⁶ , 23 ⁶ —points on the edges of the angular process; 24 ⁶ , 25 ⁶ —points on the edges of the mandible body.

References: (1) Lalis *et al.* 2009; (2) Quintela *et al.* 2016; (3) Maga *et al.* 2015; (4) Chueva *et al.* 2020; (5) Cox *et al.* 2013; (6) Ge *et al.* 2015.

Results of Linear Morphometrics

According to the absolute values of the 14 craniometrical characters studied, muskrats of all the five geographical samples have rather similar dimensions (Table 2). The Donets sample is characterised by smaller values of characters that are related to the general dimensions of the skull, both the rostral and neurocranial parts, such as condylobasal length (CBL), cranial height (CRH), braincase width (CRB), diastema length (DIA), and incisive foramina length (FIL), as well as mandible length (MAL). The other four samples are characterised by rather similar values of these characters, except for the Dnipro sample that demonstrate larger values of auditory bulla width (BUB).

The highest coefficients of variation (CV) are shown for such characters as incisive foramina length (FIL) and auditory bulla length (BUL). The most variable characters also include diastema length (DIA) in the Snihurivka and Danube samples, zygomatic width (ZYG) in the Snihurivka and Dnipro samples, and interorbital width (IOR) in the Dnipro and Donets samples.

However, in general, even these small differences appear to be significant ($p < 0.05$) between most of the analysed samples. Despite having smaller general dimensions of the skull, the Donets sample demonstrates no significant differences ($p > 0.05$) from the other four samples. Similarly, the Danube sample also does not differ significantly from the Dnister population ($p = 0.08$).

Principal component analysis (PCA) of the craniometrical characters of muskrats revealed that the first two components describe 81% of total variance, of which PC1 describes 74% (Table 3). All characters score positively on the first principal component and the highest loadings have the characters CBL and ZYG, which describe the general length and width of the skull.

The characters MAL, ROH, DIA, MAH, and CRB also score relatively largely, which are also related to general cranial dimensions. Accordingly, only the Donets sample separates along PC1, whereas the other samples largely overlap (Fig. 3 *a*). They demonstrate some degree of variation along PC2, the highest loadings on which have the characters of the mandible, i.e. MAL and MAH. The characters CBL, ZYG, and MAL also have the highest loadings on PC3.

On the other hand, canonical variates analysis (CVA) also confirms the differences between the Snihurivka, Danube, Dnipro, and Dnister samples, between the Danube and Dnipro samples, and between the Dnipro and Dnister samples (Fig. 3 b).

Table 2. Results of measurements of *Ondatra zibethicus* skulls in five samples from the territory of Ukraine

Таблиця 2. Результати вимірів черепів *Ondatra zibethicus* із п'яти вибірок із території України

Charac- ters	Dnipro, n = 19		Snihurivka, n = 15		Danube, n = 15		Dnister, n = 19		Donets, n = 4	
	min-max M±SD	CV	min-max M±SD	CV	min-max M±SD	CV	min-max M±SD	CV	min-max M±SD	CV
CBL	57.4–66.9 61.2±2.3	3.7	54.5–67.0 60.9±3.6	5.9	54.2–63.0 60.0±2.9	4.8	56.6–66.6 62.1±2.9	4.7	52.2–60.0 56.1±3.3	5.9
CRH	20.5–24.9 22.1±1.0	4.6	20.0–23.2 21.7±1.0	4.7	20.0–24.2 22.0±1.5	6.8	21.0–25.4 22.5±1.3	5.6	18.0–20.0 19.1±0.9	4.5
CRB	24.7–28.0 26.6±0.9	3.3	24.0–28.2 25.9±1.3	4.9	23.9–30.1 26.9±2.1	7.8	24.8–28.1 27.0±1.0	3.6	22.0–24.2 23.4±1.0	4.2
ZYG	31.1–42.5 37.1±2.4	6.5	31.0–41.5 36.5±3.4	9.2	32.1–41.3 37.0±2.9	7.7	33.1–41.6 37.3±2.0	5.4	29.6–34.0 32.8±2.1	6.5
IOR	5.5–7.1 6.3±0.5	7.3	5.5–6.5 6.1±0.2	3.8	6.0–6.9 6.4±0.2	3.9	6.2–7.2 6.8±0.3	4.0	5.0–6.5 6.1±0.7	11.8
ROH	20.9–26.0 23.2±1.2	5.3	22.0–28.0 24.1±2.0	8.4	20.2–25.4 23.2±1.6	7.0	21.2–27.1 23.7±1.5	6.1	19.0–21.5 20.0±1.2	6.0
FIL	10.0–14.0 12.5±1.1	9.0	10.0–15.8 12.3±1.7	13.8	10.0–14.3 12.3±1.3	10.8	11.3–15.5 13.7±1.1	7.7	9.4–11.5 10.5±1.0	9.4
BUL	11.0–14.3 13.5±0.7	5.0	12.3–16 13.4±0.9	6.9	12.0–17.2 14.1±1.5	10.7	12.5–15.0 13.3±0.6	4.9	11.5–17.0 13.4±2.5	18.7
BUB	10.0–12.0 11.6±0.6	5.4	9.0–12.0 10.6±0.8	7.9	9.3–11.0 10.0±0.5	4.7	9.1–11.1 10.3±0.6	6.0	9.9–10.7 10.7±0.4	3.6
DBM	14.0–16.0 15.0±0.5	3.4	14.0–16.0 15.2±0.8	5.2	13.8–16.5 14.9±0.9	6.1	14.1–17.0 15.3±0.7	4.4	13.9–14.5 14.2±0.3	1.9
dbm	14.0–16.0 15.4±0.5	3.1	14.0–15.8 15.0±0.5	3.0	13.8–18.0 15.1±1.0	6.7	13.7–15.5 14.7±0.5	3.5	13.3–14.0 13.8±0.4	2.5
DIA	19.0–25.4 22.2±1.3	5.8	18.0–25.0 21.8±1.9	8.6	17.6–23.5 21.6±1.7	8.1	19.8–24.0 21.7±1.4	6.3	17.6–20.0 18.7±1.1	5.8
MAL	31.7–41.8 36.8±2.3	6.2	33.0–42.0 37.2±2.6	7.1	31.2–39.1 36.2±2.3	6.3	30.3–39.0 37.2±2.3	6.1	31.0–35.0 33.3±2.0	6.1
MAH	30.0–35.8 32.4±1.3	3.9	28.4–36.0 30.9±2.2	7.0	29.2–37.0 32.3±2.5	7.7	29.8–36.0 32.6±1.8	5.7	27.2–31.3 29.6±1.7	5.8

Table 3. Factor loadings of the linear craniometrical characters on the first three principal components

Таблиця 3. Факторні навантаження лінійних краніометричних ознак на перші три головні компоненти

Character	PC 1	PC 2	PC3	Character	PC 1	PC 2	PC3
CBL	0.5318	-0.1739	-0.6925	DBM	0.0829	-0.0663	-0.0570
ZYG	0.4601	0.1925	0.4007	DIA	0.2758	-0.0722	-0.1159
IOR	0.0042	0.0810	-0.0271	ROH	0.2905	0.0035	0.0066
FIL	0.1847	0.0767	-0.2331	BUB	0.0380	-0.0371	-0.0363
CRB	0.2421	0.1858	0.2505	MAL	0.3680	-0.6450	0.4413
CRH	0.1848	0.1493	0.1678	MAH	0.2729	0.6595	0.0337
				Variance, %	73.79	6.85	4.80

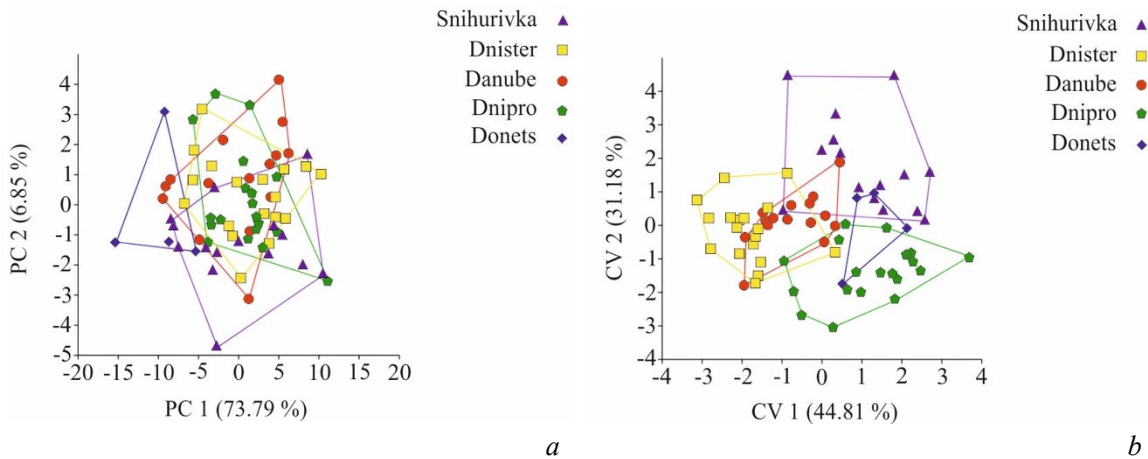


Fig. 3. The distribution of muskrat samples in the space of the first two principal components (a) and canonical variates (b) based on linear craniometrical characters.

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

Results of Geometric Morphometrics

Variation of the shape of cranial elements on the dorsal and ventral surfaces of the skull and on the buccal surface of the left mandible was analysed by utilising tools of landmark-based geometric morphometrics. The results revealed that, contrary to variation by linear characters, shape variation is more substantial between the samples, even between those that do not differ significantly by cranial dimensions.

In case of the dorsal surface of the skull, 80% of the variance is described by the first ten principal components, of which 34.81% is described by PC1 and 10.98% by PC2. The coordinates x1, x2, x3, and y32 have the highest negative scores on PC1, whereas x29, x30, and y33 have the highest positive scores. These points mark the distal end of the nasal bones and the distal and lateral ends of the parietal bones (Fig. 4 a). Meanwhile, the coordinate x23, which is on the interfrontal suture, and the coordinates y29, y30, y32, y33, and y37, which mark the lateral edges of the right and left parietal bones, have the highest loadings on PC2 (Fig. 4 b). Thus, variation of specimens along both PC1 and PC2 is mainly related to the variation of the shape of the nasal and parietal bones and of the interorbital suture, although all five samples greatly overlap (Fig. 5). Coordinates marking the lateral edges of the parietal bones (x32, x33) have the highest loadings also on PC3.

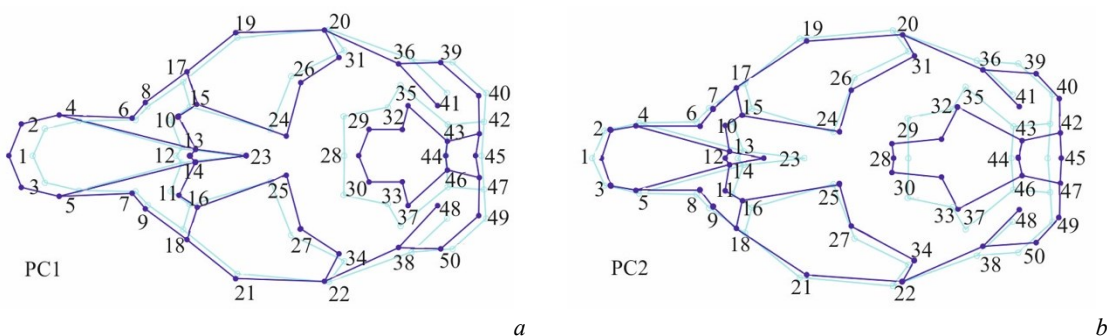


Fig 4. Variation of the shape of the dorsal surface of the skull along PC1 (a) and PC2 (b).

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

When analysing the differences between the samples from different river basins, each sample tend to form its own cloud in the space of the first two canonical variates (Fig. 6). There can also be seen a trend of variation along a geographical gradient, and animals from neighbouring river basins tend to be more similar. In particular, the lowest values of Mahalanobis distances were obtained for the samples of Snihurivka–Dnipro, Danube–Dnister, and Danube–Snihurivka basins, whereas the Donets sample is the most distant from the other four (Table 4).

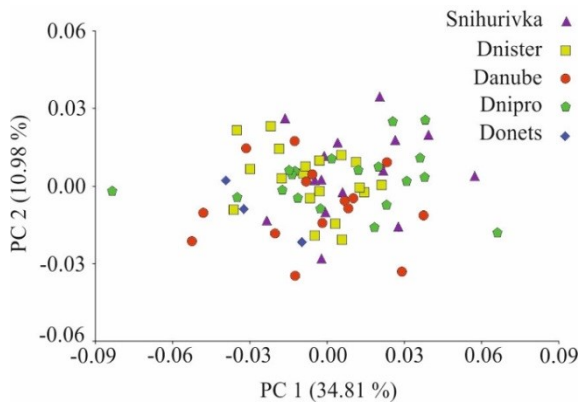


Fig. 5. Distribution of muskrat specimens from different river basins of Ukraine in the space of the first two principal components according to the shape of the dorsal surface of the skull.

Рис. 5. Розподіл зразків ондатр із різних річкових басейнів України у просторі перших двох головних компонент за формою дорсальної поверхні черепа.

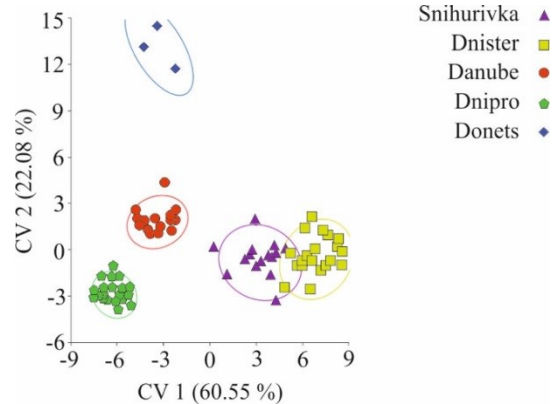


Fig. 6. Distribution of muskrat samples from different river basins of Ukraine in the space of the first two canonical variates according to the shape of the dorsal surface of the skull.

Рис. 6. Розподіл вибірок ондатр із різних річкових басейнів України у просторі перших двох канонічних змінних за формою дорсальної поверхні черепа.

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

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

$p \setminus D_M$	Donets	Danube	Dnipro	Snihurivka	Dnister
Dorsal ($F = 3.29$; $p = 0.0001$)					
Donets	—	13.8748	17.5960	16.2777	16.3975
Danube	0.1155	—	11.3034	8.8818	7.4282
Dnipro	0.0016	0.0022	—	6.5816	13.3616
Snihurivka	0.0046	0.0191	0.0003	—	10.5509
Dnister	0.0215	0.0124	0.0007	0.0140	—
Ventral ($F = 3.09$; $p = 0.0001$)					
Donets	—	11.5919	10.9412	9.5842	13.1642
Danube	0.1063	—	10.4214	6.9716	11.4761
Dnipro	0.0008	0.0246	—	8.4002	12.7166
Snihurivka	0.0287	0.1298	0.1711	—	9.8682
Dnister	0.0009	0.0006	0.0001	0.0024	—
Mandible ($F = 2.92$; $p = 0.0001$)					
Donets	—	11.6421	11.7009	12.6879	10.9933
Danube	0.0409	—	7.6189	6.6431	6.3762
Dnipro	0.0030	0.0395	—	4.8541	5.6558
Snihurivka	0.0014	0.0236	0.0018	—	7.1056
Dnister	0.0082	0.0009	0.0060	0.0006	—

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

Despite these close distances among the samples, they differ significantly except for the pair of the Donets–Danube samples, although it may be related to the small size of the Donets sample given that there is a relatively large geographical distance between these two populations.

The analysis of landmarks on the ventral surface of the skull revealed that, similarly to the dorsal surface, 80% of variance is described by the first ten principal components, of which 26.66% is described by PC1 and 13.58% by PC2. The coordinates x39 and x46 have the highest negative scores on PC1, whereas x1, x2, and x3 have the highest positive scores. These points mark the mesial edge of alveoli at the distal part of M1 and the distal end of premaxillae, respectively (Fig. 7 a). Relatively high loadings on PC1 have also the coordinates x40–x42 and x48–x50 that mark the edges of alveoli around the proximal part of M3. The variation of placement of points that mark certain alveoli also indirectly denotes the variation in the shape of the distal and proximal parts of the hard palate.

Coordinates that have the highest loadings on PC2 include x1, x40–x42, and x48–x50, which are related to the suture between the most distal points of the premaxillae at the base of the incisors, and to the edges of alveoli around the proximal part of the right and left M3, which indirectly denote the variation of the proximal part of the hard palate as well (Fig. 7 b). Relatively high scores on PC2 have also the coordinates y16–y18 and y24–y26 that describe the shape of the posterolateral edges of auditory bullae. Additionally, coordinates x6 and x7 that mark the proximal end of incisive foramina have the highest loadings on PC3.

Similarly to the case with the dorsal surface of the skull, variation of specimens along PC1 and PC2 tends to be similar and all five samples greatly overlap, although specimens from the Snihurivka sample demonstrate a wide range of variation along both principal components (Fig. 8).

Canonical variates analysis showed that samples from different river basins form separates clouds in the space of CV1 and CV2 (Fig. 9). A trend of geographical variation can also be seen among the groups. In particular, the sample from the Dnister basin is the most distant from the Donets, Dnipro, and Danube samples and the differences are significant ($p < 0.05$). On the other hand, the sample from Snihurivka is the closest to the samples from the neighbouring Dnipro and Danube basins and does not differ significantly from them (see: Table 3).

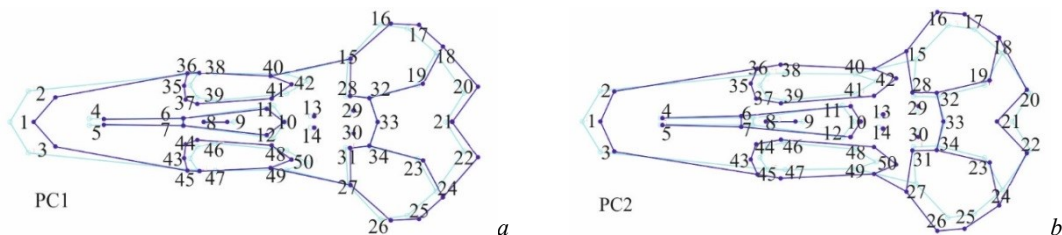


Fig. 7. Variation of the shape of the ventral surface of the skull along PC1 (a) and PC2 (b).

Рис. 7. Зміни форми вентральної поверхні черепа за ГК1 (a) та ГК2 (b).

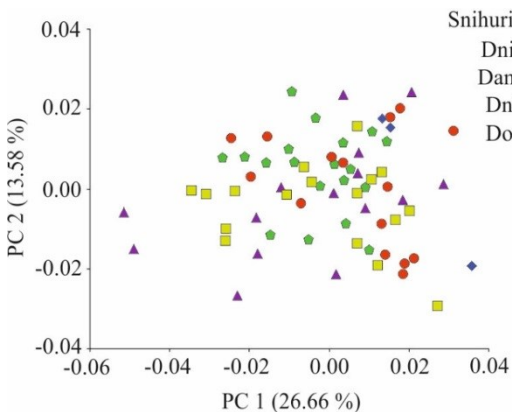


Fig. 8. Distribution of muskrat specimens from different river basins of Ukraine in the space of the first two principal components according to the shape of the ventral surface of the skull.

Рис. 8. Розподіл зразків ондатр із різних річкових басейнів України у просторі перших двох головних компонент за формою вентральної поверхні черепа.

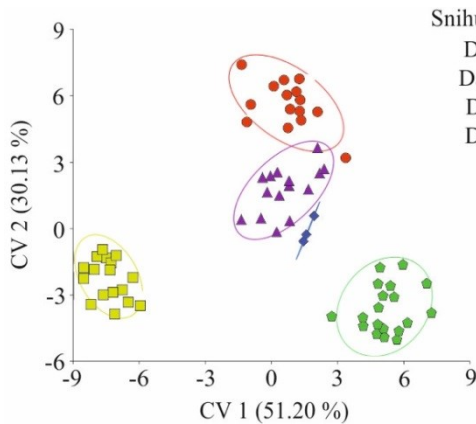


Fig. 9. Distribution of muskrat samples from different river basins of Ukraine in the space of the first two canonical variates according to the shape of the ventral surface of the skull.

Рис. 9. Розподіл вибірок ондатр із різних річкових басейнів України у просторі перших двох канонічних змінних за формою вентральної поверхні черепа.

Considering that the mandible is heavily involved in feeding, its morphology may reflect adaptive traits related to the food sources a particular locality provides. The principal component analysis of landmarks on the buccal surface of the mandible showed that 83% of variance is described by the first nine principal components, of which 27.07% is described by PC1 and 15.16% by PC2.

Variation in the shape of the mandible is mainly related to the changes in angles and shapes of the elements of the ascending ramus, and, to a lesser extent, in the shape of the distal end of the corpus (Fig. 10). In particular, the highest positive loadings on PC1 have coordinates x18–x20 and y20–y22 that are related to the bight between the condylar and angular processes and the general shape of the angular process, respectively. The highest negative scores on PC1 have coordinates y7, x2, x13, x15, and x25, which, respectively, mark the tip of the coronoid process, the most convex part of the diastema, the tip of the condylar process, and the lower distal end of the mandibular body.

Similarly, coordinates x6–x8 and y18–21 have the highest positive and y1, y2, x19, x20, x23, and x25 have the highest negative scores on PC2—all these points are related to the shape of the coronoid, condylar, and angular processes of the mandible and the shape of the bight between the condylar and angular processes. Meanwhile, landmarks that describe the shape of the anterior edge of the coronoid process and the lower edge of the angular process have the highest loadings on PC3.

Overall, the lower mandible demonstrates a relatively high degree of shape variation, particularly in the masseteric region. It is the part of the mandible where large masticatory muscles attach and through which the mandible itself attaches to the cranium. Such a high degree of shape variation might be influenced with a varying quality of feeding resources provided in the estuarine lower (Danube, Dnipro, and Snihurivka) and less productive middle (Dnister, Donets) reaches of rivers. Nonetheless, specimens from various river basins greatly overlap in the space of the first two principal components, although muskrats from the Snihurivka, Danube, and Donets basins tend to separate along PC2 (Fig. 11).

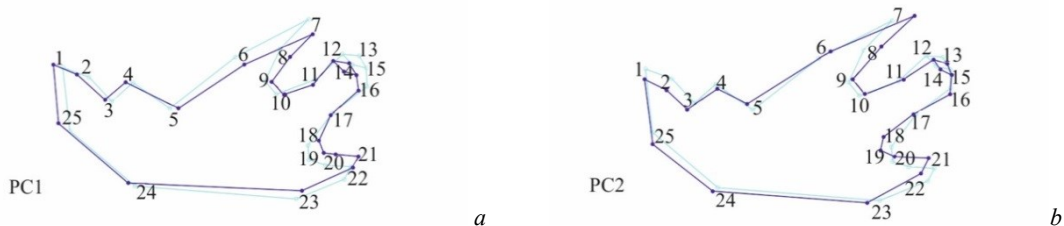


Fig. 10. Variation of the shape of the buccal surface of the left mandible PC1 (a) and PC2 (b).

Рис. 10. Зміни форми щічної поверхні лівої нижньої щелепи за ГК1 (a) та ГК2 (b).

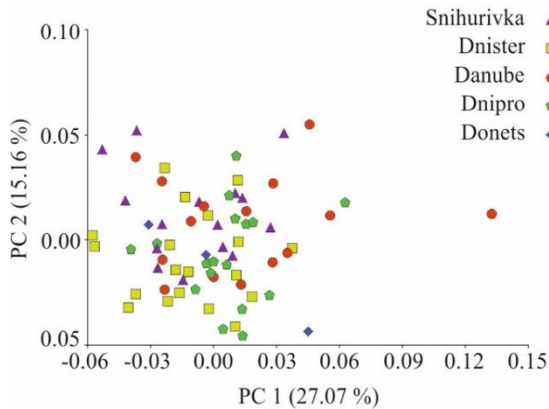


Fig. 11. Distribution of muskrat specimens from different river basins of Ukraine in the space of the first two principal components according to the shape of the buccal surface of the left mandible.

Рис. 11. Розподіл зразків ондатр із різних річкових басейнів України у просторі перших двох головних компонентів за формою щічної поверхні лівої нижньої щелепи.

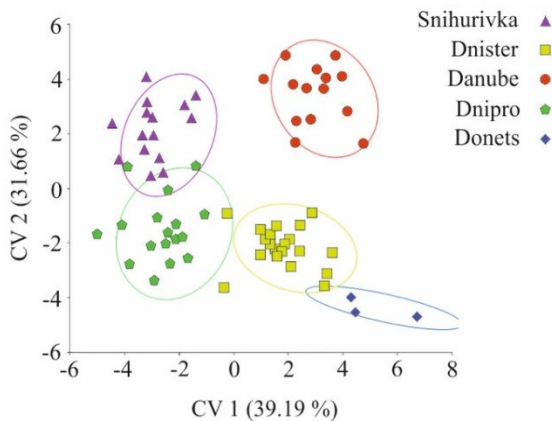


Fig. 12. Distribution of muskrat samples from different river basins of Ukraine in the space of the first two canonical variates according to the shape of the buccal surface of the left mandible.

Рис. 12. Розподіл вибірок ондатр із різних річкових басейнів України у просторі перших двох канонічних змінних за формою щічної поверхні лівої нижньої щелепи.

On the other hand, canonical variates analysis showed that samples from different river basins form well-separated clouds in the space of CV1 and CV2 (Fig. 12). In particular, the Snihurivka–Dnipro, Danube–Dnister, and Donets samples form separate groups along CV1, whereas separation along CV2 can be observed between the groups of Snihurivka–Danube, Dnister–Dnipro, and Donets. In both cases, variation is related to the shape of the condylar and angular processes and adjacent curvatures of the mandible. Based on the mandible shape, the differences between each sample are statistically significant (Table 3).

Discussion

The muskrat is a Nearctic element in the Eurasian mammal fauna and has demonstrated a relatively large scale of morphological differentiation across the continent depending on local habitat features (e.g. [Ruprecht 1974; Pankakoski & Nurmi 1986; Otgonbaatar & Shar 2019; Chueva *et al.* 2020] and references therein).

In Ukraine, as well as in other countries of the former USSR, muskrats were introduced with a declared aim to enrich the fauna of local game and ‘industrially important’ (particularly fur-bearing) species, and the animals were brought from previously established populations in various regions of Russia [Pavlov *et al.* 1973; Volokh 2014]. Shortly, muskrats have established stable populations and their dynamics have been subject to a number of studies (e.g. [Panov 2002; Volokh 2014; Lazariev 2023]). However, research into the morphological variation of muskrats that inhabit different river basins of Ukraine has not been carried out before and this is the first analysis of such kind employing a variety of analytical approaches.

Traditional morphometric analysis included the study of variation of 14 craniometrical characters by using both univariate and multivariate methods. Despite the fact that the Donets sample included only four specimens, general trends of geographical variation of muskrats can be inferred.

In particular, muskrats from the Donets basin demonstrate smaller skull dimensions, whereas the other four samples are characterised by similar sizes of the rostral and neurocranial regions.

Principal component analysis revealed that condylobasal length and zygomatic length contribute the most into the variation between the Donets and the other four samples, whereas the latter demonstrate some degree of differentiation along PC2, on which mandible length and mandible height have the highest factor loadings. Geographical differences between muskrats therefore appear to manifest in the morphology of the mandible, which is functionally closely related to feeding and diet.

Geometric morphometrics allows for a more detailed analysis of differences between cranial morphologies and it was shown to yield fairly accurate results even when relatively small samples are available [Cardini *et al.* 2021], which is the case with the Donets sample. Using this approach, shape-related variation was revealed on both sides of the skull as well as on the buccal side of the lower jaw.

On the dorsal surface, the shape of the nasal and parietal bones and related sutures are the most contributing characters into the variation between the samples. On the ventral surface, those characters include the shape of alveoli around the proximal end of M3, of the most distal end of the prae-maxillae, and of the proximal end of the incisive foramina, which also describe the shape of the elements of the hard palatine and diastema. The shape of the auditory bullae also seems to be an important contributing factor. Although the samples from different river basins greatly overlap in the space of the first two principal components, a trend of geographic variation can also be inferred in that animals from neighbouring river basins tend to have more similar features.

The most important differentiation, however, is by the shape of the lower jaw, as predicted by the analysis of metric characters, particularly by the shape and spatial relations of the elements of the ascending ramus. These include not only the coronoid, condylar, and angular processes, but also the shape of bights between them as well as adjacent curvatures on the dorsal and ventral edges of the ramus. All five samples differ significantly from one another by the shape of the mandible making it the most variable element of the muskrat skull.

The revealed features allow suggesting that the main contributing factors into the variation of geographically distinct populations include diet and feeding adaptations on the one hand and possible spatial relationships and origin on the other. For instance, muskrats in the Danube basin could have been originated from both introduction and expansion from already established populations at upper sections of the river. The same applies to the Dnister River basin.

Similarly, morphological features of muskrats from the Donets sample can also be explained by several factors, including geographical remoteness, relative isolation, and different natural conditions. Different sources of introduction is a less likely reason for such substantial differences of this sample, as it is known from the literature that the main centre of introduction of muskrats here was Kreminna Raion in Luhansk Oblast [Lavrov 1957], particularly the Serebrianka forestry and other areas in the middle reaches of the Donets. In addition, the samples from the Donets River basin were collected much later than the rest of the samples studied, so they may possess characteristics acquired as a result of their long existence in relatively isolated locations. Averaged Mahalanobis distances also reflect a geographical pattern in the craniological variation of muskrats (Fig. 13)

When comparing our results with data reported from geographically distant regions, they are practically in line with and further confirm the so-called ‘hydrobiont rule’ [Panteleyev *et al.* 1990], according to which the size and weight of animals are larger in large river basins due to the excessive heat loss during swimming. This pattern is observed both in the natural range of the muskrat and in areas where the species was introduced (Table 5).

Thus, the size of animals tends to be larger in floodplains of large rivers, as demonstrated by the sample from Louisiana (Mississippi River basin) [Latimer & Riley 1934], and, conversely, smaller in smaller rivers, as seen in the sample from Texas (Texas River basin) [Gould & Kreeger 1948]. This trend is evident by most of the main craniological measurements, except for interorbital width, which is likely to decrease with age [Otgonbaatar & Shar 2019] and depending on the size and productivity of the ecosystem in which the animals exist.

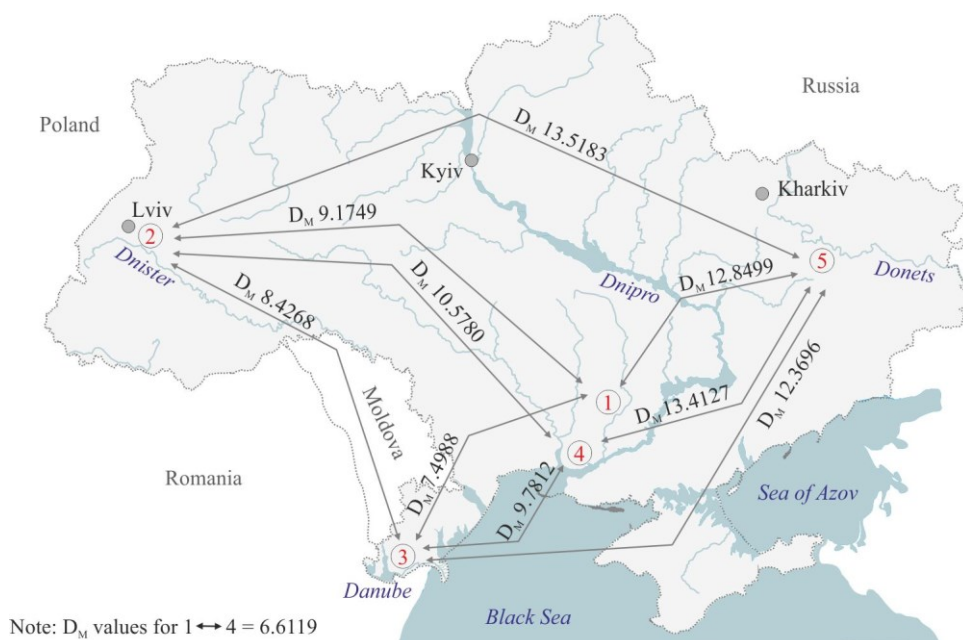


Fig. 13. Averaged Mahalanobis distances (D_M) between the studied samples (based on Table 4). Samples: (1) Snihurivka; (2) Dnister; (3) Danube; (4) Dnipro; and (5) Donets.

Рис. 13. Усереднені значення відстаней Махаланобіса (D_M) між дослідженими вибірками (на основі табл. 4). Вибірki: (1) Снігурівка; (2) Дністер; (3) Дунай; (4) Дніпро; (5) Донець.

Table 5. Mean values (mm) of craniometrical characters of muskrats from different countries and regions

Таблиця 5. Середні значення (мм) краніометричних ознак ондатр із різних країн і регіонів

Region	n	CBL	ZYG	IOR	DIA	DBM	References
USA, Kansas	124	62.4	38.3	6.6	22.5	15.0	Latimer & Riley 1934
USA, Louisiana	357	65.5	40.9	6.3	22.5	15.9	Gould & Kreeger 1948
Finland (regional mean)	580	62.8	38.7	6.8	21.8	15.5	Pankakoski & Nurmi 1986
Lithuania (regional mean)	–	60.3	36.6	6.6	20.7	15.4	Skyriene & Paulauskas 2014
Poland (regional mean)	62	62.3	37.3	6.3	22.0	15.6	Ruprecht 1974
Germany (regional mean)	78	60.6	11.5	6.8	20.4	15.1	Otgonbaatar & Shar 2019
Mongolia, Khar-Us Lake	208	64.0	36.4	6.1	23.1	15.9	Otgonbaatar & Shar 2019
Russia, Kurgan & Chelyabinsk	69	63.4	38.5	6.1	22.5	15.3	Sokolov & Lavrov 1993
Russia, Komi	9	63.6	39.5	6.0	24.3	16.8	Estafiyeva 1994
Russia, Arkhangelsk	3	63.4	38.1	6.2	21.7	17.1	Estafiyeva 1994
Russia, Nizhny Novgorod	15	63.2	38.8	6.2	23.2	15.8	Chueva <i>et al.</i> 2020
Kazakhstan, Ili river	21	64.3	38.8	6.0	23.6	15.9	Chueva <i>et al.</i> 2020
Ukraine (regional mean)	72	60.7	36.7	6.4	21.6	15.0	this study

No substantial differences were found among the measurements of muskrat skulls from Finland, Russia, Kazakhstan and Mongolia, even when compared to samples from the species' natural range (USA). However, the samples from Germany, Lithuania and Ukraine, which are smaller, exhibit notable differences.

The Lithuanian sample includes animals of secondary introductions [Lavrov 1957; Prūsaitė *et al.* 1988], and the same applies to the Ukrainian sample [Pavlov *et al.* 1973; Volokh 2014].

Researchers of the Lithuanian sample focus on the distinction between populations formed as a result of primary and secondary introductions, where the primary (Finland, Germany, etc.) ones are larger and the secondary (Lithuania) ones are smaller [Skyriene & Paulauskas 2014].

The skulls of muskrats from the territory of Ukraine are also smaller compared to those from populations from which animals were selected for introduction in Ukraine (Kurgan and Arkhangelsk regions of Russia, Fig. 14) [Pavlov 1973; Volokh 2014].

Muskrats from the Ukrainian part of the Danube basin are also notably smaller than the average for other Danube countries [Skyriene & Paulauskas 2014; Otgonbaatar & Shar 2019]. The Danube population was likely formed as a combined result of expansion from already established European populations and local introductions.

Several studies have also repeatedly emphasised the dependence of animal skull size on climatic conditions, temperature, nutrition, and isolation, which can lead to differences between populations [Cerevitinov 1970; Ruprecht 1974]. The map of Eurasia (Fig. 14) shows the similarity of close and distant samples in terms of size (CBL). In addition, the difference between the zones of primary and secondary introduction is confirmed, in particular, for Poland and Finland, CBL values fluctuate within 62 mm, while for Germany, Ukraine, and Lithuania they are within 60 mm. The size increases with the size of the water area—the largest muskrat skulls are found in large rivers in Russia (primary introduction zone), Kazakhstan, and lakes in Mongolia.

Based on the above, we suggest that the contribution of the area of water bodies and the productivity of ecosystems in which populations were formed into the patterns of geographical variation is equally important as the factor of origin via primary or secondary introduction.

Conclusions

The morphometric study of skulls of the introduced muskrat from five different river basins of Ukraine has revealed several variation patters that can be summarised as follows:

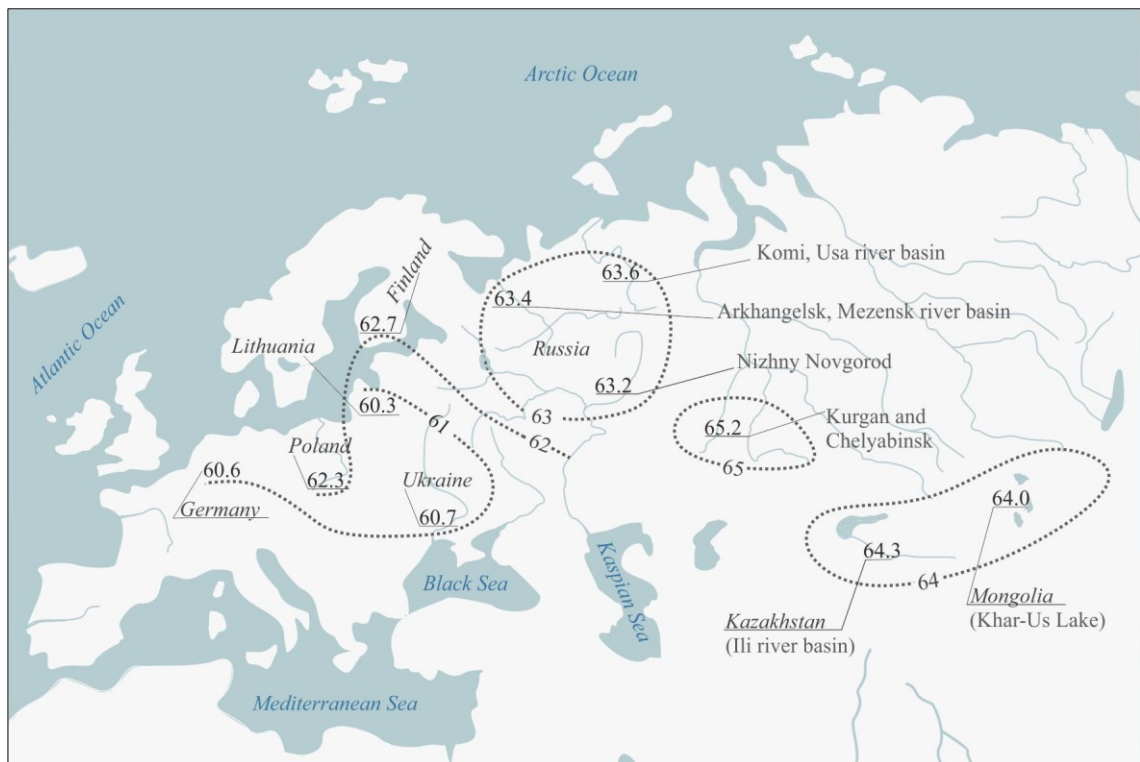


Fig. 14. Average values of the condylobasal length (CBL) of the muskrat skull in geographically distant populations on the map of Eurasia (based on Table 1). Dotted lines combine values rounded to whole numbers.

Рис. 14. Середні значення конділобазальної довжини (CBL) черепа ондатри у географічно віддалених популяціях на карті Євразії (за даними табл. 1). Пунктирами об'єднано значення в округленні до цілих чисел.

1. Among the five muskrat samples, specimens from the Donets basin have the smallest skulls. Muskrats in the samples from the Snihurivka irrigation canal (Mykolaiv Oblast), the lower reaches of the Dnipro (Kherson Oblast), and the upper reaches of the Dnister (Lviv and Ternopil oblasts) are characterised by similar values of craniometrical characters. Animals from the Danube basin (Odesa Oblast) tend to be larger.

2. Multivariate methods (PCA, CVA) revealed that condylobasal length (CBL) and zygomatic width (ZYG) are the characters that contribute the most into the differences between the Donets and the other four samples, whereas mandible length (MAL) and mandible height (MAH) contribute the most into the differentiation among the latter.

3. Geometric morphometrics analysis indicates that geographic distance and the level of isolation contribute to differences between various samples by the shape of the skull and its structures. The most important distinguishing features include the shape of the nasal and parietal bones and related sutures on the dorsal surface of the skull, as well as the shape of alveoli around the proximal end of M3, the most distal end of the premaxillae, the auditory bullae, and the relative placement of the proximal end of the incisive foramina, i.e. the shape of structures mainly related to the diastema and proximal part of the hard palatine.

4. The most significant differences between the five samples are related to the shape of the lower jaw, particularly the shape and relative orientation of the elements of the ascending ramus—the coronoid, condylar, and angular processes, as well as the shape of bights between them and of the adjacent curvatures on the dorsal and ventral edges of the ramus.

5. The revealed features allow suggesting that the main contributing factors into the variation of geographically distinct populations include diet and feeding adaptations on the one hand and possible spatial relationships and origin on the other.

6. The comparison of mean values of the most important craniometrical characters of the Ukrainian sample with mean values reported from other countries and regions revealed notable differences in size variation between populations within the natural geographic range and regions of primary and secondary introductions. In areas of secondary introduction, the animals have notably smaller cranial dimensions.

7. Differences revealed by methods of both traditional and geometric morphometrics are likely attributable to environmental conditions, water area, habitat productivity, and the level of isolation and geographic distance between different populations.

Acknowledgements

The authors express sincere gratitude to E. M. Ulyura (National Museum of Natural History, NAS of Ukraine, Kyiv), T. A. Atemasova (V. N. Karazin Kharkiv National University, Kharkiv), A. A. Bokotey (State Museum of Natural History, NAS of Ukraine, Lviv), I. V. Shydlovskyy (Zoological Museum of Ivan Franko National University of Lviv, Lviv), and Zh. V. Rozora (Zoological Museum of Taras Shevchenko National University of Kyiv, Kyiv) for their support and assistance in locating and working with collection specimens. We are grateful to I. V. Zagorodniuk for his support and assistance in conducting the research and preparing the manuscript, as well as to S. V. Davydenko for his comments and suggestions on the research and improvement of the manuscript.

The study was carried out as part of the research project 'Scientific collections of natural objects as a source of research on biotic diversity, history and development of natural history museums' (No. 0124U000572) funded by the National Museum of Natural History NAS of Ukraine and as part of DL's doctoral thesis titled 'Introduced mammal species in the Siversky Donets basin: a chorological analysis'.

References

- Anderson, M. J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, **26**: 32–46. [CrossRef](#)
- Cardini, A., S. Elton, K. Kovarovic, [et al.]. 2021. On the misidentification of species: sampling error in primates and other mammals using geometric morphometrics in more than 4000 individuals. *Evolutionary Biology*, **48**: 190–220. [CrossRef](#)
- Cerevitinov, B. F. 1970. Regulation of geographical variability of the body size of game animals. *VIII International Congress of Game Biologists*, Helsinki, 22–27.
- Cox, P. G., J. Kirkham, A. Herre. 2013. Masticatory biomechanics of the Laotian rock rat, *Laonastes aenigmamus*, and the function of the zygomaticomandibularis muscle. *PeerJ*, **1**: 1–16. [CrossRef](#)

- Chueva, A. V., D. B. Gelashvili, V. N. Yakimov, A. A. Bragazin, A. V. Muchanov. 2020. Comprehensive craniological analysis of geographically remote muskrat populations (*Ondatra zibethicus* Linnaeus, 1766). *Principy èkologii*, No 1 (35): 121–135. [In Russian] [CrossRef](#)
- Estafiyeva, A. A. (ed.). 1994. *Mammals: Insectivores, Bats, Leporids and Rodents*. Nauka, Saint Petersburg, 1–166. (Series: Fauna of Northeastern Russia. Vol. 2). [In Russian]
- Ge, D., L. Yao, L. Xia, Z. Zhang, Q. Yang. 2015. Geometric morphometric analysis of skull morphology reveals loss of phylogenetic signal at the generic level in extant lagomorphs (Mammalia: Lagomorpha). *Contributions to Zoology*, **84** (4): 267–284. [CrossRef](#)
- Gould, H. N., F. B. Kreeger. 1948. The skull of the Louisiana muskrat (*Ondatra zibethica rivalicia* Bangs): in the skull in advanced age. *Journal of Mammalogy*, **29**: 140–147. [CrossRef](#)
- Hammer, Ø., D. A. T. Harper, P. D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, **4** (1): a04.
- Kolosov, A. M., N. P. Lavrov. 1968. *Enrichment of the Commercial Fauna of the USSR*. Publishing 'Forest industry'. Moskva, 1–256. [In Russian]
- Klingenberg, C. P., G. S. McIntyre. 1998. Geometric morphometrics of developmental instability: Analyzing patterns of fluctuating asymmetry with procrustes methods. *Evolution*, **52** (5): 1363–1375. [CrossRef](#)
- Klingenberg, C. P. 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*, **11**: 353–357. [CrossRef](#)
- Lalis, A., A. Evin, C. Denys. 2009. Morphological identification of sibling species: the case of West African *Mastomys* (Rodentia: Muridae) in sympatry. *Comptes Rendus. Biologies*, **332**: 480–488. [CrossRef](#)
- Latimer, H. B., R. B. Riley. 1934. Measurements of the skull and of some of the long bones of the muskrat (*Ondatra zibethicus cinnamominus*). *Journal of Morphology*, **56**: 203–212. [CrossRef](#)
- Lavrov, N. P. 1957. *Acclimatization of Muskrat in the USSR*. Centrosoyuz, Moskva, 1–531. [In Russian]
- Lazariev, D. 2023. Alien mammal species in floodplain habitats of the Siversky Donets basin (Ukraine). *Theriologia Ukrainica*, **25**: 15–33. [CrossRef](#)
- Maga, A. M., N. Navarro, M. L. Cunningham, T. C. Cox. 2015. Quantitative trait loci affecting the 3D skull shape and size in mouse and prioritization of candidate genes in-silico. *Frontiers in Physiology*, **6** (92): 1–13. [CrossRef](#)
- Otgonbaatar, M., S. Shar. 2019. Craniometric characteristics of the introduced muskrats (*Ondatra zibethicus* Linnaeus, 1766) in Khar-Us Lake National Park, Western Mongolia. *Mongolian Journal of Biological Sciences*, **17** (1): 57–64. [CrossRef](#)
- Pankakoski, E., K. Nurmi. 1986. Skull morphology of Finnish muskrats: geographic variation, age difference sexual dimorphism. *Annales Zoologici Fennici*, **23**: 1–32.
- 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] <https://u.to/sjpKIA>
- Panteleyev, P. A., A. N. Terekhina, A. A. Varshavsky. 1990. *Ecogeographic Variability of Rodents*. Nauka, Moskva, 1–1374. [In Russian]
- Pavlov, M. P. 1973. *Acclimatisation of Hunting and Fishing Animals and Birds in the USSR*. Kirov, Volgo-Vyatsk Book Publishing House, 1–535. [In Russian]
- Prūsaitė, J., R. Mažeikytė, D. Pauža, N. Paužienė, R. Baleišis, et al. 1988. *Lithuania Fauna: Mammals (Lietuvos fauna: Žinduoliai)*. Mokslas, Vilnius, 1–295. [In Lithuanian]
- Quintela, F. M., R. Fornel, T. R. O. Freitas. 2016. Geographic variation in skull shape of the water rat *Scapteromys tumidis* (Cricetidae, Sigmodontinae): isolation-by-distance plus environmental and geographic barrier effects? *Anais da Academia Brasileira de Ciê*, **88** (1): 451–466. [CrossRef](#)
- Ruprecht, A. I., 1974. Craniometric variations in Central European populations of *Ondatra zibethica* (Linnaeus, 1766). *Acta Theriologica*, **19**: 463–507. [CrossRef](#)
- Skyriene, G., A. Paulauskas. 2014. The muskrat skull variation of morphometric parameters to comparing primary and secondary introducers. *Balkan Journal of Wildlife Research*, **1** (1): 34–39. [CrossRef](#)
- Sokolov, V. E., N. P. Lavrov. 1993. *Muskrat: Morphology, Systematics and Ecology*. Nauka, Moskva, 1–543. [In Russian]
- Volokh, A. M. 2014. *Hunting Animals of the Steppe Ukraine. Book 1*. FLP Grin D. S., Kherson, 1–412. [In Russian]
- Zagorodniuk, I. 2012. Study of osteological samples of mammals: key craniometric characters. *Proceedings of the Theriological School*, **11**: 16–32. [In Ukrainian] [CrossRef](#)



CRANIOLOGICAL FEATURES OF THE AMERICAN MINK IN SOUTH-EASTERN BELARUS

Alexandr Savarin 

Key words

Belarus, *Neovison vison*, skull, pathology, abnormal number of teeth, viability

doi

<http://doi.org/10.53452/TU2609>

Article info

submitted 20.11.2023

revised 10.12.2023

accepted 30.12.2023

Language

English, Ukrainian summary

Affiliations

Gomel F. Skorina State University (Gomel, Belarus)

Correspondence

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

Abstract

A series of skulls ($n = 27$) of the American mink (*Neogale vison*) from the south-east of Belarus (Gomel region, floodplain of the Sozh River) was studied. The animals were caught by different hunters in 2000–2004. The sex of individuals was not determined. When examining the skull, only the most pronounced morpho-anatomical changes that can be diagnosed confidently as deviations from the norm were taken into account. In all cases, lamellar deposition of calcium salts in the area of *tentorium cerebelli osseum* inside the cranial vault was detected. The growing plate length reached half of the arch height in some individuals. These traits (considerable area of bone plates; presence of a sharp spine growing in different plains) allow suggesting that the analysed growths are of pathological origin. This pathology can considerably affect the viability and physiological status of individuals as it disrupts the functioning of the central nervous system. It is difficult to identify the cause of intracranial calcifications due to the possible effect of factors of various nature. Some degree of calcification of the opisthion region of *foramen magnum* was found. The changes occurred in the foramen shape cannot be considered phenetic variability. In most individuals, the thinning of maxillary bone in the teeth roots area is observed. However, we believe that the identified degree of bone tissue thinning is not critical and therefore does not affect the life expectancy of individuals. Two adult individuals have swelling of the maxillary bone. In one case, an extensive bone tissue excavation was identified on the left lower jaw, which led to the loss of the canine tooth. The analysed pathomorphological change is not of traumatic nature because in case of post-traumatic osteomyelitis sequesters (separating fragments) are formed. It is necessary to further analyse the American mink skulls available at scientific collections of Belarus and to identify the degree of calcium salt deposits and their impact on the *foramen magnum* phenotypes. We consider it necessary to create an annotated catalogue of pathologies and anomalies of the skull of the American mink in the south-east of Belarus and adjacent territories of Ukraine, since the morphological method is essential in the diagnosis of bone tissue diseases.

Cite as

Savarin, A. 2023. Craniological features of the American mink (*Neogale vison*) in south-eastern Belarus. *Theriologia Ukrainica*, **26**: 87–95. [In English, with Ukrainian summary]

Краніологічні особливості візона річкового (*Neogale vison*) на південному сході Білорусі

Аляксандр Саварин

Резюме. Досліджено серію черепів ($n = 27$) візона річкового (*Neogale vison*), що мешкає на південному сході Білорусі (Гомельський район, заплава р. Сож). Тварин здобуто різними мисливцями протягом 2000–2004 рр. Стать особин не визначали. Під час огляду черепа враховували лише найбільш яскраво виражені морфо-анатомічні зміни, які можна діагностувати як відхилення від «норми». У всіх випадках виявлено пластинчасте відкладення солей кальцію всередині склепіння черепа в області *tentorium cerebelli osseum*. Довжина ростучої пластини в окремих особин досягала половини висоти склепіння. Виявлені факти (значна площа кісткових пластин, що утворилися; наявність гострого шипа, що росте в різних площинах) дають підстави вважати, що аналізовані утворення мають патологічне походження. Ця патологія може істотно впливати на життєздатність особин, їхній фізіологічний статус, оскільки порушує роботу центральної нервової системи. Виявити причину утворення внутрішньочерепних кальцинатів важко з огляду на можливий вплив багатьох факторів різної природи. Виявлено в різному степені виразності кальцинування ділянки опістона потиличного отвору. Зміни форми отвору, що відбуваються при цьому, не можна вважати тільки фенетичною мінливістю. У більшості особин спостерігається стоншення верхньощелепної кістки в ділянці коренів зубів. Однак, вважаємо, що виявлений ступінь стоншення тканини не є критичним, тому й не може впливати на тривалість життя особин. У двох дорослих особин виявлено здуття верхньощелепної кістки. В одному випадку на лівому боці нижньої щелепи виявлено велику виїмку кісткової тканини, що призвела до втрати ікла. Аналізована патоморфологічна зміна не має травматичної природи, оскільки в разі посттравматичного остеомієліту утворюються секвестри (відокремлені фрагменти). Необхідно проаналізувати наявний у Білорусі колекційний фонд черепів візона річкового, виявити ступінь відкладення солей кальцію та їхнього впливу на фенотипи великого потиличного отвору. Вважаємо за необхідне створити анотований каталог патологій і аномалій черепа *Neogale vison*, що мешкає на південному сході Білорусі та прилеглих територіях України, тому що морфологічний метод є основним у діагностиці захворювань кісткової тканини.

Ключові слова: Білорусь, *Neovison vison*, череп, патологія, життєздатність.

Introduction

The American mink (*Neovison vison*) is a widely distributed, abundant invasive species of predatory mammals in Belarus. In 2022, the population of this unregulated game species was about 24 500 individuals [Hunting 2022]. The formation of geographic populations of the American mink in Belarus was influenced by the following factors: introduction in the mid-20th century, migration of feral populations from neighbouring countries, and escape of animals from fur farms. However, individuals that escaped from fur farms into the wild do not constitute the core of the wild population in the Gomel region [Valnistry *et al.* 2020].

This predator significantly affects the diversity and stability of various zoocoenoses [Zschille *et al.* 2004; Roy *et al.* 2009]. Therefore, analysing the viability of American mink populations is of interest not only in theoretical but also in practical terms. A series of publications on the morphology and ecology of the American mink in Belarus covered the metric and phenetic characteristics of the skull [Kruska & Sidorovich 2003; Ulevičius *et al.* 2001], reproductive plasticity [Sidorovich 1993], trophic links, and a range of other issues [Sidorovich 1997]. However, there is a lack of works analysing the pathoanatomical features of the skull of the American mink residing in Belarus and assessing their impact on the viability of individuals. This circumstance indicates the relevance and novelty of the obtained results.

Research on skull pathologies caused by parasitism of nasal nematodes of the genus *Skrjabin-gylus* has been conducted. In the geographic populations of American minks, these parasites were found in more than 50% of individuals [Tumilson & Tumilson 2019]. With a high degree of invasion, swellings of the bones (especially the frontal bones), perforation, and alteration of the bone

tissue structure are observed in the facial and cerebral parts of the skull. However, some experts believe that the parasite is not a significant mortality factor for mustelids, capable of affecting population reduction [Heddergott *et al.* 2016; Frantz *et al.* 2022].

A publication by Lithuanian veterinarians on the prevalence of dental and jaw pathologies in free-living minks (sample size statistically significant, $n = 93$) is of interest [Stavrou 2021]. The analysis included stages of periodontal disease and bone defects. Periodontal diseases were found in 55% and changes in pulp colour and tooth necrosis in 77% of skulls. Unfortunately, analysing the pathomorphological changes of the skull vault was not part of this study.

The course of pathophysiological processes in wild animals is chronic and caused by various factors (genetic, traumatic, teratogenic, etc.). It should be emphasised that in mammalogy, unified criteria for evaluating various morpho-anatomical changes have not been developed.

Materials and Methods

A collection of American mink skulls ($n = 27$) was analysed, obtained from individuals hunted by various hunters between 2000 and 2004 in the Gomel region, specifically in the floodplains of the Sozh River. This sample is one of the most numerous available in Belarus. For comparison, Ulevičius *et al.* [2001] obtained samples from 15 geographic populations of American minks across the country, of which only 4 were more numerous (ranging from 42 to 75 individuals).

The sex of the minks hunted in the Gomel region was not identified by the hunters. The age of the individuals was determined by a set of characteristics: measurements of the skull (primarily the condylobasal length), the prominence of skull ridges and sutures, and the degree of tooth wear.

During the skull examination, only the most pronounced morpho-anatomical changes were considered, which were preliminarily assessed as potential deviations from the ‘norm’. To evaluate the degree of calcium salt deposits, five skulls were cut transversely.

The primary goal of the study was a *preliminary assessment* of the impact of identified skull changes on the viability of individuals. Since it is not feasible to determine the full extent of the impact of these changes on the physiological status of the individuals based solely on morpho-anatomical analysis (without cytological, biochemical, hematological, etc. studies), this goal is methodologically justified. Furthermore, the morphological method is fundamental in diagnosing bone tissue diseases.

Results and Discussion

Calcium salt deposition

It is known that in the occipital part of the skull of some mammals (carnivores, primates, marsupials, certain cetaceans), a bony tentorium cerebelli (*tentorium cerebelli osseum*) forms—a normal structure located at the boundary between the cerebellum and the cerebral hemispheres [Atlas... 2004]. This bony tentorium is situated laterally from the internal occipital protuberance (*protuberantia occipitalis interna*) and extends to the posterior edges of the parietal bone, resembling a bone ‘leaflet’ [Mead & Fordyce 2009]. Some authors attribute phylogenetic significance to this structure, as well as to other morpho-anatomical features of the endocranium [Diaz-Berenguer *et al.* 2021]. Studies have analysed the location [Czubaj *et al.* 2015] and thickness of the *t. c. osseum* in various pathophysiological processes [Hartley *et al.* 2005; Wahl *et al.* 2020]. For instance, thickening of the *t. c. osseum* due to hypovitaminosis A has been identified in African lions (*Panthera leo*) [Hartley *et al.* 2005]. However, the variability of the bony tentorium is poorly studied, even in domestic animals, let alone in wild species.

The most characteristic feature of the skull of the American mink residing in the south-east of Belarus is the lamellar deposition of calcium salts on the vault, particularly around the bony tentorium. This was found in all skulls ($n = 27$), including young individuals (yearlings caught in October–November, condylobasal length 58–59 mm).



Fig. 1. The serrated shape of the salt plates (view through the *foramen magnum*).

Рис. 1. Зубчата форма сольової пластини (вид через потиличний отвір).

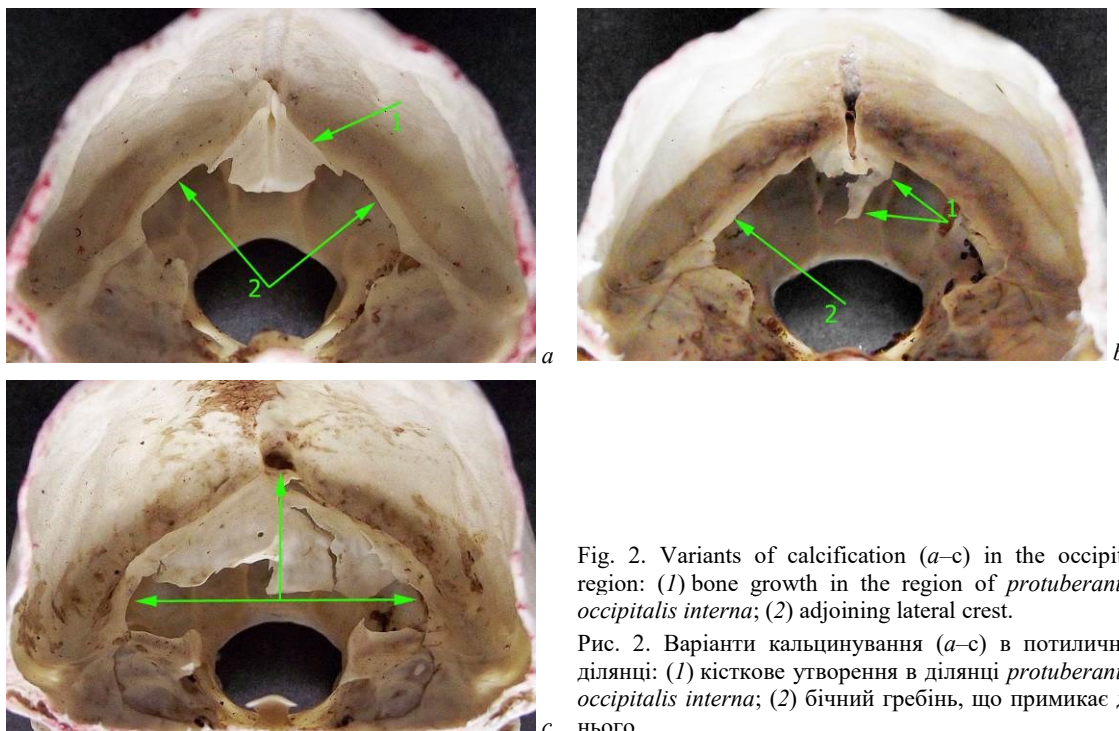


Fig. 2. Variants of calcification (a–c) in the occipital region: (1) bone growth in the region of *protuberantia occipitalis interna*; (2) adjoining lateral crest.

Рис. 2. Варіанти кальцинування (a–c) в потиличній ділянці: (1) кісткове утворення в ділянці *protuberantia occipitalis interna*; (2) бічний гребінь, що примикає до нього.

The colour of these deposits does not differ from the bone tissue of the skull vault. The shape of the growing plate is quite variable—from serrated to round, or of an indeterminate form (Fig. 1, 2). The length of this plate can be up to half the height of the skull vault. There are reasons to believe that pathophysiological processes also influence the formation of this bone structure, namely:

- In some cases, the growth of bone tissue is accompanied by the formation of a long sharp spike (Fig. 1 right, Fig. 2 b). This spike can grow in various planes (about a 90-degree gradient).
- Adjacent to this bone formation around the internal occipital protuberance (Fig. 2, 1) are bone ridges on both sides of the skull (Fig. 2, 2). In one case, complete fusion (union) of the lateral ridges was found (Fig. 2, c), forming a plate almost in the shape of a semicircle (about 180 degrees).

The causes of calcium salt deposits are diverse—parasitic diseases, endocrine and metabolic disorders caused by the aging process, and others [Kiroğlu *et al.* 2010]. Massive calcifications compress the brain, disrupt cerebrospinal fluid circulation, and, consequently, lead to the malfunctioning of the central nervous system and other systems, accordingly. We suggest that the analysed bone

formations should be considered a pathology that can significantly affect the physiological state and viability of American mink individuals.

The shape of the *foramen magnum* in American minks is variable, as in other mammalian species, and is considered one of the phenetic characteristics of the skull. For example, Ulevičius *et al.* [2001], in their examination of mink skulls from Belarus, identified three variants: round, pyramidal, and pear-shaped. The occipital tubercles (*tubercula nuchalia*) somewhat influence the shape of the large foramen.

It should be noted that calcium salts can theoretically deposit in any part of the skeleton in all mammalian species, and the issue of pathophysiological deposition of salts around the foramen magnum in wild species is virtually unexplored.

In analysing the morphology of the foramen magnum of American mink skulls from south-east Belarus, the following features were identified:

- The upper edge can be smooth (Fig. 3, *a*), or have pronounced elevations (tubercles) on the left or right, or simultaneously on both sides of the opisthion (Fig. 3, *b–c*) (63% of the sample). Interestingly, both forms are observed in individuals of different ages. Thus, *the presence of occipital tubercles is not solely a morphological manifestation of maturation, indicating that various factors influence the formation of these tubercles.*
- In two individuals with pronounced tubercles on the outer surface, the formation of sharp spikes was also found on the inner surface (Fig. 3, *d*).

Fig. 3 shows the maximum degree of tubercle prominence in the sample skulls. Such a form of the upper edge of the foramen magnum cannot be merely a variation, as the ‘serration’ of the opening can affect the mobility of the first cervical vertebra (atlas). The presence of sharp points inside (Fig. 3, *d*) confirms the emergence of new calcification sites. Various factors influencing the formation of tubercles support the viewpoint of presumed calcification in some skulls. However, to determine the extent to which pathophysiological processes influence the formation of tubercles on the upper edge of the large foramen, it is necessary to analyse the entire collection of American mink skulls in Belarus (and feasibly the adjacent northern territories of Ukraine), paying particular attention to the frequency of this feature in yearlings and adults.

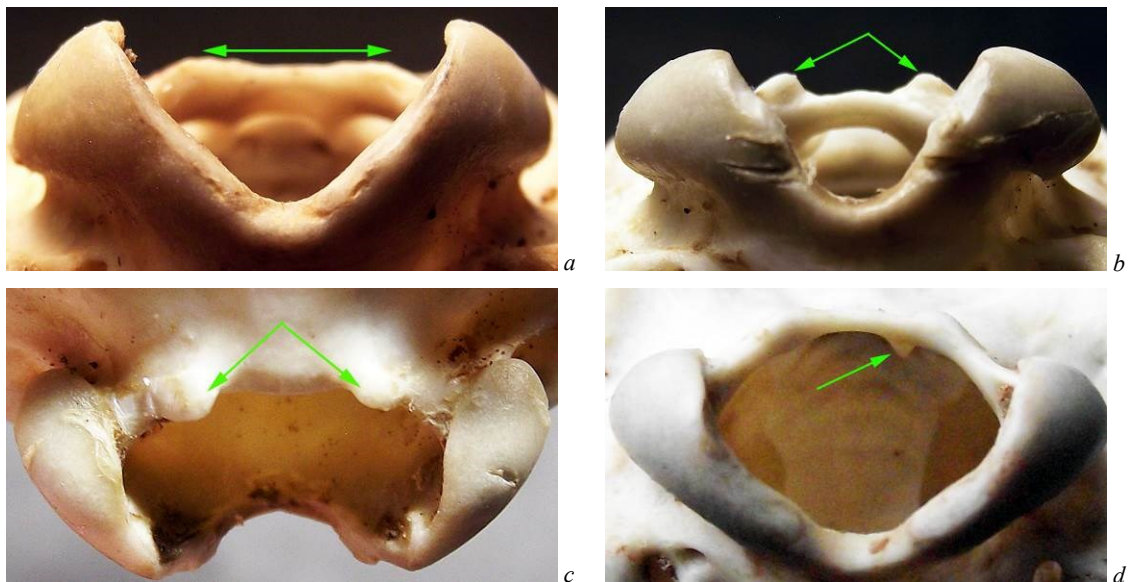


Fig. 3. The upper edge of the *foramen magnum*: (*a*) smooth; (*b*, *c*) with tubercles; (*d*) spike (from inside).

Рис. 3. Верхній край потиличного отвору: (*a*) гладкий, (*b*, *c*) з горбками, (*d*) шип (зсередини).

Considering the calcification on both sides of the skull, it can be assumed that the disturbance in calcium salt metabolism in the local population of American minks is systemic.

Thinning of the bone tissue of the upper jaw around the tooth roots

Periodontal diseases are widespread among predatory wild and domestic mammalian species [Hungerford *et al.* 1999; Niemiec 2013]. Periodontitis is a chronic disease that intensifies with age [Hendy *et al.* 2022], leading to osteoclastic bone resorption (osteolysis, bone destruction) in its late stages [Oz & Puleo, 2011]. The main manifestations of periodontitis include increased tooth mobility, gingival enlargement or recession (thinning with the descent of the gingival margin and exposure of tooth roots), resorption, and thinning of the bone. Periodontal diseases have a multifactorial nature [Asquino *et al.* 2022], but bacteria in dental plaque play a triggering role in their onset [Niemiec 2013].

In American minks from south-east Belarus, bone tissue thinning manifests as ‘sagging’ of the bone tissue with exposure of tooth roots. The maxillary bone acquires a fine-celled, porous structure (Fig. 4), facilitating the penetration of pathogenic microorganisms.

It should be clarified that the surface of the maxillary bone normally has a small number of openings for blood vessels and nerves (*foramina alveolaria*) (Fig. 4 *a*, 1). Impressions of some vessels are noticeable on the bone tissue (Fig. 4 *a*, 2). However, in most cases, the number of these openings is in the dozens (Fig. 4 *b*, *c*), and their diameter is noticeably expanded. As their number increases, the tuberosity of the bone tissue also increases. On the hard palate, between the third premolar and the molar, a significant sagging of the bone tissue with many perforations is clearly visible (Fig. 4 *d*). A similar pathology was also found in minks from Lithuania [Stavrou 2021] (according to veterinarians, the analysed changes in bone tissue represent stage 3 periodontosis).

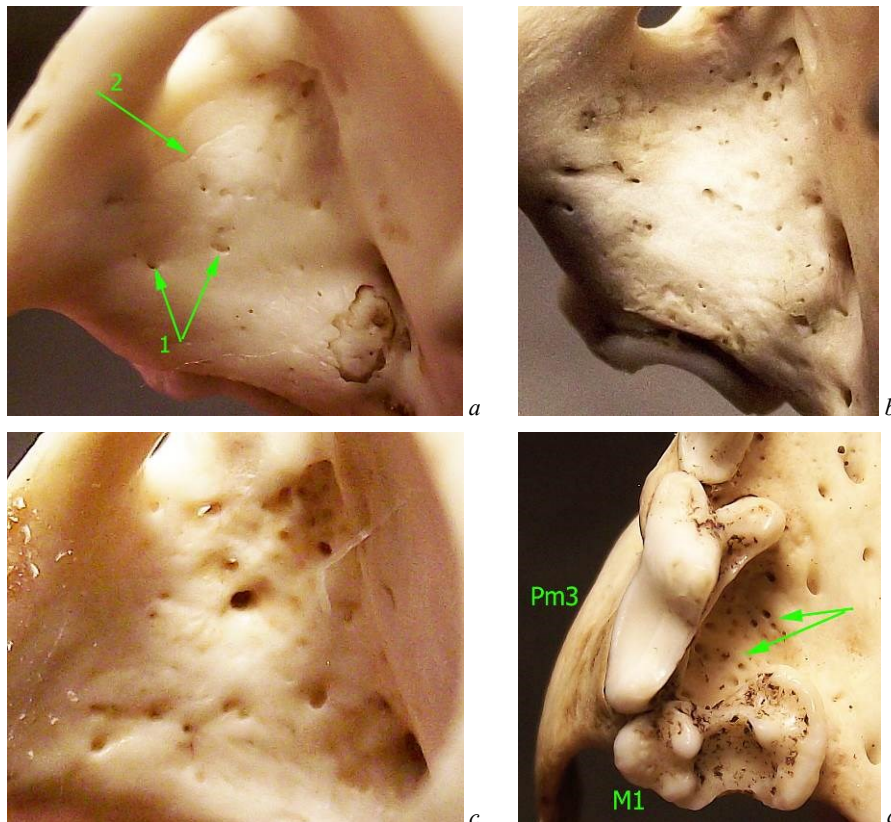


Fig. 4. Variants of perforation (*a–d*) of the maxillary bones: (1) openings; (2) imprints of blood vessels.

Рис. 4. Варіанти перфорованості (*a–d*) верхньощелепної кістки: (1) отвори, (2) відбитки кровоносних судин.

In American minks from south-east Belarus, thinning of the maxillary bone around tooth roots is observed in 92.6% of cases, consistent with the results of studies of minks from Lithuania.

Thinning leads to a decrease in the mechanical strength of the upper jaw and loosening of the teeth. However, it is believed that the identified degree of thinning is not critical and therefore does not affect the lifespan of the individuals. Our opinion is also supported by the results of studies of similar pathologies in hedgehogs from the territory of Belarus [Savarin 2015].

Swelling of the maxillary bone

In two cases among adult individuals (7.4% of the sample), a localised swelling (elevation) of the bone tissue was observed (Fig. 5, 3). The etiology of these formations cannot be clarified without cutting the jaw and studying the corresponding morpho-anatomical picture (this will be done in further research).

The diverse morpho-anatomical changes shown in Fig. 5 in one individual confirm the scientific fact: pathophysiological processes of various etiologies can simultaneously occur in the same section of bone tissue [Koval 1984].

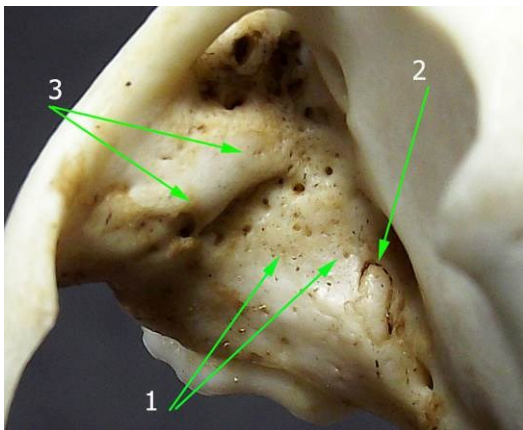


Fig. 5. Pathomorphological changes of the maxilla: (1) formation of small round perforations; (2) exposure of tooth roots; (3) swelling of bone tissue.

Рис. 5. Патоморфологічні зміни верхньощелепної кістки: (1) утворення дрібних округлих перфорацій, (2) оголення коренів зубів, (3) здуття кісткової тканини.

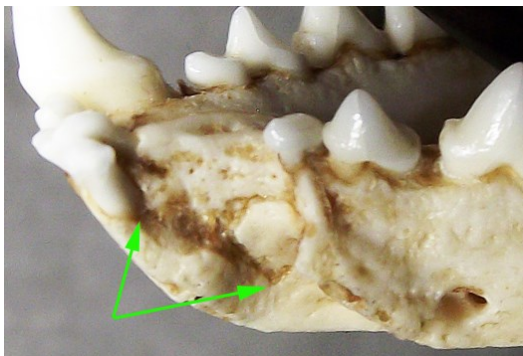


Fig. 6. Bone tissue damage with indentation in the lower jaw.

Рис. 6. Руйнування з виїмкою кісткової тканини нижньої щелепи.

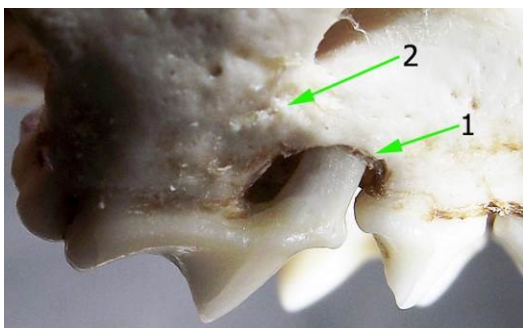


Fig. 7. Bone tissue damage in the upper jaw (the same individual): (1) exposure of tooth root; (2) coverage of adjacent tissue.

Рис. 7. Руйнування кісткової тканини верхньої щелепи (та сама особина): (1) оголення кореня зуба, (2) охоплення прилеглої тканини.

Destruction of lower jawbone tissue with notching

In one adult individual, on the left side of the lower jaw, a transverse notch of bone tissue with an average width of about 2.5 mm was found, leading to the complete loss of the canine tooth (Fig. 6). The bone areas adjacent to the notch were thickened. This pathomorphological change is not of traumatic origin, as post-traumatic osteomyelitis would result in sequestration (separating fragments). Such extensive pathology is found in individual cases among a wide range of mammals of different taxonomic and ecological groups in Belarus (weasels, shrews, moles, hedgehogs, mice, etc.) [Savarin 2015] and other regions.

On the right side of the upper jaw of the same individual, around the first molar tooth, there is a significant area of destruction (2 mm) involving the adjacent bone tissue (Fig. 7, 1–2 respectively). Such a change in the maxillary bone is a pathology observed in the skulls of many predators [Atchley *et al.* 2013; Jurgelėnas *et al.* 2023].

According to the literature, bone tissue destruction is typically caused by inflammatory bacterial diseases of the hard and soft tissues of the tooth and gum [Niemic 2013].

Conclusions

In most cases, in the skulls of American minks caught in south-east Belarus from 2000 to 2004, deposits of calcium salts are found inside the skull around the bony tentorium (*tentorium cerebelli osseum*). The identified facts (significant area of formed bone plates; presence of a sharp spike growing in different planes) suggest that these formations have a pathological origin. Such voluminous salt deposits should disrupt the functioning of the central nervous system and thus significantly affect the viability of the individuals. Identifying the cause of intracranial calcifications is difficult due to the potential influence of many factors of different nature.

The presence of occipital tubercles (*tubercula nuchalia*) is not just a morphological manifestation of maturation, indicating that various factors influence their formation. The shape of the upper edge of the *foramen magnum* cannot be just a variation, as the ‘serration’ of the opening can affect the mobility of the first cervical vertebra. Therefore, it is advisable to analyse the collection of American mink skulls in Belarus to determine the degree of calcium salt deposits and their influence on the phenotypes of the large foramen, as well as possible blockage (*conrescentia vertebrarum*) of the first cervical vertebrae—fusion of several vertebrae due to calcium deposition.

Considering the calcification on both sides of the skull, it can be assumed that the disturbance in calcium salt metabolism in the local population of American minks is systemic.

Almost all individuals exhibit thinning of the maxillary bone around tooth roots to some degree. As a result, the maxillary bone acquires a fine-celled, porous structure. As their number increases, the tuberosity of the bone tissue also increases. It is believed that the identified degree of development of this pathophysiological process does not affect the lifespan of American minks.

The obtained research results are preliminary. It is considered necessary in further research to create an annotated catalogue of anomalies and pathologies of the skull of the American mink residing in south-east Belarus and adjacent territories of Ukraine, as the morphological method is fundamental in diagnosing bone tissue diseases. Such catalogues should contribute to the creation of unified methods for assessing certain morpho-anatomical changes in the skull, as well as help specialists from different regions to analyse their own collected craniological material. We believe that craniological monitoring requires the cooperation of a wide range of specialists (histologists, pathologists, microbiologists, helminthologists, etc.).

Acknowledgements

This research received no specific funding from any public, commercial, or non-profit agency. We greatly appreciate the time and careful consideration received from reviewers and the subject editor.

The author is grateful to hunter S. A. Lipsky (Gomel, Belarus) for providing a large number of American mink skulls and Valeria Savarina for her help in translating the manuscript into English.

References

- Asquino, N., G. Vigil, V. P. Prado, L. A. B. Rossy, R. B. Molina. 2022. Bone resorption in periodontal disease: the role of RANK, RANKL and OPG. A literature review. *Odontostomatologia*, **24**: 1–12. [CrossRef](#)
- Atchley, A. L., K. E. Carr, K. M. K. Luong, J. V. Evenhuis, F. J. M. Verstraete. 2023. Dental and temporomandibular joint pathology of the red fox (*Vulpes vulpes*). *Journal of Comparative Pathology*, **207**: 33–44. [CrossRef](#)
- Atlas...2004. *Atlas der Röntgenanatomie der Katze*. Parey Verlag, Stuttgart, 1–117.
- Czubay, N., M. Skibniewski, M. Kupczyńska, K. Barszcz, W. Sokołowski. 2015. Clinical anatomy of syringomyelia and Chiari malformation in dogs. *Med. Weter.*, **71** (3): 146–151.
- Diaz-Berenguer, E., M. Moreno-Azanza, A. Badiola, J. I. Canudo. 2021. The ossification of the falx cerebri in Sireni-ans: evolution and phylogenetical signal. *9 th International Meeting on the Secondary Adaptation of Tetrapods to Life in Water*. Chile, 34.
- Frantz, A. C., L. C. Salazar, F. Müller, P. Steinbach, J. Wittische, M. Heddergott. 2022. Interactions of cranial helminths in the European polecat (*Mustela putorius*): Implications for host body condition. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, **18**: 273–282. [CrossRef](#)
- Hartley, M. P., R. M. Kirberger, M. Haagenson, L. 2005. Sweets Diagnosis of hypovitaminosis A using magnetic resonance imaging in African lions (*Pantheraleo*). *Journal of the South African Veterinary Association*, **76** (3): 132–137. [CrossRef](#)
- Heddergott, M., D. Pohl, P. Steinbach, L. C. Salazar, F. Müller, A. C. Frantz. 2016. Determinants and effects of sinus worm *Skrjabinigylus nasicola* (Nematoda: Metastrongyloidea) infestation in invasive American mink *Neovison vison* in Germany. *Parasitology Research*, **115**: 3449–3457. [CrossRef](#)
- Hendy, E. A., F. D. Elseddawy, A. E. Behery, S. A. Ezzeldein. 2022. A Retrospective Study on Periodontal Diseases in Companion Animals. *Zagazig Veterinary Journal*, **50** (3): 255–263. [CrossRef](#)
- Hungerford, L. L., M. A. Mitchell, C. M. Nixon, T. E. Esker, J. B. Sullivan, R. Koerkenmeier, S. M. Marretta. 1999. Periodontal and dental lesions in raccoons from a farming and a recreational area in Illinois. *Journal of Wildlife Diseases*, **35** (4): 728–734. [CrossRef](#)
- Hunting... 2022. *Hunting Management Report for 2022*. Ministry of Forestry of the Republic of Belarus, Minsk, 1–6. [In Russian]
- Jurgelėnas, E., I. Jasinevičiūtė, L. Daugnora. 2023. Prevalence and Characterization of Dental and Skull-Bone Pathologies of the Raccoon Dog (*Nyctereutes procyonoides*) in Lithuania. *Animals*, **13**: 1–15. [CrossRef](#)
- Kiroğlu, Y., C. Callı, N. Karabulut, C. Oncel. 2010. Intracranial calcifications on CT. *Diagnostic and Interventional Radiology*, **16** (4): 263–269.
- Koval, G. Yu. 1984. *X-Ray Diagnosis of Diseases and Injuries of the Skull*. Health, Kyiv, 1–376. [In Russian]
- Kruska, D. C. T., V. E. Sidorovich. 2003. Comparative allometric skull morphometrics in mink (*Mustela vison* Schreber, 1777) of Canadian and Belarus origin; taxonomic status. *Mammalian Biology*, **68**: 257–276. [CrossRef](#)
- Mead, J. G., R. E. Fordyce. 2009. *The Therian Skull: A Lexicon with Emphasis on the Odontocetes*. Smithsonian contributions to zoology, Washington, 1–248. [CrossRef](#)
- Niemiec, B. A. 2013. *Veterinary periodontology*. John Wiley & Sons, Inc., 1–358. [CrossRef](#)
- Oz, H. S., D. A. Puleo. 2011. Animal Models for Periodontal Disease. *Journal of Biomedicine and Biotechnology*: 1–8. [CrossRef](#)
- Roy, S., N. Reid, R. A. McDonald. 2009. *A Review of Mink Predation and Control in Ireland*. National Parks and Wildlife Service, Department of the Environment, Heritage and Local Government. Dublin, Ireland, 1–63. (Series: Irish Wildlife Manuals; No. 40).
- Sidorovich, V. E. 1993. Reproductive plasticity of the American mink (*Mustela vison*) in Belarus. *Acta Theriologica*, **38**: 175–183. [CrossRef](#)
- 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]
- Sidorovich, V. E. 1997. *Mustelids in Belarus. Evolutionary Ecology, Demography and Interspecific Relationships*. Zolotoy uley, Minsk, 1–279. [In Russian]
- Stavrou, Z.-E., 2021. *Prevalence of Teeth and Jaw Pathologies in Wild Minks in Lithuania*. Master thesis of Integrated Studies of Veterinary Medicine. Lithuanian university of health sciences, Kaunas, 1–51.
- Tumilson, R., T. L. Tumilson. 2019. Occurrence of the Sinus Nematode *Skrjabinigylus* sp. (Nematoda: Metastrongyloidea) Inferred from Sinus Lesions in Arkansas Mustelidae and Mephitidae, with Review of Relevant Literature. *Journal of the Arkansas Academy of Science*, **73**: 6–12. [CrossRef](#)
- Ulevičius, A., V. Sidorovich, G. Lauzhel. 2001. Specificity of non-metric parameters of American mink (*Mustela vison*) population in relation to habitat differences in Belarus. *Mammalian Biology*, **66**: 35–47.
- Valnisty, A. A., K. V. Homel, E. E. Kheidorova, A. V. Shpak, A. V. Nikiforov. 2020. Molecular genetic polymorphism of American mink populations (*Neovison vison*) in model fur farms and on the adjacent territories in Belarus. *Doklady of the National Academy of Sciences of Belarus*, **64** (6): 685–693. [In Russian] [CrossRef](#)
- Wahl, L., J. Iwanaga, A. B. Chabot, A. S. Dumont, R. S. Tubbs. 2020. Hypoplasia of the Tentorium Cerebelli: Case Report and Review of the Literature. *Kurume medical journal*, **67**: 49–52. [CrossRef](#)
- Zschille, J., D. Heidecke, M. Stubbe. 2004. Verbreitung und Ökologie des Minks — *Mustela vison* Schreber, 1777 (Carnivora, Mustelidae) — in Sachsen-Anhalt. *Hercynia N. F.*, **37**: 103–126.



THE GOLDEN JACKAL (*CANIS AUREUS*) IN THE NORTHERN POLISSIA OF UKRAINE: OCCURRENCE IN THE WILD, STATUS, AND SLOW DISPERSAL

Sergiy Zhyla 

Key words

golden jackal, *Canis aureus*, range expansion, species status, Ukraine

doi

<http://doi.org/10.53452/TU2610>

Article info

submitted 16.10.2023

revised 09.12.2023

accepted 30.12.2023

Language

Ukrainian, English summary

Affiliations

Chornobyl Radiation and Ecological Biosphere Reserve (Ivankiv, Ukraine); Polissian Natural Reserve (Selezivka, 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

Abstract

The golden jackal continues to slowly inhabit the north of Central Polissia and to disperse. Mostly single individuals are found. The social structure of the jackal is flexible and groups of more than two individuals are found in places of food concentration. A similar situation occurred in the Ubert River valley near the Ukrainian–Belarusian border, when visual encounters of jackal family consisting of probably 3–4 animals were very frequent near the burial place of livestock corpses. In the north of Central Polissia of Ukraine, the jackal has been recorded since 2014. The species is rare here. According to the registration of tracks, this predator is found on a less forested forest ridge between the settlements of Ovruch–Velidnyky–Slovechno–Levkovychi and in the valley of the Ubert River, which is a natural corridor of the species' northward dispersal. Given Ukraine's course towards EU membership and the position of the Baltic countries on the jackal, our country will obviously have to take into account the special status of the jackal as a species that has expanded its range on its own. Accordingly, this predator should not be considered an invasive species. Obviously, the problem with the jackal in forested regions of north of Ukraine will be much less severe than in the south in the floodplains of large rivers. In the Polissia, in trophically rich broadleaf forests with mosaic forest cover, the jackal is likely to coexist successfully with the wolf. Interspecific relations between wolves and jackals do not take the form of direct pursuit, but rather by marking territory. It has been found that jackals respond to chemical and visual markings of wolves during dispersal and try to quickly leave areas with high wolf population density. Unlike solitary wolves in the wild, solitary jackals are able to forage for food much more efficiently and therefore have a higher chance of survival in the wild. The preconceived notion of the jackal as a problematic species may not allow for an unbiased assessment of its impact on ecosystems. In its relations with humans, the jackal in the Polissia is a less problematic species compared to wolves, foxes, or American minks. It is necessary to inform the Ukrainian public, authorities and politicians about existing international legal instruments and European experience in managing populations of carnivorous mammals, including the golden jackal.

Cite as

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

Шакал (*Canis aureus*) на півночі Полісся України: виявлення у природі, статус та повільне розселення

Сергій Жила

Резюме. Шакал звичайний продовжує повільно заселяти північ Центрального Полісся і розселятись. Зустрічаються переважно поодинокі особини. Соціальна структура шакала гнучка і групи чисельністю більше 2 особин зустрічаються у місцях концентрації їжі. Така ситуація мала місце у долині р. Уборть поблизу українсько-білоруського кордону, коли дуже часто траплялись візуальні зустрічі ймовірно родини шакалів чисельністю 3–4 особини у місці закопаних трупів домашньої худоби. На півночі Центрального Полісся України шакал реєструється з 2014. Вид тут є рідкісним. За реєстрацією слідів цей хижак зустрічається на менш лісистому лесовому кряжі між населеними пунктами Овруч–Велідники–Словечно–Левковичі та у долині р. Уборті, котра є природним коридором розселення виду на північ. Зважаючи на курс України на вступ у ЄС і позицію щодо шакалу прибалтійських країн, нашої країні, очевидно, доведеться теж враховувати особливий статус шакала, як виду, котрий самостійно розширив свій ареал. Відповідно цей хижак не повинен розглядатись в якості інвазивного виду. Очевидно, проблема з шакалом на півночі України в лісистих регіонах буде куди меншою, чим на півдні в заплавах великих рік. У Поліссі у трофічно багатих широколистяних лісах з мозаїчною лісистістю шакал, ймовірно, буде успішно співіснувати з вовком. Міжвидові стосунки вовка і шакала відбуваються не у формі прямого переслідування, а з допомогою маркування території. За слідами було встановлено, що шакал при розселенні реагує на хімічне і візуальне маркування вовків та намагається швидко полишити території з високою щільністю популяції вовка. Поодинокі шакали на відміну від поодиноких вовків у природі здатні набагато ефективніше добувати їжу і відповідно вони мають більш високі шанси вижити у дикій природі. Упереджене ставлення до шакала як до проблемно-негативного виду можливо не дає змогу неупереджено оцінювати його вплив на екосистеми. У стосунках з людиною шакал у Поліссі є менш проблемним видом у порівнянні з вовком, лисицею чи візоном. Необхідно інформувати українську громадськість, владні структури і політиків України про існуючі міжнародні правові інструменти та європейський досвід щодо управління популяціями хижих ссавців і у т. ч. шакала.

Ключові слова: шакал, *Canis aureus*, розширення ареалу, статус виду, Україна.

Вступ

Шакал звичайний (*Canis aureus*, далі шакал) продовжує заселяти північ Центрального Полісся. Зустрічаються переважно поодинокі особини, а групи чисельністю більше двох особин — тільки у місцях концентрації їжі. Така ситуація є місцею у долині р. Уборть поблизу українсько-білоруського кордону, де дуже часто мали місце зустрічі груп шакалів чисельністю 3–4 особини у тих місцях, де були закопані трупи домашньої худоби. В умовах продовження колонізації Полісся шакалом модель хижацтва тріади «вовк–рись–шакал» на копитних (передусім на сарну) ще не сформувалася остаточно. З огляду на відомості щодо койоту (*Canis latrans*), можна припустити, що з часом шакал може стати конкурентом для рисі й вовка. Враховуючи зміни клімату, пересихання боліт, появу твердого надгрунтового покриву у Поліссі, цей вид може бути конкурентоздатним, натомість м'яка широка лапа рисі уже не здатна буде конкурувати з жорсткою і вузькою кінцівкою типу койота.

Щоби зрозуміти особливості функціонування системи «великі хижі — великі травоядні», потрібно дрібномасштабне вивчення не тільки щільностей цих видів, але і умов їх існування в ландшафті, котрі визначатимуть конкурентоздатність хижаків та вироблять новий механізм їх взаємодії та співіснування в лісистих, безлісних та заплавах екосистемах. При цьому вже зараз можна припустити, що в одних ландшафтах чисельність шакала буде визначатися ресурсами їжі, а в інших, навпаки, переслідуванням з боку вовків.

Очевидно, що в умовах Чорнобильського радіаційно-екологічного біосферного заповідника (далі Чорнобильського заповідника) вовк здатний буде контролювати шакала, а у районі Поліського заповідника у трофічно бідних бореальних ландшафтах шакал буде відсутній че-

рез нестачу кормових ресурсів. Нарешті, у заплавних екосистемах середніх рік Полісся та на мозаїчних територіях з лісистістю 25–60%, у трофічно багатих широколистяних лісах і передусім за межами великих лісових масивів шакал буде успішно співіснувати з вовком.

Для прикладу, койоти у північній Америці, попри конкуренцію з боку вовків, мають стапу в часі популяцію і здатні співіснувати з вовками навіть у лісистому середовищі завдяки пластичності поведінки і спектру живлення та використання простору [Crimmins & Van Deelan 2019]. Як відомо, підпорядкований вид може уникати переслідування завдяки пластичності поведінки та особливостей екології, що в кінцевому варіанті забезпечує співіснування видів. Спільноти хижаків здатні підтримувати високу щільність або допускати збільшення видового складу конкурентів, ніж це очікуються у ситуації, коли пластичність у використанні ресурсів є достатньою для їх співіснування [Crimmins & Van Deelan 2019].

Очевидно, що головним чинником майбутнього існування шакала буде передусім нове кліматичне середовище, котре, як очікують фахівці, буде максимально сприятливим для цього виду [Cunze & Klimpel 2022], і ця обставина, ймовірно, буде ключовою стосовно конкурентоздатності цього виду на півночі Полісся.

Про ефективність виявлення місць перебування та коридорів розселення шакала

Шакал часто лишається майже непомітним на певній території, і це вказує на слабку організацію моніторингу [Volokh & Rozenko 2016]. Для теріологів і мисливців необхідна інформація щодо визначення слідів шакала у природі. З досвіду автора, для цього потрібний час і досвід. У сучасних дослідженнях шакала в Європі (зокрема й в Україні) майже не використовують слідові методики вивчення його екології, поведінки та виявлення місць перебування. Разом із тим, сліди шакала є значимим джерелом наукової інформації. При цьому сліди шакала достовірно різняться від слідів пса, рисі, вовка чи лисиці.

Зважаючи на рідкісність шакала у Поліссі, автору часто доводилося працювати з застарілими й не дуже чіткими слідами (рис. 1). Виявлення виду за слідами найбільш результативне з використанням мотоцикла, коли за один виїзд можна провести до 100 км маршрутних обліків. Відбитки слідів дають можливість одномоментно ідентифікувати вид, а у деяких випадках встановити маршрут пересування, приналежність сліду територіальній особині чи тій, що розселяється. З часом така інформація дала можливість встановити наявність коридору розселення у північному напрямі вздовж долини р. Уборть.

Проведені опитування мисливців, працівників лісової охорони чи місцевих жителів дали вкрай обмежений матеріал з причини малопомітного способу життя шакала та його рідкісності, а також і тій обставині, що люди часто не звертають уваги на сліди чи приймають слід шакала за собачий. Тому необхідний спеціальний моніторинг цього виду і, передусім, у перспективних для цього місцях, де очікується його поява, або там, де цей вид вже мешкає, але лишається не виявленим. Виявлення шакала на певній території відбувається, як правило, в результаті загибелі якоїсь особини, а не в результаті польової роботи теріологів.

Картування слідів шакала (рис. 1) автор проводив переважно під час комплексних маршрутних обліків з використанням мотоцикла, автомобіля та пішим обстеженням деяких перспективних локацій вздовж мінералізованих смуг, лісових доріг, звіриних стежок, вздовж ділянок територій сприятливих для виявлення слідів (піщаних пагорбів, берегів річок) та інших ділянок ефективних для пошуку цільових видів. У разі використання автомобіля (передусім у Чорнобильському заповіднику) у місцях зупинок проводили піші обстеження, на які витрачали до двох годин часу. Використання автівки було в декілька разів менш продуктивним, чим мотоцикла. При цьому записи потрібно вести за типовою схемою маршрутних обліків з фіксацією координат. Для кожного зареєстрованого виду відмічали загальну кількість слідів від лап (одиноких чи у формі групи або зграї) та екскрементів. Проте варто пам'ятати, що екскременти шакала без наступного генетичного дослідження не можна розглядати як достовірні свідчення перебування виду і їх складно використовувати, щоби уникнути помилок у відповідності до загальноприйнятих вимог [Suarez-Tangil & Rodriguez 2021].



Рис. 1. Типовий відбиток передньої і задньої кінцівок шакала на сухій пилюці лесового ґрунту. Хижак, який чимось наляканий, намагається активно оглядати і прослуховувати місцевість, для чого переходить на короткий крок, коли сліди передньої і задньої лап не співпадають. Це найбільш оптимальний варіант відбитків лап для їх надійного визначення. При звичайному пересуванні відбиток задньої лапи потрапляє в слід передньої і дещо спотворює слід передньої з частково з'єднаними передніми подушечками пальців. Фото автора, 14.09.2023, долина р. Уборть. Праворуч для порівняння показано фото передньої лапи, на якому видно, що є великий проміжок між пальцями і подушечкою (фото з: [Krofel & Potočník 2008]), проте при ходьбі шакал тримає лапу компактно і проміжки між подушечками лап майже відсутні.

Fig. 1. A typical print of a jackal's forelimb and hindlimbs on dry forest soil dust. A predator that is frightened by something tries to actively inspect and listen to the area, for which it takes a short step when the front and hind paw prints do not match. This is the most optimal variant of footprint for reliable identification. During normal movement, the hind footprint falls into the front footprint and slightly distorts the footprint of the front foot with partially connected front toe pads. Photo by the author, 14.09.2023, the valley of the Ubort River. On the right, a photo of the front leg is shown for comparison, which shows that there is a large gap between the toes and the pad (photo from [Krofel & Potočník 2008]), but when walking, the jackal holds the foot compactly and there are almost no gaps between the pads.

При використанні автівки необхідно враховувати можливість швидкого доступу транспорту до потрібної локації та можливості прокладання подальшого пішого маршруту вздовж доріг і стежок [Soto & Palomares 2015]. Час, витрачений на виявлення першого зустрінутого сліду шакала, можна використовувати у програмах моніторингу як проксі-показник щільності виду. Збільшення кількості зустрінутих слідів і відповідне накопичення досвіду роботи у певному ландшафті дає змогу покращувати результативність виявлення виду за одиницю витраченого часу [Whittington *et al.* 2015]. Найбільш ефективний метод той, що дає 100% гарантію виявлення виду за порівняно невеликий проміжок часу, і мінімальних фінансових та людських затрат [Suarez-Tangil & Rodriguez 2021]. З часом дослідник може розуміти просторове поширення виду, що дає змогу економити кошти і час.

Ефективність методики вказує на те, наскільки виявлена просторова структура виду наближається до результатів комплексного дослідження (з використанням інших даних), і надає важливі деталі щодо поширення виду та складу угруповання ссавців. І успіх досягається, коли результати обліків з використанням різних методик і даних опитування збігаються [Suarez-Tangil & Rodriguez 2021]. Шакал і деякі інші види ссавців можуть лишатися непоміченими при використанні певних методик, які результативні щодо інших видів [Gompper *et al.* 2006].

Економічна оцінка методик моніторингу є ключовим показником, зважаючи на те, що моніторинг часто є обмеженим у фінансуванні [Waldron *et al.* 2013]. При порівнянні витрат у рамках одного польового дослідження фотопастки виявилися за вартістю утричі дорожчими за запахові станції і вдсятеро — за слідові методики. Окрім того, обслуговування фотопасток вимагало багато часу [Suarez-Tangil & Rodriguez 2021].

Щодо ефективності різних методик існують неоднозначні оцінки і різні точки зору. Виявлення видів з використанням слідів було найбільш результативним при одночасному використанні в межах одного проекту різних методик (фотопастки і запахові станції), а пошук за екскрементами давав найкращі показники для зайців, куниці кам'яної та видри. Жодна інша альтернативна методика не змогла виявити будь який вид раніше, чим реєстрація слідів [Suarez-Tangil & Rodriguez 2021]. З практики автора для умов Полісся обліки за екскрементами виявилися найбільш ефективними для копитних, котрі, на відміну від хижих, упродовж доби виділяють велику кількість екскрементів. Використання слідових методик у порівнянні з іншими методиками є складнішим і залежить від підготовки виконавців. Як правило, мисливці старшого покоління, котрі багато полювали на хутрового звіра, можуть досить якісно працювати зі слідами. Останнім часом заповідники півночі Центрального Полісся масово переходять на обліки великих ссавців з використанням фотопасток, а практика роботи зі слідами (відбитками лап на ґрунті) стає вкрай незначною.

Результати

На півночі Центрального Полісся України шакал реєструється з 2014 р. Вид є тут рідкісним. За реєстрацією слідів вид найчастіше зустрічається у менш лісистому лесовому кряжі між населеними пунктами Овруч–Велідники–Словечно–Левковичі та в долині р. Уборть, котра є природним коридором розселення виду на північ. Існування тут невеликого поселення шакала поки не створило конфліктних ситуацій з людиною, за винятком одного випадку виявлення казу. У Прип'ятському національному парку, що на 50 км північніше від українсько-го осередку поширення шакала, в долині Уборті у 2023 р. був відстріляний цей вид¹.

Територіальні вовки на півночі Центрального Полісся у менш лісистому більш антропогенному ландшафті, привабливому для шакала, з'являються, як правило, у нічний час і переважно з метою обстеження території на наявність падалі, а також для мічення і контролю території. Тому ймовірність зустрічі тут шакала з вовком малоімовірна. У порівнянні з давнішими часами, загиблих домашніх копитних стало дуже мало, скотомогильники відсутні і тому вовки майже не обстежують околиці населених пунктів в пошуках падала. Території з присутністю слідів шакала (долина Уборті і лесовий острів Словечансько-Овруцького кряжу) — це межі або й буферні зони між окремими вовчими зграями, і тому вони, ймовірно, відіграють роль прихистків для шакала.

Ландшафтні особливості, щільність копитних у межах індивідуальних територій вовчих зграй і місць перебування шакалів помітно різняться (рис. 2).

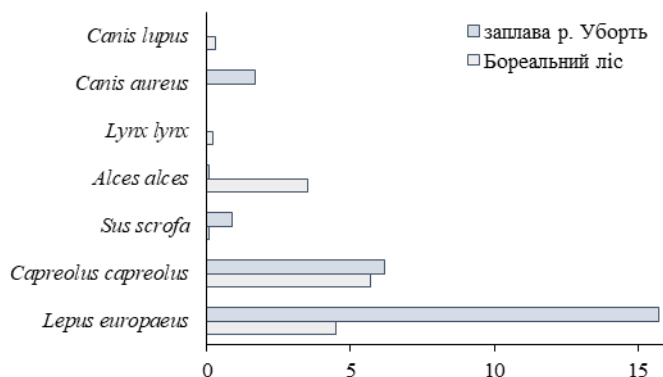


Рис. 2. Особливості ландшафтного поширення і щільність популяцій хижаків (вовка, рисі, шакала) та великих фітофагів (лось, свиня, сарна, заєць) у заплаві р. Уборть та соснових лісах бореального типу у районі Поліського заповідника. Шкала — особин на 1000 га.

Fig. 2. The specifics of landscape distribution and population density of carnivorans (wolf, lynx, and jackal) and large phytophages (elk, boar, roe deer, and hare) in the floodplain of the Ubort River and boreal pine forests in the Polissia Reserve. The scale is individuals per 1000 ha.

¹ «В Беларуси подстрелили золотистого шакала». 24/07/2023, <https://euroradio.fm> (<https://shorturl.at/zCHRZ>).

Територія Чорнобильського заповідника лежить поза межами ймовірного розселення шакала, і тому тут зареєстровані лише два випадки зустрічі слідів цього виду: 1) фіксація одинокого сліду шакала поблизу загиблого лося, 2) випадок переходу шакала від с. Залісся у напрямку с. Корогод і с. Луб'янка у безсніжний період (квітень).

Слідів шакалів поблизу жертв вовка чи рисі не відмічено. Територія Чорнобильського заповідника у разі наявності у долині р. Прип'ять мережі людських поселень могла би бути місцем розселення та наявності тут репродуктивного території шакала. Індивідуальні території зграй вовка мають невеликі площі, і вовки, ймовірно, можуть ефективно контролювати території і, відповідно, не допускають появи тут шакалів. Наявність піщаних ґрунтів на р. Уж поблизу с. Залісся і мінералізованих смуг уздовж доріг у Чорнобильському заповіднику дали змогу відстежити шлях пересування цього шакала. За слідами було помітно, що шакал намагався швидко покинути територію і пересувався майже прямолінійно. При підході до роздоріжжя переходив на короткий крок, виявляв поведінку настороженості і страху.

З цього прикладу можна зробити висновок, що, ймовірно, міжвидові стосунки вовка і шакала відбуваються не у формі прямого переслідування, а через маркування території: шакал реагує на хімічне маркування вовків і намагається швидко полишити такі ділянки. Дані Є. Воробйова про візуальну зустріч групи шакалів і, ймовірно, наявності територіальної родини поблизу м. Чорнобиль (особ. повід.) потребують перевірки. Чисельні в Чорнобильському заповіднику фотопастки не зафіксували жодного випадку присутності тут шакала.

Прогнозування впливу міжвидової конкуренції між шакалом і вовком за умов майбутньої зміни клімату вказує на те, що у долинах річок і в мозаїчному антропогенному ландшафті, особливо у місцях з періодичною появою падалі (поблизу сіл) шакал буде мати можливість розмножуватися. Поведінка шакалів є обережною, і цей вид дозволяють реєструвати рідкісні випадки візуальних спостережень чи почутого виття.

У долині Уборті і на Овруцько-Словечанському кряжі відомо всього по одному випадку добування та загибелі шакала від зіткнення з автівкою. В обох випадках фото тварин відсутні. У наш час лисиця та візон («американська норка») становлять певну проблему для жителів віддалених лісових сіл, часто забираються у курники і знищують домашню птицю. Лисиця при цьому нищить і виносить частину птиці (найчастіше біля п'яти особин). Візон давить все поголів'я і залишає його в курнику. Нічна слідова активність територіальних шакалів в долині Уборті досить висока в околицях населених пунктів, і ця обставина, можливо, знизить кількість нападів лисиці й візона на домашню птицю.

Ґрунтовий покрив на Поліссі через часті посухи стає все більш твердим, що покращує умови пересування шакала. Найбільш поширені типи ландшафтів — ліси бореального типу з відсутнім шакалом і напівантропогенні заплави р. Уборть з територіальним угрупованням шакала — різняться за щільністю зайця сірого (*Lepus europaeus*) і копитних (див. рис. 2).

Поодинокі шакали, на відміну від поодиноких вовків, здатні набагато ефективніше добувати їжу у природі і, відповідно, мають вищі шанси вижити у дикій природі. Поодинокий вовк у Поліссі майже не здатний пережити зиму за відсутності падалі. В умовах Полісся є значний відсоток нетериторіальних вовків і шакалів, і тому це питання потребує спеціального вивчення. Для порівняння, розселення шакалів у Вінницькій обл., очевидно, відбувається долинами річок Південний Буг і Дністер¹. Шакали і вовки, що розселяються, концентруються у схожих біотопах, де вони стають конкурентами за падаль (натомість, у багатьох публікаціях взаємодію між шакалом і вовком зводять до територіальних особин).

Конкурентом шакала за дрібну здобич є переважно лисиця, а не борсук (*Meles meles*) чи єнот (*Nyctereutes procyonoides*), бо обидва останні види взимку впадають у сплячку. Фактів колективного полювання шакалів на сарну в Поліссі не виявлено. Однак, всі ці припущення й викладки потребують додаткового вивчення й аналізу.

¹ Шакал на Вінниччині освоює нові території. Товариство Лісівників України (вебсайт). 22.05.2023. <https://shorturl.at/xDNQZ>

Обговорення

Щодо взаємин з вовком та іншими хижими

Незважаючи на статус шакала в Україні як мисливського виду, спеціальних обліків його чисельності на більшості території, населеної ним, не проводили. Моніторинг лишається неякісним, зважаючи на великі розбіжності та наявність «непомітних локацій» [Volkh & Rozenko 2016]. Вовк є обмежуючим фактором для поширення шакала, оскільки випадки появи вовків можуть перешкодити поширенню шакала [Krofel et al. 2017]. Низхідний тиск переслідування середньорозмірних хижих (зокрема й шакала) верхівковими хижаками¹, передусім вовком, може обмежити їхню чисельність і просторовий розподіл. Однак це явище не вивчали в ландшафтах, де домінує людина і прояви такого тиску можуть бути обмеженими [Krofel et al. 2017].

У Болгарії за умови дуже високої чисельності шакал спричиняє значні економічні збитки через втрати дичини [Stoyanov 2012]. Всеїдна дієта робить його потенційним харчовим конкурентом інших хижих, передусім лисиці [Farkas et al. 2017]. Поведінка шакала подібна до вовка: вид може існувати у зграях, що складаються з племінної пари та її нащадків минулих років, які допомагають батькам і забезпечують їжею цьоголітків. Відомі випадки спільного полювання кількох родин шакалів, але це відбувається лише там, де існує висока щільність цього виду [Markov 2012]. Зазвичай же шакал полює поодинокі [Sillero-Zubir et al. 2004].

Чисельний склад груп чи поодинокі існування шакала залежить від розмір здобичі, з якою вони можуть впоратися. Молодняк оленя благородного (*Cervus elaphus*) є найбільшою жертвою цього хижака в Європі [Boskovic et al. 2013]. Хоча шакал не заселяє урбанізовані райони, він заходить туди вночі у пошуках їжі на смітниках [Sillero-Zubir et al. 2004].

Ці відомості важливі для оцінки здатності шакала полювати на чисельну у Поліссі сарну (*Capreolus capreolus*). Очевидно, у цій ситуації доцільно розглянути систему «койот — білохвостий олень», що склалася у подібних до поліських ландшафтах Північної Америки [Crimmins & Van Deelan 2019]. Цей дещо більший від сарни олень є основним джерелом здобичі койотів, котрі, відповідно, з меншою частотою відвідують поїди вовків, оскільки здатні добувати оленів самостійно, чим зменшують конфліктність з вовком, іншими хижаками і людиною. Койот виявився конкурентоздатним у порівнянні з вовком, і висока чисельність популяції вовків у США не обмежує чисельність койотів. Зменшення щільності популяції вовків також може полегшити співіснування цих хижих. Білохвостий олень є найбільш важливою спільною здобиччю вовків і койотів, але, ймовірно, цей олень не може бути основним видом корму для койота упродовж тривалого часу [Crimmins & Van Deelan 2019].

Спектр живлення, використання простору та діяльність койотів значною мірою збігаються з вовчими, і койоти можуть відчувати конкуренцію з боку вовків. Проте тиск вовків на койотів є опосередкованим через пластичність поведінки і переважання у живленні койотів дрібнішої здобичі, а також завдяки варіативності у виборі здобичі та просторовому розподілі. Ці хижаки уникають один одного ще і завдяки різним періодам активності або завдяки збільшенню тривалості активності у певні періоди [Crimmins & Van Deelan 2019].

До визначення статусу виду як чужорідного

Для півночі України важливо з'ясувати, чи є шакал інвазивним чужорідним видом, зважаючи відсутність інформації про його присутність у минулому. Від цього буде залежати надання виду відповідного статусу та розробка плану управління. Очевидно, ареал шакала в Європі варто розділити на три зони: 1) територія у межах історичного ареалу, 2) повторно колонізована територія, 3) територія, де вид з'явився вперше. Таке зонування має бути бездоганим з наукової й природоохоронної точок зору.

¹ Термін в українськомовній науковій літературі відсутній і вводиться тут автором як відповідник до англ. *apex predator*; його необхідно тлумачити в екологічному сенсі, не таксономічному: мова про хижаків, популяції яких не регулюються іншими хижаками (вовк, беркут, акула тощо). — Прим. ред.

Шакал традиційно в Європі був видом з негативним ставленням. Уявлення про те, що шакал є чужорідним видом у більшості країн Європи, є помилковим [Trouwborst *et al.* 2015]. Окрім того, шакал не є новим видом для фауни України і був у її складі ще за часів Козацької доби, принаймні у XVI–XVIII ст. [Zagorodniuk 2014]. Розуміння терміну «розселяється природним шляхом» стосовно шакала є непростим. Цей вид здатний розселятися на далекі відстані, але як пластичний синантроп він це успішно робить, завдячуючи людині, котра покращила умови добування корму та змінила ландшафти на його користь.

Нинішні міжнародні правові зобов'язання України (як країни, яка на сьогодні не входить до ЄС) не обмежують її право вирішувати статус шакала. Оселишна Директива накладає в країнах ЄС обмеження на природоохоронну політику, включно зі сценаріями, коли шакали поширюються на території, де він ніколи не був відомий [Trouwborst *et al.* 2015]. У відповідності до статті 22 Директиви необхідно розрізняти ситуації, коли вид «був повторно інтродукований в його колишній природний ареал» або «самостійно поширюється на нову територію», яку «слід вважати частиною природного ареалу» [ibid.]. Країни поза ЄС мають гнучкість щодо полювання на шакалів, навіть якщо це обмежують зобов'язання за Бернською конвенцією. А ще шакалів можна розглядати у складі гільдій як великих, так і середніх хижих [ibid.]. Шакал може мати меншого розміру ареал та більшу щільність у порівнянні з великими хижими і менше залежати від транскордонного співробітництва задля підтримання його популяцій. Крім того, шакали створюватимуть менше конфліктних ситуацій, характерних для великих хижих, і тому потребуватимуть менше заходів з управління [ibid.].

Швидке розселення шакалів у Європі і помірніше в Україні потребує обміну інформацією й досвідом, а також забезпечення координації дій щодо управління цим видом. Шакали самостійно розширюють ареал, і управління їхніми популяціями має відбуватися з дотриманням вимог Додатку V Оселишної Директиви [Trouwborst *et al.* 2015]. Корми і дієта не є обмежувачим фактором: шакал добре пристосований до наявного спектру кормів та може адаптуватися до змін в ландшафті [Markov & Lanszki 2012; Krofel *et al.* 2017]. Вивчення придатності середовища існування дало змогу констатувати, що поява родинних груп шакала приурочена до лісів і чагарників, коридори розселення мають низьку щільність, а інтенсивно окультурені території мають негативний вплив на шакала [Torretta *et al.* 2020].

Найбільш північна естонська популяція шакала відома з 2013 р. Ця популяція є численною, особливо біля морського узбережжя, і репродуктивні пари колонізували навіть острови. У 2020 р. вона нараховувала 27 родинних груп, і вже у 2013–2015 р. шакала в Естонії визнали чужорідним видом. У 2016 р. його пере kwalіфікували як «природний новий вид, котрий розселяється» і залишили в статусі мисливського. Кількість добутих шакалів досягла максимуму ($n = 76$) 2018 року. Тут вони населяють переважно прибережні луки, пустища з ялівцем і очеретом, де вовки зустрічаються рідко [Männil & Ranc 2022]. Статус мисливського виду схожий зі статусом в Україні. Різниця в динаміці чисельності визначається, ймовірно, тим, що завдяки морському узбережжю естонська популяція каналізована у розселення на північ.

Подальші перспективи

Важливо інформувати громадськість та владні структури в Україні про європейський досвід щодо управління популяціями шакала. Нашій країні доведеться враховувати статус шакала як виду, який розширив ареал самостійно і тому не повинен розглядатися як інвазивний. Очевидно, проблема з шакалом на півночі України буде меншою, ніж на півдні. Заселення території Полісся відбувається повільно, і великі масиви лісів бореального типу з бідними піщаними ґрунтами, очевидно, ніколи не будуть колонізовані шакалом. Найбільш досліджений коридор розселення цього хижака у північному напрямі знаходиться в долині р. Уборть. Ймовірно, цей вид розселяється і по долині р. Горинь.

Північ Полісся є полігоном для вивчення експансії шакала в лісову зону та вивчення його стосунків з хижими ссавцями і передусім із вовком. Вважається, що придатність для шакала природних оселищ і саме збереження цього виду залежать від наявності мережі таких природних оселищ, як ліси й чагарники, котрі й створюють шляхи його розселення [Dondina *et al.*

2018]. Проте, подібна інформація в умовах Полісся не знаходять підтвердження. Причина цієї невідповідності зрозуміла: у високолісистих районах Полісся для шакала ключовими територіями будуть антропогенні ландшафти, а у антропогенному майже безлісому середовищі Європи, навпаки, — ділянки природного ландшафту.

Поширене уявлення про те, що шакал розселяється по Європі через розрідження популяції вовка [Krofel *et al.* 2017], також потребує перегляду, бо в умовах Полісся шакал і вовк будуть співіснувати, але можливо в різних типах ландшафтів. Експансію шакала, мабуть, не зможе зупинити висока щільність популяції вовка, навіть у маргінальних для шакала біотопах. Шакал з його компактною щільною лапою за умов потепління клімату, наявності добре розвинутої мережі стежок і доріг, безперечно має свою потенційну екологічну нішу у Поліссі. Упереджене ставлення до шакала як до проблемного виду не дозволяє коректно оцінювати його вплив на екосистеми. Можливо, у подальшому шакал матиме на Поліссі вплив на лисицю та інших хижих і дещо стабілізує все угруповання хижих.

Визнання та подяки

Автор дякує Є. Воробйову за повідомлення неопублікованих даних про зустрічі шакала на Поліссі. Дослідження проведено відповідно до планових тем Поліського природного заповідника та Чорнобильського радіаційно-екологічного біосферного заповідника. Автор дякує анонімним рецензентам за зауваження, а також редактором видання та О. Більській за редактування тексту.

References

- Boskovic, I., M. Speranda, T. Florianjicic, N. Sprem, S. Ozimec, [et al.]. 2013. Dietary habits of the Golden Jackal (*Canis aureus* L.) in Eastern Croatia. *Agriculturae Conspectus Scientificus*, **78** (3): 245–248.
- Crimmins, S. M., T. R. Van Deelan. 2019. Limited evidence for mesocarnivore release following wolf recovery in Wisconsin, USA. *Wildlife Biology*, **1**: 1–7. [CrossRef](#)
- Cunze S., S. Klimpel. 2022. From the Balkan towards Western Europe: range expansion of the golden jackal (*Canis aureus*) — a clivatic niche modeling approach. *Ecology and Evolution*, **12**: e9141. [CrossRef](#)
- Dondina O., S. Saura, L. Bani, M. C. Mateo-Sanchez. 2018. Enhancing connectivity in agroecosystems: focus on the best existing corridors or on new pathways? *Landscape Ecology*, **33**: 1741–1756. [CrossRef](#)
- Farkas, A., F. Jánoska, J.-T. Fodor, A. Náhlik. 2017. The high level of nutritional niche overlap between red fox (*Vulpes vulpes*) and sympatric golden jackal (*Canis aureus*) affects the body weight of juvenile foxes. *European Journal of Wildlife Research*, **63** (3): 1–4. [CrossRef](#)
- Gompper M. E., R. W. Kays, J. C. Ray, S. D. Lapoint, D. A. Bogan, J. R. Cryan. 2006. A comparison of noninvasive techniques to survey carnivore communities in northeastern North America. *Wildlife Society Bulletin*, **34**: 1142–1151. [CrossRef](#)
- Krofel, M., H. Potočnik. 2008. First record of a golden jackal (*Canis aureus*) in the Savinja Valley (Northern Slovenia). *Natura Sloveniae*, **10** (1): 57–62.
- Krofel, M., G. Giannatos, D. Čirovič, S. Stoyanov, T. M. Newsome. 2017. Golden jackal expansion in Europe: A case of mesopredator release triggered by continent-wide wolf persecution? *Hystrix, The Italian Journal of Mammalogy*, **28** (1): 9–15.
- Männil, P., N. Ranc. 2022. Golden jackal (*Canis aureus*) in Estonia: development of a thriving population in the boreal ecoregion. *Mammal Research*, **67**: 245–250. [CrossRef](#)
- Markov, G. 2012. Golden Jackal (*Canis aureus* L.) in Bulgaria: What is going on? *Acta Zoologica Bulgaria*, **4**: 67–71.
- Markov, G., J. Lanszki. 2012. Diet composition of the golden jackal, *Canis aureus* in an agricultural environment. *Folia Zoologica*, **61** (1): 44–48. [CrossRef](#)
- Sillero-Zubiri, C., M. Hoffmann, D. W. Macdonald. (eds). 2004. *Canids: Foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and conservation action plan*. IUCN/SSC Canid Specialist Group, Gland, Switzerland, 1–443. <https://shorturl.at/hHOPZ>
- Soto, C., F. Palomares. 2015. Coexistence of sympatric in relatively homogeneous Mediterranean landscapes: functional importance of habitat segregation at the fine-scale level. *Oecologia*, **179** (1): 223–225. [CrossRef](#)
- Stoyanov, S. 2012. Golden jackal (*Canis aureus*) in Bulgaria, current status, distribution, demography and diet. In: *Modern Aspects of Sustainable Management of Game Population. Proceedings of International Symposium on Hunting*. Serbia, Zemun-Belgrade, 48–55. <https://shorturl.at/gmnJN>
- Suarez-Tangil, B. D., A. Rodriguez. 2021. Integral assessment of active and passive survey methods for large-scale monitoring of mammal occurrence in Mediterranean landscapes. *Ecological Indicators*, **125**: 107553. [CrossRef](#)
- Torretta, E., O., Dondina, C. Delfoco, L. Riboldi, V. Orioli, [et al.]. 2020. First of habitat suitability and connectivity for the golden jackal in north-eastern Italy. *Mammalian Biology*, **100** (6): 631–643. [CrossRef](#)
- Trouwborst, A., M. Krofel, J. D. C. Linnell. 2015. Legal implications of range expansions in a terrestrial carnivore: the case of the golden jackal (*Canis aureus*) in Europe. *Biodiversity Conservation*, **24**: 2593–2610. [CrossRef](#)
- Volokh, A., N. Rozenko. 2016. Modern distribution and morphology of the golden jackal (*Canis aureus*) in Ukraine. *Beitrag zur Jagd- und Wildforschung*, **41**: 307–318.
- Waldron, A., A. O. Moores, D. C. Miller, N. Nibbelink, D. Redding, [et al.]. 2013. Targeting global conservation funding to limit immediate biodiversity declines. *Proceedings of Natl. Acad. Sci.*, **110** (29): 12144–12148. [CrossRef](#)
- Whittington, J., K. Heuer, B. Hunt, M. Hebblewhite, P. M. Lukacs. 2015. Estimating occupancy using spatially and temporally replicated snow surveys. *Animal Conservation*, **18** (1): 92–101. [CrossRef](#)
- Zagorodniuk, I. 2014. Golden jackal (*Canis aureus*) in Ukraine: modern expansion and status of species. *Proceeding of the National Museum of Natural History*, **12**: 100–105.



CHOROLOGY OF *SPALAX ARENARIUS*, AN ENDEMIC RODENT SPECIES OF THE LOWER DNIPRO SANDS AND TAURIDA STEPPE

Igor Zagorodniuk , Marina Korobchenko 

Key words

mole rat, *Spalax arenarius*, endemic species, chorology, southern Ukraine

doi

<http://doi.org/10.53452/TU2611>

Article info

submitted 27.08.2023
revised 20.12.2023
accepted 30.12.2023

Language

Ukrainian, English summary

Abstract

The article analyses one of the most unique species of mammals in the fauna of Ukraine—the fossorial rodent *Spalax arenarius*. The sandy mole rat is an endemic of the Ukrainian Black Sea region, one of the two endemic species in the mammal fauna of Ukraine and also a species having the smallest geographic range among representatives of the East European mammal fauna. The specifics of the modern distribution of this species, its morphological features and differences from the neighbouring species, from which it can be considered a derivative, are analysed. Particular attention is paid to five aspects of the chorological analysis: 1) description of the current distribution with a detailed map of the species' occurrence; 2) analysis of ancient *Spalax* specimens and the former distribution of this species based on actual data; 3) determination of the actual range boundaries, primarily along the land, i.e. in the east of its distribution, 4) analysis of the probable reasons for the range restriction from the west as a probably recent expansion to the region; and 5) construction of a model of the formation of the current range based on reconstructions of the distribution of *Spalax* in the Taurida Steppe. The latter was carried out considering the morphological features of *Spalax arenarius*, which are most similar to those of *Spalax giganteus*, whose modern range is limited to the Caspian Sea regions and, apparently, the North Caucasus. According to morphology and habitat reconstructions, the sandy mole rat is most likely a sister species to *Spalax giganteus* and one of the source forms for the western *S. zemni* (similar to the history of ground squirrels). The unique features of the Lower Dnipro population are presented, including the colouration of the feet and rhinaria and the structure of the skull. The history of the Lower Dnipro settlement is considered in view of the regular flooding of the region in historical times (including artificial catastrophic flood of 2023). The hypothesis of a recent (possibly secondary) expansion of the species into the region and the specifics of its presence or absence in neighbouring territories, in particular in the Crimea, Syvash, and the Molochnyi Estuary area, are formulated and considered. The zone of Lower Dnipro sands is most likely the area of recent expansion of the species, which demonstrates a correspondence to the entire complex of Lower Dnipro isolates of mammals, including *Microtus socialis*, *Sylvaemus witherbyi*, and *Stylodipus telum*.

Affiliations

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

Correspondence

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

Cite as

Zagorodniuk, I., M. Korobchenko. 2023. Chorology of *Spalax arenarius*, an endemic rodent species of the Lower Dnipro Sands and Taurida steppe. *Theriologia Ukrainica*, **26**: 105–131. [In Ukrainian, with English summary]

Хорологія *Spalax arenarius* — ендемічного виду гризунів Нижньодніпровських пісків і Таврійського степу

Ігор Загороднюк, Марина Коробченко

Резюме. Проведено аналіз одного з найунікальніших видів ссавців фауни України — підземного гризуна *Spalax arenarius*. Сліпак піщаний є ендеміком українського Причорномор'я, одним з двох видів-ендемів у теріофауні України і найвужчий за ареалом вид ссавців східноєвропейської фауни в цілому. Проаналізовано особливості сучасного поширення цього виду, його морфологічних особливостей і відмінностей від суміжних видів, дериватом від яких його можна розглядати. Особливу увагу приділено п'ятьом напрямкам хорологічного аналізу: 1) опису сучасного поширення з представленням детальної карти місць знахідок виду, 2) аналізу давніх колекційних зразків *Spalax* та колишнього поширення цього виду за фактичними даними; 3) визначення фактичних меж ареалу, насамперед по суходолу, тобто на сході його поширення, 4) аналіз ймовірних причин обмеження ареалу з заходу як ймовірно нещодавнього вселення у регіон, 5) побудова моделі формування сучасного ареалу на основі реконструкцій розселення сліпаків у Таврійському степу. Останнє зроблено з урахуванням морфологічних особливостей *Spalax arenarius*, які є найбільш подібними до *Spalax giganteus*, сучасний ареал якого обмежений прикарпатськими регіонами і, очевидно, Північним Кавказом. За морфологією та ареалогічними реконструкціями сліпак піщаний найімовірніше є сестринським видом щодо *Spalax giganteus* та однією з вихідних форм для західних *S. zemni* (за аналогією з історією з ховраками). Наведено унікальні особливості нижньодніпровської популяції, включно з особливостями забарвлення ступень лап і ринарію та ознаками будови черепа. Розглянуто історію нижньодніпровського поселення з огляду на регулярні затоплення регіону в історичні часи (включно зі штучним катастрофічним водопіллям 2023 р.). Сформульована і розглядається гіпотеза недавнього (можливо вторинного) вселення виду в регіон та особливості його присутності й факти відсутності його в інших суміжних територіях, зокрема на території Криму, Сивашів і Присивашся, району Молочного лиману. Зона пісків, найімовірніше, є зоною нещодавнього вселення виду, який демонструє відповідність всьому комплексу нижньодніпровських ізолятів ссавців, який включає *Microtus socialis*, *Sylvaemus witherbyi* та *Stylodipus telum*.

Ключові слова: сліпак, *Spalax arenarius*, ендемічний вид, хорологія, південь України.

Вступ

Теріофауна України включає доволі невелику кількість ендемічних ссавців, і найчастіше мова ведеться про ендемічні підвиди інших більш поширених видів, надто дрібних ссавців, зокрема такі, що ізольовано поширені в гірських районах Карпат [Zagorodniuk 1998; Barkaszi 2016] та Криму [Evstafiev 2021]. Ці ж гірські та передгірні регіони є й зонами високого видового багатства раритетної частини фауни України в цілому [Zagorodniuk 2004]. При цьому в Карпатах найчастіше ендемізм демонструють субальпійські форми, а в Криму — гірсько-лісові. Третім виразним осередком ендемізму є район нижньодніпровських піщаних арен разом із прилеглими частинами Таврійського степу [Zagorodniuk 2019a].

Серед інших вирізняється комплекс нижньодніпровського біогеографічного вузла, названого нами Dnipro Endemic Group, DEG [Zagorodniuk 2019b], до якого входять чотири види ссавців (всі степові гризуни) — *Stylodipus telum*, *Spalax arenarius*, *Microtus socialis*, *Sylvaemus witherbyi*. У цьому ряду лише *Spalax arenarius* виділяється своїм високим (видовим) статусом, інші представлені унікальними підвидами, ареали яких охоплюють і материкове Приазов'я та прилеглу степову частину Криму. Цей видовий комплекс є одним з найпримітніших в усій теріологічній біогеографії України, що не раз робило його об'єктом уваги, починаючи зі статей про поширення «піщаного» (нижньодніпровського) сліпака за авторства Є. Решетника [Reshetnyk 1939] та І. Цемша [Tsemsh 1939]. Власне, цей сліпак після визнання його видом [Ognev 1947] став одним із найвідоміших ендемів у складі фауни України. Надалі йому була надана надвисока увага і у Червоній книзі України (1980, 1994, 2009), і в різних галузях поширення знань, включно з нумізматиною (монета 2005 р.).

Виходячи з біогеографічної унікальності *S. arenarius* як мешканця нижньодніпровських пісків, суперечливих поглядів на його ранг і рівні подібності з іншими видами *Spalax*, його унікальності як єдиного у фауні придніпровських пісків і таврійських степів виду землерийв, визначної ролі його як індикатора незайманого степу та об'єкту охорони (включно з міжнародними «червоними» переліками), а також незмінної уваги до нього з боку цілої плеяди відомих науковців, авторами проведено розвідку всіх зазначених особливостей сліпака піщаного крізь призму його хорології. Особливого значення таким дослідженням додала й руйнація 2023 року Каховської греблі з формуванням широкої зони затоплення.

Сліпак піщаний — мешканець піщаних арен

Огляд примітних особливостей

Мова йтиме про сліпаків та сліпаковини (як сліди присутності сліпаків) на просторі материкової частини Таврійських степів і напівпустель в межах трикутника «Каховка (на півночі) — Кінбурн (на південному заході) — Перекоп (на південному сході)». Ця територія охоплює всі відомі на сьогодні факти існування сліпака піщаного.

Сліпак піщаний є одним з найпримітніших видів ссавців цієї території завдяки помітності його землерийної діяльності в місцях його присутності, а також завдяки його виразній шкодочинності в місцях поширення городництва. Окрім того, сліпак піщаний як ендемік незмінно привертає увагу дослідників і природоохоронців, і з початком війни на півдні України став одним із найбільш примітних видів, що потерпають не тільки від традиційних форм господарювання (фрагментація простору каналами, зрошення, розорювання, заліснення, знищення), але й від бойових дій (обстріли, пожежі) та спровокованих війною наслідків техногенних катастроф, включно з руйнацією греблі Каховського водосховища¹.

Відомість цього виду сформувалася передусім через його малий ареал, який є найменшим серед усіх ссавців фауни України та напевно й усієї Європи. Такий ареал за оцінками на основі даних, наведених у Червоній книзі України (2009) (рис. 1), охоплює лише 3'000 км² [Korobchenko & Zagorodniuk 2009]². Явно в розріз із біологічними особливостями близьких видів сліпаків йде і його приуроченість до піщаних арен, проте ця особливість не є абсолютною, і його «піщана» назва більше пов'язана з тим, що інших придатних місць поза пісками й немає, поза пісками переважають солонцюваті ґрунти. На власне піщаних аренах цей вид відсутній, а через освоєння людиною степу він виявився затиснутим у вузьку смугу між поливними й розораними та засадженими сосною землями, з одного боку, та піщаними аренами, з іншого боку. Докладніше біотопи і мереживо ареалу проаналізовано далі.

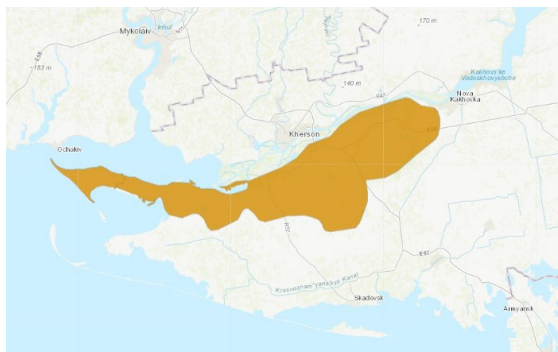


Рис. 1. Загальні уявлення про поширення *Spalax arenarius* за МСОП (2008) та ЧКУ (2009).

Fig. 1. General view on the distribution of *Spalax arenarius* according to IUCN (2008) and RDB of Ukraine (2009).

¹ Недослідженою темою є контузії тварин, від яких потерпають і сліпаки [Zagorodniuk & Vyshnevsky 2022].

² Для порівняння, за тим самим джерелом, у *S. zemni* — 166 тис. км², у *S. microphthalmus* — 580 тис. км². За оцінками у цій роботі (дані з MapInfo), площа ареалу *S. arenarius* становить 4,44 тис. км².

Джерела даних. Основні типи даних щодо реєстрацій сліпака (див. рис. 2):

1) прямі спостереження — зустрічі самих тварин авторами й колегами-біологами, надто працівниками наукових і природоохоронних установ. Загалом, окрім авторів, у цьому дослідженні вдалося зібрати дані від 14 колег, що спостерігали сліпака або його порії в різних районах Придніпров'я, Причорномор'я та Приазов'я — на всьому проміжку від Дніпра до Молочної та від Запоріжжя до моря. Важливою була й інформація про відсутність сліпака в тих чи інших місцях, що дозволило уточнити межі його поширення;

2) опитування різних груп природокористувачів (фермери, пастухи, шукачі скарбів); окрім цільових обстежень та опитування колег (і запитів на пошук) використано також опитування активу інтернет-пабліків — форумів та груп у соцмережах (доволі успішно — копачів скарбів та повідомлення дачників і господарів приватних садиб, що ведуть постійну боротьбу зі сліпаками як шкідниками культурних рослин). Тут критерії верифікації — детальні описи, інтерв'ювання та фотоматеріали, важливим є встановлення довірливих контактів через небажаність спілкування з потенційними екоінспекторами, зоозахисниками абощо;

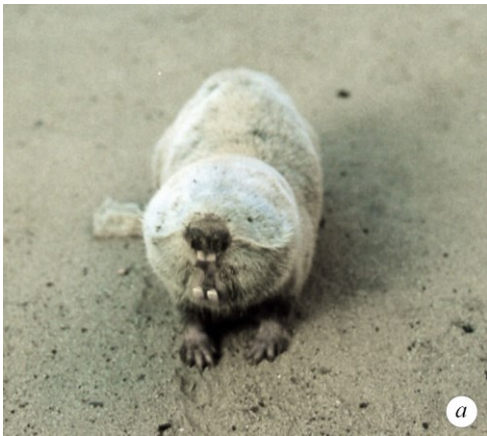
3) OSINT — аналіз інтернет-пабліків, насамперед соцмереж (в частині випадків вдавалися контакти з авторами фото і повідомлень), аналіз фотобанків, включно з Вікімедією (зокрема конкурси фото, на які присилають багато різних матеріалів), у згаданих вище закритих спільнотах копачів; у частині випадків відомості про сліпаків чи їх порії потрапляють у новини, як загального характеру (хроніки заповідної справи, місцевого життя та війни), так і спеціального (рятування сліпака: рис. 2g, зустрічі «дикивинних» видів: рис. 2f);

4) природничі колекції — обсяги колекцій гризунів-землеріїв описано нами раніше [Korobchenko 2014], далі їх деталізовано щодо сліпака піщаного. У низці випадків важливими є зразки з робочих колекцій колег, які не були нам відомими, проте завдяки контактам зразки було отримано. Прикладами є робочі колекції колег із Чорноморського БЗ (зокрема, черепи, знайдені на лисячих норах: рис. 2h) і зразки з порівняльних колекцій палеонтологів (зокрема, в ННПМ, де виявлено унікальний північний зразок із Дніпрян Каховського району);

5) література — проаналізована вся доступна (але не вся тут цитована, бо чимало «сірої» і такої, що містить тільки згадки видових назв без будь-яких фактів); публікацій вкрай мало і всі вони або надто оглядові (на рівні огляду фауни країни або огляду родини), або точкові і пов'язані з конкретними територіями (насамперед з Чорноморським біосферним заповідником); попри це, в низці випадків важливою є інформація з давніх джерел, як-от щодо колишньої фауни Асканії-Нової.

Рис. 2. Приклади основних типів даних, з яких створено базу даних щодо реєстрацій сліпака піщаного: (a) сліпак, вилловлений на Кінбурні, 08.2001, фото Є. Романа (за wikipedia <https://shorturl.at/mrJPS>); (b) повідомлення природокористувачів про спостереження сліпаковин — зйомка з дрону лісопосадок в околі Олешок (12 км на пд.сх.), 3.07.2018, Ігор Шейгас; (c) сліпак, здобутий дачниками, дачі в околі с. Кринки, 12.09.2018, Ірина Гончаровська; (d) прямі обліки, проведені авторами та колегами — викиди сліпака на Солоноозерній дачі (Чорноморський біосферний заповідник), фото М. Коробченко; (e) фото зустрінутої тварини, околі Олешок, 1.06.2014, С. Гаврилюк (конкурс Вікімедіа); (f) порії біля Скадовська (Лазурне), кінець жовтня 2020, фейсбук, Максим Філін; (g) кадр з новинного репортажу «Рятування сліпака піщаного на трасі біля міста Олешки», 06.2017, вебсайт «Олешшя»; (h) — череп сліпака на норі лисиці, Івано-Рибальчанська ділянка (кв. 32) ЧБЗ, М. Ниточко, с/о Селюніна, 29.05.2018 (в колекції авторів).

Fig. 2. Examples of the main types of data used to create the database of *Spalax arenarius* records: (a) mole rat trapped in the Kinburn Peninsula, 08.2001, photo by E. Roman (wikipedia <https://shorturl.at/mrJPS>); (b) reports of nature users about sightings of molehills—drone survey of forest plantations in the vicinity of Oleshky (12 km to the south-east), 3.07.2018, Ihor Sheihas; (c) mole rat trapped by summer residents, dacha near the village of Kryny, 12.09.2018, Iryna Honcharovska; (d) direct surveys carried out by the authors and colleagues—excavated ground (molehills) of mole rat at Solonoozerna Dacha (Black Sea Biosphere Reserve), photo by Maryna Korobchenko; (e) photo of an animal encountered, near Oleshky, 1.06.2014, S. Havryliuk (Wikimedia contest); (f) burrows near Skadovsk (Lazurne), late October 2020, Facebook, Maksym Filin; (g) screenshot from the news report 'Rescue of the sandy mole rat on the road near the town of Oleshky', 06.2017, 'Oleshshia' website; (h) skull of a sandy mole rat at a fox burrow, Ivano-Rybalche area of BSBR, M. Nytochko, 29.05.2018 (authors' collection).



Огляд ключових публікацій

Спеціальних праць, присвячених цьому виду сліпаків, небагато. Більше є праць, де цей вид аналізують як складову родини Spalacidae або як складову локальних фаун. Однією з перших згадок є опис у «Каталозі» Й. Пачоського [Pachoskiy 1906: 13], який зазначав «*Spalax typhlus* Pall. ... Особенно обильно водятся слѣпцы въ пескахъ за Днѣпромъ».

Серед праць стосовно виду важливо згадати такі: статтю О. Гізенка про чисельність сліпака піщаного та кандибки в Україні (по суті в Чорноморському заповіднику) [Gizenko 1985], огляд відомостей про вид, підготовлений Н. Філіпчук для збірника про рідкісних видів ссавців СРСР [Filipchuk 1990], серія публікацій для різних оглядів раритетної фауни, зокрема для Червоної книги України, ссавців під охороною Бернської конвенції тощо) [Selyunina 1994, 2009] та огляду ссавців під охороною Бернської конвенції [Kondratenko & Zagorodniuk 1999] (вид тільки запропоновано включити до Додатку 3), а слідом і до переліку вразливих видів за критеріями МСОП [Tsytulina & Zagorodniuk 2008] (з перевиданням 2012 р.).

Важливим циклом досліджень стали праці З. Селюніної з обліку цього виду в Чорноморському біосферному заповіднику (ЧБЗ), в якому і в околицях якого зосереджена значна частина популяції. Такі результати представлено в низці публікацій у різного роду збірниках з екології тварин і заповідної справи [Selyunina 1990; Selyunina & Tlуста 2001; Selyunina 2003; Selyunina & Umanets 2017] та в збірниках кадастрових матеріалів [Selyunina 2008]. Вид регулярно фігурує в оглядах фауни ЧБЗ та його раритетної складової [Selyunina 2005; *etc.*].

Цей вид від часу його опису у 1939 р. (як підвиду у складі сліпака подільського, докладніше далі) став об'єктом уваги в різного роду таксономічних та комплексних таксономічно-біогеографічних дослідженнях, починаючи з праць Є. Решетник [Reshetnyk 1939, 1941] і до ревізій С. Огньова, В. Топачевського і авторів [Ognev 1940, 1947; Topachevsky 1969; Korobchenko & Zagorodniuk 2009]. Важливим об'єктом цей вид став у дослідженнях ролі річок у поширенні степової фауни [Tsemsh 1941; Zagorodniuk 1999]. Як представник групи еволюційно близьких видів цей сліпак став важливим об'єктом у вивченні процесів ранньої диференціації таксонів [Korobchenko 2012; Zagorodniuk 2019a]. Врешті, цей вид став важливим об'єктом музеологічних й історичних розвідок, включно з оглядами колекцій і колекторів, зокрема й Є. Решетник [Korobchenko 2014, 2016, 2022a; Zagorodniuk 2022].

Колекційні зразки *Spalax arenarius*

Загальний огляд даних

Найповніший на сьогодні огляд даних представлено у нашій праці 2014 року [Korobchenko 2014], що містить відомості про колекційні серії та окремі зразки у шести зібраннях (музеях), разом 48 зразків. Серед них — 3 екз. в ЗМД (Львів), 1 в ЗМНДУ (Ніжин), 1 в ЛЕТБ (Луганськ, нині у авторів), 13 в ННПМ-з (у т.ч. 2 на експозиції), 30 в ННПМ-р, 4 в ХОКМ³ (Херсон, у т.ч. 1 на експозиції) [Korobchenko 2014]. Ключовим зібранням є ННПМ, включно з двома колекціями — основною колекцією ссавців у відділі зоології (ННПМ-з) та остеологічними зразками у порівняльній колекції відділу палеонтології (ННПМ-р).

Для колекцій ННПМ-р нумерація зразків була змінена при останній інвентаризації 2020–2022 рр. (інвентаризація проведена З. Баркасі), тому важливо пам'ятати, що на черепях (і в усіх попередніх публікаціях) щодо ННПМ вказано старі номери.

Скорочення назв природничих музеїв прийнято за каталогом їх акронімів [Zagorodniuk & Shydlovskyy 2014]. Окрім того, прийнято такі скорочення: ЧБЗ — Чорноморський біосферний заповідник НАН України, БД — база даних (мова передусім про ННПМ-з); ПКК — Північно-кримський канал. Малими літерами позначено типи зразків (за абеткою): нщ — нижня щелепа, оп — опудало, ск — скелет, т — тушки, чр — черепи, шк — шкірки.

³ В електронній БД цього музею (ХОКМ) записано 5 екз., в т.ч. один без номера з датою надходження «1962» та приміткою на списання (публікація БД: [Podgaynyy 2015]); тут наведено дані для всіх цих зразків.

Таблиця 1. Обсяг колекційних зразків *Spalax arenarius* у досліджених колекціях природничих музеїв України
Table 1. The number of *Spalax arenarius* specimens in the studied collections of natural history museums of Ukraine

Колекція	Кількість*	Колектор, роки	Місцезнаходження
ННПМ	1шк, 1чр + 1нщ	Зубко, 1935; Решетник, 1937	Голопристанський р-н, ЧБЗ, Солонноозерна ділянка, Івано-Рибальчанська ділянка
ЗМД	3т	Ємельянова, 1967	там само
ЗМКУ	1шк+чр	Дрогачинський, 1967	там само
ЛЕТБ**	4чр + 1т	Загороднюк, 1987; Ниточко, 2018; Селюніна, 2019	там само
ННПМ	9чр, 1чр+т; 4шк, 2чр+ск, 6ск	Зубко, 1936, Решетник, 1937, 1938	Голопристанський р-н, с. Кардашинка, с. Буркути, м. Гола Пристань
ННПМ	(30 чр)***	Великанів, [1934–1936]	(без етикеток, з підписом Великанова)
ННПМ	1чр	Решетник, 1937	Олешківський р-н, м. Олешки
ХОКМ	3оп + 1шк	Воїнов, 1902	м. Олешки
ХОКМ	1т	Іздебський, 1960	с. Геройське, ЧБЗ, Солонноозерна ділянка
ЗМНДУ	1шк+чр	Шешурак, 1999	Гола Пристань

* В ННПМ-з відомо 13 зразків [Shevchenko & Zolotukhina 2005], у т.ч. два — на експозиції; ** ЛЕТБ (Лабораторія екології тварин та біогеографії) — назва дослідницької групи, в якій працювали автори до 2014 р. в Луганську (до війни), що фігурує в огляді 2014 р.; тут цю назву колекції збережено, проте тепер всі зразки — в ННПМ у відділі музеології; *** кількість зразків в ННПМ-р зі зборів Вс. Великанова через обмеження доступу до цієї колекції перевірити не можна, обсяг серії прийнято за: [Korobchenko 2014], на сьогодні виявлено тільки 7 зразків (№ 1092, 3223–3225, 3254–3256 з авт. № 76, 1321, 1322, 1339, 1335, 1343, 1351; авторські номери не відповідають записам в давніх журналах обліку колекцій ННПМ).

Помилкові вказівки і перевизначення

Існує декілька публікацій з помилковими даними щодо *S. arenarius*.

Так, три екз. цього виду в каталозі ЗМД [Zatushevskyy *et al.* 2016] наведені як «*S. leucodon*» (про це ми писали раніше: [Korobchenko 2014]); ці зразки вже за географічним критерієм мають бути віднесені до *Spalax arenarius*, і далі їх описано саме так.



Рис. 3. Остеологічні зразки *Spalax arenarius*, що мають значення у вивченні поширення і мінливості сліпака: (a) череп «*Spalax zemni*», № 1156, Каховський р-н, Дніпряни, 29.02.1929, leg. М. Щербина; NMNH-р; (b) череп № 1322 з підписом В. Великанова, лос. ?, ~1935 р., NMNH-р; (c) череп № 2906, ♀, 25.08.1937, leg. Є. Решетник, Олешківський район («Цюрупинський р-н», «Одеська обл.»).

Fig. 3. Osteological specimens of *Spalax arenarius* important in the study of distribution and variability of the mole rat: (a) skull of '*Spalax zemni*' No. 1156, Kakhovka Raion, Dnipriany, 29.02.1929, leg. M. Shcherbyna; NMNH-p [Korobchenko 2014]; (b) skull No. 1322 signed by V. Velykaniv, loc. ?, ca. 1935, NMNH-p; (c) skull No. 2906, ♀, 25.08.1937, leg. E. Reshetnyk, Oleshky Raion (former 'Tsiurupinsk Raion', 'Odesa Oblast').

У колекції ННПМ-р є череп № 641 (нов. № 1335) з ідентичними вихідними даними і позначенням «*S. podolicus*» (= *zemni*), тобто це ще раз засвідчує, що мова має йти про *S. zemni*, а не *S. arenarius*. Як «*S. microphthalmus*» в БД ННПМ-з (не в каталозі 2005 р.) значиться череп № 1751, 10.06.1936 (Голопристанський р-н), який є *arenarius* і напевно ідентичний до № 2998 з Кардашинки (leg. Я. Зубко) в ННПМ-з, тобто чр № 1751 «*microphthalmus*» = шк № 2998 *arenarius*). Про череп «*Spalax podolicus*» (= *arenarius*) з Асканії-Нової (1929 р.), що є унікальною знахідкою в цілому для *Spalax* з України, написано в розділі «Межі поширення» в окремому огляді асканійських матеріалів.

Докладні відомості про колекційні зразки

Описи зразків наведено за єдиною схемою: loc., leg., col., sample, №, date [cit.] (тобто місцезнаходження, збирач, колекція, тип зразка, номер, дата, цитування).

1) Кінбурн 1 (Івано-Рибальчанська ділянка ЧБЗ та окол.): • ЧБЗ, Івано-Рибальчанська ділянка, leg. Є. Решетник, ННПМ-з, 1ч № 4948 (paralectotype), 3.07.1937 [Shevchenko & Zolotukhina 2005]; • Голопристанський р-н, ур. Івано-Рибальче, leg. Є. Решетник, ННПМ-р, 1шк № 1125, 1937; • ЧБЗ, Івано-Рибальчанська ділянка, leg. І. Смельянова, ЗМД, 2т № 1402, 27.05.1967, як «*S. leucodon*» [Zatushevskyy et al. 2016]; • ЧБЗ, Івано-Рибальче, leg. І. Дрогичинський, ЗМКУ, 1чр+т № 2934, 1.10.1967 (як *microphthalmus*, перевизн.: [Korobchenko et al. 2018]); • Голопристанський р-н, між с. Рибальче та Виноградне, ЛЕТБ, 1чр+т № 1330, 15.11.2019 (загиблий на дорозі), leg. Г. Гонтак-Онищук (с/о З. Селюніна); • ЧБЗ, Івано-Рибальчанська діл., кв. 32 (знайдено на вигребі з нори лисиці), leg. М. Ниточко, ЛЕТБ, 2чр № 1318–1319, 29.05.2018.

2) Кінбурн 2 (Солоноозерна ділянка ЧБЗ та окол.): • ЧБЗ, Солоноозерна ділянка, leg. І. Смельянова, ЗМД, 2т № 1401, 1403, 27.05.1967, як «*S. leucodon*» [Zatushevskyy et al. 2016]; • ЧБЗ, Солоноозерна ділянка, leg. Я. Зубко, ННПМ-з, 1шк № 2987, 28.06.1935 [Shevchenko & Zolotukhina 2005]; • ЧБЗ, без дет., leg. Є. Решетник, ННПМ-з, 5шк № 2988–2992 (paralectotype), 22–27.05.1937 [Shevchenko & Zolotukhina 2005]; • ЧБЗ, Солоноозерна ділянка, окол. с. Геройське, leg. В. Іздебський, ХОКМ, 1т № з-мл-154 (фонди), 10.06.1960 [Podgaynyy 2015]; • ЧБЗ, Солоноозерна діл., leg. І. Загороднюк, ЛЕТБ, 1чр № 1287, 09.1987 [фото в: Korobchenko & Zagorodniuk 2009].

3) Гола Пристань та окол.: • Голопристанський р-н, [Кардашинка (відповідно до № 2998)], leg. [Я. Зубко (відповідно до № 2998)], ННПМ-з, 1чр № 1751, 10.06.1936, як «*S. microphthalmus*» [БД, проте немає в каталозі; найімовірніше чр № 1751 = шк № 2998]; • loc. Кардашинка, leg. Я. Зубко, ННПМ-з, 1т № 2998, 10.06.1936 [Shevchenko & Zolotukhina 2005]; • с. Кардашинка, leg. Є. Решетник, ННПМ-з, 2шк № 2995–2996 (paralectotype), 31.05.1937 [Shevchenko & Zolotukhina 2005]; • с. Мала Кардашинка, leg. Є. Решетник, ННПМ-р, 1чр № 1097, 1937; • м. Гола Пристань, leg. Є. Решетник, ННПМ-з, 1шк № 2994 (paralectotype), 28.05.1937 [Shevchenko & Zolotukhina 2005]; • м. Гола Пристань, leg. Є. Решетник, ННПМ-р, 11 екз. (6чр + 6ск) № 1098–1101, 1104–1105, 1107–1108, 1112, 1114, 1124, 1937; • м. Гола Пристань, leg. Є. Решетник, ННПМ-р, чр № 5, 21.05. 1937 [Korobchenko 2014]; • там само, leg. Є. Решетник, ННПМ-р, 1чр № 1134, 1938; Гола Пристань, лука, leg. П. Шешурак, ЗМНДУ, 1 шк+чр № Ма304, 19.08.1996; • [Гола Пристань], leg. В. Великанів, ННПМ-р, 7 [30?] чр., бл. 1935–1936 (деталі в табл. 1, орієнтовна дата за: [Zagorodniuk 2013]).

4) Буркути, Скадовськ: • Голопристанський р-н, с. Буркути, leg. Є. Решетник, ННПМ-з, 1шк № 2997, 2.06.1937 [Shevchenko & Zolotukhina 2005]; • с. Буркути, leg. Є. Решетник, ННПМ-р, 2чр+1ск № 1095, 1110, 1937; Скадовськ, пн. окол., leg. С. Шостенко, 04.2019, ЛЕТБ, 1т № 1301.

5) Олешки, Каховка: • м. Олешки, leg. Є. Решетник, ННПМ-р, 1чр № 1094, 1937; • м. Олешки, leg. Н. Воїнов, ХОКМ, 2оп № з-мл-90 (експоз.) та 91, 25.05.1902, 06.06.1902 (= № 47–48 в каталозі Пачоського) [Podgaynyy 2015]; • [ймовірно звідти же], leg. ?, ХОКМ, 1шк № з-мл-198, без дати [Podgaynyy 2015]; • [ймовірно звідти же], leg. Зелінський, ХОКМ, 1оп без №, 07.12.1962 (дата надходження) [Podgaynyy 2015]; • Основа (нині р-н Каховки), leg. З. Голов'яно, ННПМ-р, 1чр № 1335 (641, 313), ННПМ-з, 1шк № 2993, як «*podolicus*», 28.07.1925.

⁴ В ННПМ-з є *S. arenarius* № 2993 (шк) з с. Основа «Одеської обл.» (leg. З. Голов'яно, 28.07.1925), яке в каталозі віднесено до Березівського р-ну Одещини [Shevchenko & Zolotukhina 2005]; цю шкірку за географічним критерієм перевизначено як *S. zemni* [Zagorodniuk et al. 2017]; тепер очевидна тотожність шк+чр.

Типові зразки

Наявність типових матеріалів є вкрай важливою через напевно велику динаміку видових ареалів сліпаків у минулому і через те, що ключовими для діагностики є остеологічні матеріали, передусім черепи. При ревізії колекцій типових зразків в ННПМ виявлено 9 лектотипів [Zagorodniuk & Shevchenko 2001]. У супровідному коментарі до них зазначено: «При описі таксону *Spalax polonicus arenarius* Є. Решетник [Reshetnyk 1939] у текстовій частині не вказує на типові зразки. Водночас авторкою наведено фотографії черепів двох особин нового таксону — № 5 ♀ і № 14 ♂. Остання обставина, згідно зі статтею 72.5.6 МКЗН, є прийнятною в якості назвоносних типів і дозволяє вважати їх синтипами.

Пізніше С. Огнев [Ognev 1947] вказав, що екз. № 14 є «типом» (с. 615), що згідно зі статтею 74 МКЗН може бути інтерпретоване як позначенням цього зразка лектотипом, а решти — паралектотипами. Проте, зразок № 14, виявлений нами в NMNH, представлений лише шкіркою, ознаки якої не є значимими відповідно до переліку ознак, що є діагностичними для видів цієї групи гризунів [Topachevsky 1967; Korobchenko 2012]. Одночасно, зразок № 5, що не був відомий у колекціях, виявлено нами в ННПМ-р [Korobchenko 2014]. На ньому є авторський напис «тип», і його, як і № 4, виявлено там само (рис. 4). Обидва зразки є на фото в статті Є. Решетник з описом «*Spalax polonicus arenarius*» [Reshetnyk 1939]. Тому перелік типових зразків має бути доповнений цими двома черепами і зразок № 5 ми вважаємо типом.

• *typus*: № 5, ♀, чр, написи «*Spalax zemni arenarius* subsp. nova» і «тип», Гола Пристань, 21.05.1937, leg. Решетник (уточн. за: [Korobchenko 2014]); • *paralectotypi*: № 2990 (14), ♂, шк, loc.: Голопристанський р-н, [комуна] 12-ти річчя Жовтня, 25.05.1937, leg. Решетник (у каталозі [Zagorodniuk & Shevchenko 2001] позначено як «лектотип»); № 2988, о, шк, loc.: Гола Пристань, leg. Решетник (без ориг. етик.); № 2989, ♂, шк, loc.: Голопристанський р-н, 25.05.1937, leg. Решетник (без ориг. етик.); № 2991 (8), ♀, шк, loc.: Гола Пристань, leg. Решетник; № 2992 (15), ♂, шк, loc.: Гола Пристань, 19.05.1937, leg. Решетник; № 2994 (17), ♂, шк, loc.: Гола Пристань, 28.05.1937, leg. Решетник; 2995 (20), ♀, шк, loc.: Голопристанський р-н, с. Кардашинка [в електронній БД типових серій ННПМ не виправдано як «Кардашовка»], leg. Решетник; № 2996 (21), ♂, шк, loc.: Голопристанський р-н, с. Кардашинка, 31.05.1937, leg. Решетник; № 4948 (27), ♂, чр, loc.: [там само], Івано-Рибальче, 1937, leg. [Решетник]; № 5847 ♂ № 5848, авт. № 4, 19.05.1938, leg. [Решетник].

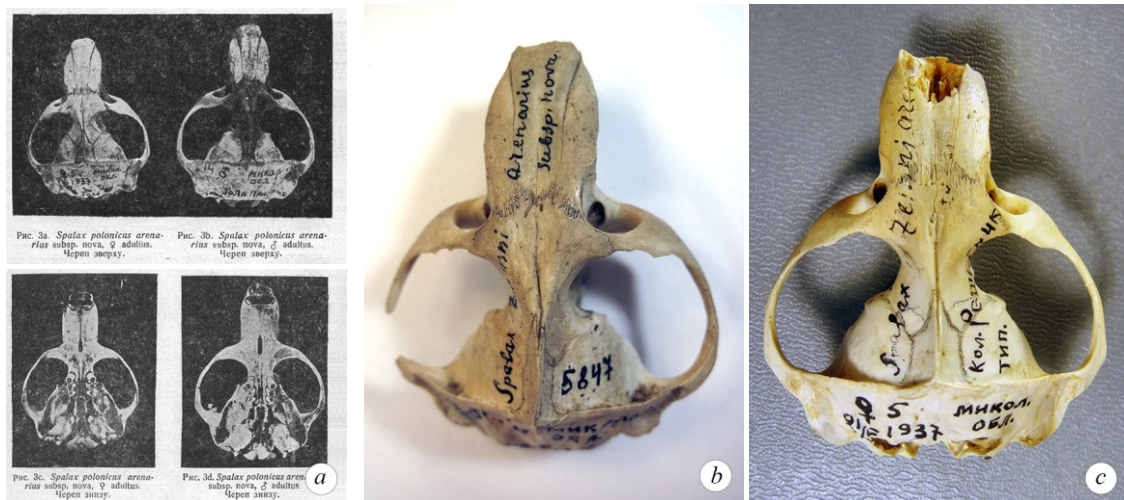


Рис. 4. Типові зразки *Spalax arenarius* згідно з первинним описом і аналізом колекцій NMNH-р: (а) фото черепів типових зразків за працею Решетник 1939 р. (зразки № 5 та 14); (б) синтип «*Spalax zemni arenarius*» ♂ № 5848, авт. № 4, 19.05.1938; (с) синтип *Spalax zemni arenarius*, ♀, авт. № 5 та напис «тип», Гола Пристань, 21.05.1937, leg. Є. Решетник [after: Korobchenko 2014].

Fig. 4. Type specimens of *Spalax arenarius* according to the initial description and analysis of the collections of NMNH-р: (a) photos of skulls of type specimens from Reshetnik's 1939 work (specimens No. 5 and 14); (b) syntype of '*Spalax zemni arenarius*' ♂ No. 5848 with author's No. 4, 19.05.1938; (c) syntype of *S. z. arenarius*, ♀ author's No. 5 with mark 'typus', Holo Prystan, 21.05.1937, leg. E. Reshetnyk [after: Korobchenko 2014].

Ареал сліпака піщаного: загальний опис

Загальна характеристика ареалу

Всі види *Spalax* поширені відокремлено один від одного та уникають симпатрії. Не виняток і *Spalax arenarius*, який поширений ізольовано від інших видів, оскільки відокремлений від більш західного *S. zemni* річищем Дніпра, а від більш східного *S. microphthalmus* — зоною півпустель та смугою територій, на яких немає жодного землерія — від Каховки та Великого Лугу до Сивашів та Генічеська. Сліпаки далі на схід з'являються аж біля Мелітополя (в районі Молочного лиману) і на півночі — на схід від Токмака та Васи́лівки. В Криму і на островах Сиваша сліпаків немає, вони не переходять Перекоп, хоча в історичні часи (близько 70–100 тис. років тому) *Spalax* в Криму були (як '*microphthalmus*') [Markova 2005].

По суті ареал *S. arenarius* лежить в межах колишнього Дніпровського повіту, за недавнім поділом — в межах адміністративних районів Скадовського, Олешківського і Голопристанського, а за сучасними адміністративними поділами — в межах Скадовського і лівобережної частини Херсонського районів. Ще одним сегментом є найзахідніша частина Кінбурну, яка відноситься до Миколаївської області і на якій розташовано НПП «Білобережжя Святослава».

Позначати ареал вузькою смугою уздовж Дніпра, як це роблять у «червоних книгах» (див. рис. 1), не правильно. Так само неправильно пов'язувати ареал з Нижньодніпровськими пісками як найпримітнішим ландшафтним утворенням регіону. Важливо розуміти, що піщані ареали — це не лише піщана пустеля, але й сухостепові ландшафти з псамофітно-дерновою рослинністю, а також водно-болотні й лучні комплекси [Uliganets & Shynkarenko 2022]. І саме тому ареал виду помітно ширший і заходить вглиб степу. Понад те, вид однозначно був поширений і далі на схід, щонайменше до Асканії-Нової, про що буде далі.

Базуючись в Голій Пристані, Євдокія Решетник зібрала понад 30 екз. сліпаків на території піщаних арен біля Каховки, Олешок, Голої Пристані, Буркутів, Кардашинки, Івано-Рибальчої та Солонозерної дач тощо. Спираючись на переважний тип ландшафту, дослідниця позначила новий підвид як *Spalax polonicus arenarius* (*arenarius* = пісковик, піщаний), підкресливши тим самим і приуроченість цих сліпаків до піщаних арен [Reshetnyk 1939, 1941]. Відтоді «піщаність» стала невід'ємною характеристикою цих сліпаків, хоча це суперечить біотопним характеристикам роду (див. рис. 4). Так, в місцях, де мешкають одночасно сліпаки і сліпачки, зокрема в зоні піщаних арен уздовж лівобережжя Сіверського Дінця, піски заселяють не *Spalax*, а *Ellobius* [Zagorodniuk & Korobchenko 2008].



Рис. 5. Серія різних фотодокументів зі знахідками сліпака піщаного (*Spalax arenarius*) у природних умовах: (a) сліпак, зустрінутий на польових роботах у Солонці (кол. Олешківський район), 3.03.2017, фото С. Бабича; (b) викиди сліпака в околицях с. Чулаківка (Скадовський район), 2019, фото Є. Романа; (c) сліпак в окол. Скадовська (Лазурне), leg. М. Філін, 2020 (фейсбук).

Fig. 5. A series of different photo documents with finds of the sandy mole rat (*Spalax arenarius*) in natural habitats: (a) mole rat encountered during fieldwork in Solontsi (former Oleshky Raion), 3.03.2017, photo by S. Babych; (b) mole rat burrows near the village of Chulakivka (Skadovsk Raion), 2019, photo by E. Roman; (c) mole rat in the vicinity of Skadovsk (Lazurne), leg. M. Filin, 2020 (Facebook).

Звісно, *Spalax arenarius* обирає не так ґрунти, як відповідний тип рослинності, яка становить його кормовий раціон. Найбільша його концентрація відмічена по понижених ділянках піщаних арен, зарослих лучно-степовою рослинністю та між піщаними аренами. На лісостепових ділянках ЧБЗ щільність їх поселень складає 0,3–0,5 ос./га [Selyunina & Umanets 2017]. Вид уникає ділянок з твердими глинистими і солонцюватими ґрунтами, що відмічала й Є. Решетник, яка вказувала на його відсутність на території Ягорлицького кута, Потіївки та біля Скадовська [Reshetnyk 1939, 1941] (в останньому пункті вид тепер є). Вид не уникає лісовкритих площ (див. рис. 2b), і його багато як в Олешківському бору, який «у значній мірі поритий сліпаком», так і в районі Кринок (І. Шейгас, І. Гончаровська, особ. повід.).

Через строкатість ландшафту і уникнення видом відкритих пісків, заплави і солонців його просторова ніша виявляється вузькою, а поширення — мереживним. Його поселення часто приурочені до периметру піщаних арен, межі піщаних масивів і різного типу господарських земель. Найчастіше сліпак населяє ділянки з лучно-степовою рослинністю на пісках, і тому асоціювати вид треба не з пісками, а з біотопами по периферії піщаних арен. За оцінками у «Червоній книзі України», загальна чисельність виду на 2009 р. становила близько 100 тис. особин, у т. ч. у ЧБЗ — 7–9 тис. особин [Selyunina 2009]. Це при площі ареалу 4435 км² (ЕОО, Extent of occurrence) відповідає середній відстані між двома тваринами у 173 м.

Кадастр знахідок

Більшість відомих на початок підготовки цього огляду точок виявлення виду (включно з колекціями, публікаціями, літературою та первинним досвідом авторів) була асоційована з піщаними аренами уздовж лівого берега Дніпра. Проте найціннішими виявилися відомості про більш віддалені місця. Такі дані отримано завдяки повідомленням колег (Г. Євтушенко, П. Панченко, К. Редінов, З. Селюніна, С. Шостенко) та OSINT-пошуку, включно з участю у різних локальних форумах і групах в соцмережах, зокрема й спільнотами садоводів, мисливців та шукачів скарбів. Наводити й озвучувати всі знахідки тут немає потреби, вони внесені до бази даних і візуалізовані інструментами MapInfo (рис. 6).

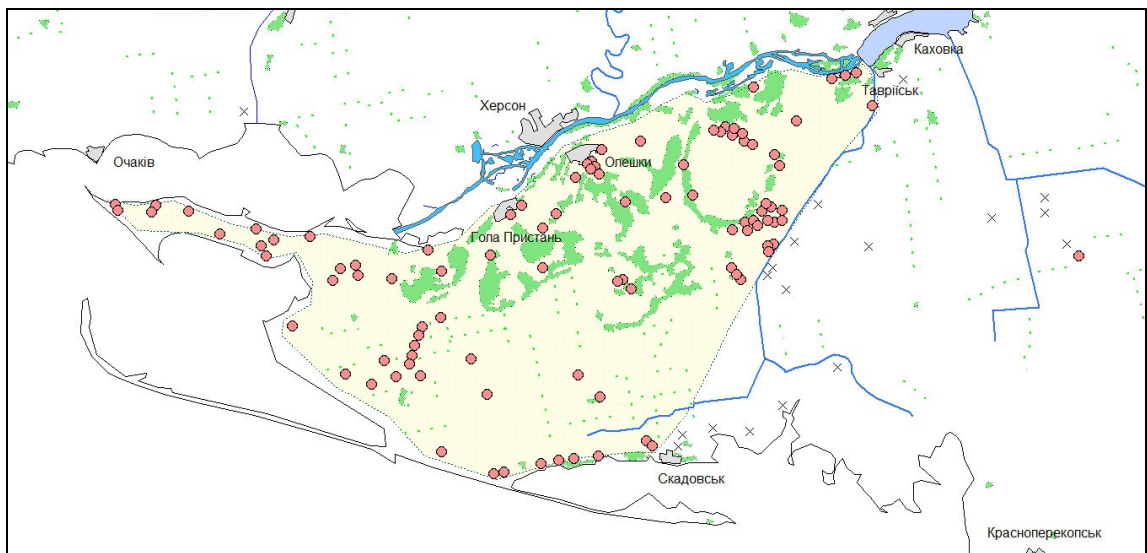


Рис. 6. Ареал *Spalax arenarius*: фактичні знахідки за сумою всіх даних (○) та місця, для яких підтверджено відсутність виду (+); лінія між цими групами точок — Північнокримський магістральний канал (ПКК). Сучасний ареал виду обмежений з усіх боків водами: Дніпром — із заходу, ПКК — зі сходу, морем — з півдня. На Тендрі (західна коса) і Джарилгачі (східна коса) виду немає.

Fig. 6. Distribution range of *Spalax arenarius*: actual records based on the sum of all data (○) and locations for which the species was confirmed to be absent (+); the line between these groups of points is the North Crimean Canal (NCC). The species' current range is limited on all sides by waters: the Dnipro River to the west, NCC to the east, and the sea to the south. The species is not found on Tendra (western spit) and Dzharilgach (eastern spit).

Огляд фактичних знахідок

Відомості про поширення *Spalax arenarius* є доволі повними. Як це часто буває при аналізі локально поширених видів, деталізація даних про їхні ареали стає надвеликою порівняно з широко поширеними видами. Тому деякі райони (напр. окол. Голої Пристані) ми «точкували» на мапі вибірково, оскільки згадок було багато. Також у стосунку до заповідних ділянок (напр. «Івано-Рибальчанська ділянка ЧБЗ») дані наводяться без уточнень координат. Точнішими є повідомлення від колег та природокористувачів. Тут наводяться дані, які не повторюють, проте доповнюють знахідки, підкріплені колекційними зразками.

Акроніми для повідомлень колег: GE — Галина Євтушенко, IP — Ігор Поліщук, IS — Ігор Шейгас, KR — Костянтин Редінов, SS — Сергій Шостенко, ZS — Зоя Селюніна.

Кінбурнський півострів (Очаківський р-н, Миколаївська обл. та Голопристанський р-н Херсонської обл.). Найзахідніша частина географічного ареалу цього виду. Звідси його часто відмічають дослідники природи Кінбурну загалом і НПП «Білобережжя Святослава» та РЛП «Кінбурнська коса», зокрема, а також відділення ЧБЗ «Воложин Ліс». Сюди ж відносяться і розташовані в основі Кінбурну ділянки ЧБЗ Солоноозерна та Івано-Рибальчанська, звідси є чимало колекційних зразків (див. вище).

• Кінбурн, 08.2001, фото Є. Романа (за wikipedia <https://shorturl.at/mrJPS>), сліпак, виловлений на Кінбурні, випущений під Олешками (Є. Роман, уточн., фото на рис. 2a); • Кінбурн, піщаний бугор, 46.507778N 31.652278E, 5–8.07.2008, викиди [Mishta 2022]; • Кінбурнський півострів, між сс. Васиївка та Геройське, 46.503278N 31.849528E, 5–8.07.2008, викиди [ibid.]; • там само, 46.505778N 31.844222E, 5–8.07.2008, викиди [ibid.]; • ЧБЗ, Солоноозерна дача, обліки пориїв на маршруті (фото авторів, рис. 2d); • ЧБЗ, Івано-Рибальчанська ділянка (кв. 32), череп сліпака на норі лисиці, 29.05.2018 (leg. М. Ниточко [s/o ZS], у колекції авторів, фото на рис. 2h).

Придніпров'я — Гола Пристань, Олешки, Каховка (Голопристанський та Каховський райони). З Олешок відомо чи не найбільше знахідок для всієї північно-східної частини ареалу. Тут вид неодноразово відмічали колеги і шукачі скарбів, останні час від часу фіксували не тільки порії, але й самих тварин (сліпаки не раз їм вигрібали на поверхню цінні артефакти). Особливо багато знахідок широким півколом навколо всіх піщаних арен, зокрема на північному сході ареалу — в районі Старої Маячки. Чимало сліпаків і навколо самих Олешок (IS), де їх часто відмічали при аерофотозйомці посадок (рис. 2b).

• с. Збур'ївка, 12.2017 [KR]; • с. Кринки, дачі, 12.09.2018, чисельний по дачному селищу, шкодить різним культурам, зокрема висадкам тюльпанів; є фото здобутого сліпака (leg. І. Гончаровська, рис. 2e) [Korobchenko 2022b]; • Каховка [«Кахівка», «Миколаївська обл.»], 19.08. 1935, 1 екз. в колекції, як «*podolicus*» [Mygulin 1938: 344]; • Каховський р-н, окол. с. Обривка (1,7 км від села), межа Каховського та Олешківського районів, узбіччя автотраси, серія пориїв 1 звіра на полі, 02.2019 [KR]; • Каховка, пд.сх., поворот уздовж каналу на Чорнянку, понад 20 поселень уздовж дороги (західніше ПКК), 04.2010 [KR]; • Олешківські піски, фото тварини, 1.06.2014 (leg. С. Гаврилюк, Вікімедіа, рис. 2e); • окол. м. Олешки (12 км на пд.пд.сх.), ланцюги сліпаковин, зйомка лісопосадок з дрону, 3.07.2018 (І. Шейгас, особ. повід. рис. 2b); • окол. м. Олешки, автотраса, сліпак на дорозі, фотофакт, 06.2017 (телеканал «Олешія», рис. 2g); • перетин двох трас між Чорнянкою і Таврійськом, західніше ПКК, часті поселення, 04.2010 [KR]; • с. Стара Маячка (західніше ПКК), 2019 і раніше, сліпак є, повід. егеря [IS]; там само, «курганчиків сліпака валом» [IS, 30.03.2021].

Середня смуга ареалу. Ділянка між придніпровськими і приморськими групами місцезнаходжень навколо Тендрівської затоки, ігнорована в більшості оглядів, як і наступна група місцезнаходжень. На відміну від попередньої зони піщаних кучугур, ця смуга — від с. Очаківського до Бехтери і Долматівки — цілком освоєна людиною під орні землі.

• Ягорлицька затока, с. Очаківське, 12.2017 [KR]; • с. Олексіївка, 12.2017 [KR]; • Зеленотропинське (піски), 03.2013 [KR]; • Бехтери, Голопристанського р-ну, без дати (до 1938), 1 екз. в колекції, як «*podolicus*» [Мигулін 1938: 344]; • між с. Бехтери і с. Чулаківка, на полях вздовж траси, 12.2017 [KR]; • с. Бехтери, оз. Аул, 12.2017 [KR]; • с. Долматівка, 03.2013 [KR].

Південно-східна група знахідок (Скадовський район). Найвіддаленіша від Дніпра і, відповідно, від зони піщаних арен частина ареалу *Spalax arenarius*, яку по суті ігнорують в описах виду (див. рис. 1). Примітно, що між Бехтерами (попередня група знахідок) та Круглоозеркою (східніше дороги на Залізний Порт) є топонім «Сліпушинське» — у верхів'ях правого відгалуження Північнокримського каналу (ПКК).

- с. Облої, 02.2016 [KR]; • с. Круглоозерка, на півдні озера, сотні викидів, 05.2011, 2017 [KR]; • Лазурне (З. Селоніна); • Скадовськ [GE]; • Скадовський район, між Новомиколаївка та Михайлівка (посередині), узбіччя автотраси, 1 група порийів на полі, 02.2019 [KR]; • Новомиколаївка, Скадовський район, узбіччя автотраси, порийі на полі, багато, 02.2019 [KR]; • Степне (окол.), Скадовський район (на трасі Скадовськ-Гола Пристань), біля перетину траси з каналом, порийі на полі, 02.2019 [KR]; • окол. Скадовська, Лазурне, порийі, 10.2020 (фото, М. Филін, фейсбук, рис. 2f, 5c).

Межі поширення

Визначення східної межі. Сучасне поширення сліпака піщаного обмежене, проте його межі не є природними. В усіх випадках межами є водойми й водотоки. Зокрема, сліпака немає східніше розподільного каналу Р-2 і південніше Каховського магістрального каналу. Про це свідчать неодноразові пошуки виду, проведені як авторами (переважно шляхом інтерв'ювання), так і нашими колегами (І. Поліщук, І. Шейгас, С. Шостенко, особ. повід.). Хоча за поріями звичайно неможливо визначати види сліпаків, очевидно, що в регіоні існує значний розрив у поширенні сліпаків піщаного й східного, обмежений:

- на заході — лінією «Каховка–Скадовськ» (східна межа *S. arenarius*),
- на сході — лінією «Запоріжжя–Мелітополь» (західна межа *S. microphthalmus*).

У доповнення до факту такого розриву відмітимо три його особливості: 1) опитування колег засвідчують повну відсутність навіть давніх сліпаковин на проміжку між цими лініями (див. рис. 6); 2) фактичною східною межею поширення *S. arenarius* є ПКК, а по суті давнє русло Дніпра з різними для його лівого і правого берегів типами ґрунтів (на схід поширені переважно каштанові ґрунти, яких сліпак уникає, зокрема це стосується і Криму⁵); 3) на схід від каналу ця зона, можливо, є вторинною, на якій сліпаки могли бути обмежено поширені й раніше, через переважання тут каштанових ґрунтів та південних чорноземів.

Щодо знахідок сліпаків на схід від ПКК. Важливими є пошук та ідентифікація не тільки виду, але й давніх колекційних зразків з цих місць. Наявні зразки описано нижче, всі вони давні, а сучасну відсутність виду можна пояснювати низкою несприятливих факторів — мало придатними ґрунтами і типами рослинних угруповань, фрагментацією простору численними відгалуженнями каналів і рільництвом, тобто тими небажаними для виду умовами, які відсутні в зоні піщаних арен. Примітно, що ці самі фактори значно менше вплинули на іншого землерія — *Ellobius talpinus*, відомого і в Приазов'ї, і в Криму [Korobchenko et al. 2014].

Зони відсутності (точки перевірки можливого поширення позначено на рис. 6 хрестиками).

- Ділянка на схід від магістрального каналу — села Брилівка, Ювілейне, Щасливе — там про сліпака не чули, 2019 і раніше (повід. егеря та його друзів-мисливців, що мешкають в селах за каналом [IS])⁶; • за Північнокримським каналом (на схід від Олешок) викидів сліпака (навіть старих) не виявлено, спостереження місцевого егеря на полюваннях 2020 р. [IS, 09.03.2020]; • «за каналом, у районі Ювілейного сліпак не рис, полювали у минулому (2020–2021) сезоні» [IS, 30.03.2021]; • на схід від Скадовська (там Краснознам'янський канал) сліпака немає, 2020 [SS]; • не виявлено біля сіл Антонівка і Дарівка Скадовського р-ну та м. Каланчак [KR, 16.12.2018]; • Про відсутність сліпака на схід від ПКК повідомили і учасники форуму копачів [Viktor62]; • «Східніше розподільного каналу Р-2 і південніше Каховського магістрального каналу сліпака немає⁷; в районі Асканії-Нової (північніше її) детально обстежено околиці сіл Коробки, Новонаталівка, Тавричанка, Солідарне і, звісно, самої Асканії; порийів сліпаків там немає» [IP].

⁵ Мапа з шаром «каштанові ґрунти» є на сервісі <https://superagronom.com/karty/karta-gruntiv-ukrainy>.

⁶ Згодом від того ж колеги [IS] надійшло повідомлення «За даними моїх знайомих мисливців, бачили їх купки на схід від каналу. 13.07.2019». Проте чи стосувалося це сліпаків чи, напр., *Mus spicilegus* — не ясно.

⁷ Каховський магістральний канал має довжину 130 км, його споруджено у 1979 р.



Рис. 7. Північні *Spalax arenarius*: (a) зразок «*Spalax zemni*» з Основи (Каховка), № 1335 (1925 р.); (b–c) зразок «*Spalax polonicus*» з Асканії-Нової та його етикетка, № 658 (1929 р.); у обох зразків добре виразний виличний кут; (d–e) задня лапка «*Spalax microphthalmus*» з Василівки (d, експозиція ЗМ ЗНУ) порівняно з лапкою *Spalax arenarius* з Буркутів (e, № 2997 NNPM-z). Фото авторів.

Fig. 7. Northern *Spalax arenarius*: (a) specimen of «*Spalax zemni*» from Osona (Kakhovka), No. 1335 (1925); (b–c) specimen of «*Spalax polonicus*» from Askania-Nova and its original label, No. 658 (1929); in both specimens there are well-distinct zygomatic angle; (d–e) hind foot of «*Spalax microphthalmus*» from Vasylivka (d, ZM_ZNU exhibition) compared to the foot of *Spalax arenarius* from Burkuty (e, No. 2997 NNPM-z). Photos by the authors.

Маргінальні знахідки (північний схід). Найпівнічнішими колекційними зразками, які збереглися і маркують ареал виду, є зразки з Дніпрян (біля Каховки) та Асканії-Нової, а також із Василівки і Мелітополя. Зразок із Дніпрян як найпівнічніший із відомих і найдавніший із північних несе явні ознаки *Spalax arenarius* (зберігається в ННПМ-р як «*S. zemni*», № 1156, leg. М. Щербина, 29.02.1929). [До 1946 року селище мало назву «Британи», проте зберігається (позначено на етикетці) як «Дніпряни», що може означати втрату первинної етикетки]. Його згадано тут раніше (рис. 3), і деякі важливі його ознаки можна бачити на фото, зокрема вигнуту виразним «виличним кутом» передню частину виличної дуги; так само у нього є прямий (не гострий) кут між швами на місці сходження лускатої кістки з тім'яною і міжтім'яною, відомий як *заорбітальний шов* [Korobchenko 2012].

Зразок із Василівки (колекція ЗМ Запорізького університету, № 11111292, 2013 р.) є єдиним відомим екземпляром сліпаків з цього окремішнього місця, далекого від каховських (*arenarius*) і ближчого до запорізьких (*microphthalmus*) знахідок сліпаків. Osteологічні ознаки цього сліпака недоступні (череп в опудалі), а з екстер'єрних звертають на себе увагу темний (до чорного) ринарій та великі темні плями на ступнях задніх лап, значно більші (ширші), ніж у типових *microphthalmus* (рис. 7d–e)⁸. Попередньо його визначено як *S. microphthalmus* [Zagorodniuk et al. 2020], що звужує область пошуків колишнього напевно більшого поширення *S. arenarius*. Те саме варто сказати про досліджені зразки з Мелітополя (проте матеріали з району Молочного лиману заслуговують на окреме дослідження).

Окремої уваги заслуговує інформація про сліпаків з Асканії-Нової і, зокрема, череп одного зразка звідти, виявлений у фондах ННПМ-р [Korobchenko 2014]. Його зібрано як «*Spalax polonicus*» (= *zemni*) у 1920-х рр. (рис. 7c). Зразок з Асканії представлений черепом та фрагментом скелета; запис про нього у супровідних записках: «Чаплі (Асканія-Нова), Дніпропетр. обл., 1929. В. П. Кавалерідзе, з кол. І. Г. Підоплічки»⁹. За набором остеологічних ознак цей

⁸ Аналогічні широкі темні плями (смути) з внутрішнього краю ступні задньої лапки є у зразків *S. arenarius* з Івано-Рибальчанської та Солоноозерної ділянок ЧБЗ, колекція ЗМД (фото від І. Шидловського).

⁹ В. П. Кавалерідзе — відомий ґрунтознавець, що згодом (1932 р.) працював разом із зоологом І. Сахном і ботаніком Я. К. Кика в комуні ім. Комінтерну (с. Чорнянка біля Каховки), що з'ясовано при дослідженні

зразок відповідає *S. arenarius*, зокрема за виразним виличним кутом і гострим заорбітальним швом, що свідчить про поширення цього виду в минулому на схід до Асканії-Нової.

Сліпака для Асканії вперше відзначено С. Огньовим, який згадав у тексті зразок *Spalax typhlus* з маєтку Фальц-Фейна в Асканії, а в таблиці навів три зразки, у т.ч. один з «Асканії (чабайський степ)»¹⁰ [Ognev 1915: 95–97]. Всі три наведені з посиланням на колекцію Сімферопольського музею, два інші походять з Дніпровського повіту, тобто лівобережної Херсонщини, що відповідає ареалу *S. arenarius*. Примітно, що С. Огньов протиставляв цих трьох *Spalax typhlus* більш східним сліпакам, яких він позначав «*S. microphthalmus*».

Браунер в огляді хребетних степу відмічав «У степу безліч гризунів, причому вони переважно риучі. ... На чолі цих риучих треба поставити сліпака *Spalax typhlus*» [Brauner 1916]. Проте в огляді ссавців Асканії 1928 р. він вказав на відсутність сліпаків в асканійському степу, але відмітив їх для Каховки та Основи (нині мікрорайон Нової Каховки) — «на пісках біля Основи виднілися всюди накидані ними горбки». У 1934 р. кротовини сліпака відмічено для Асканії П. Крижовим [Kryzhov 1936: 60]. Ще один факт повідомив І. Поліщук: «Є запис у журналі асканійського зоомузею про надходження у 1947 р. двох особин [сліпака] без вказівки місця лову. Черепів цих тварин мною не знайдено»¹¹. Згодом у літературі згадано про знахідки решток сліпака в районі Асканії в серії пізньоголоценових кісток [Dinesman 1977], що майже напевно повертає нас до знахідки В. Кавалеридзе. Цим історії про асканійських сліпаків завершуються, залишаючи відчуття неоднозначності по кожному з наведених тут фактів (про Асканію й околиці див. також вище розділ «Зони відсутності»)¹².

Зміни ареалу

Нуль-гіпотезою, прийнятою нами за основу, є та, що сформована на основі таксономії (деталі далі) — *Spalax arenarius* є дериватом більш східного *S. giganteus*, близьким до *S. zemni* і віддаленим від географічно суміжного *S. microphthalmus*. Відповідно, модель просторових взаємин включає перші два види, з якими можлива така система стосунків:

[захід] — *Spalax zemni* ← *Spalax arenarius* ← *Spalax giganteus* — [схід].

Євдокія Решетник [Reshetnyk 1939] слідом за Огньовим [Ognev 1916] визнавала *Spalax arenarius* дериватом *S. zemni* (тобто *zemni* → *arenarius*), позаяк морфологія вказує на належність *S. arenarius* до групи «*giganteus*» (тобто *giganteus* → *arenarius*) [Topachevsky 1969; Korobchenko & Zagorodniuk 2009]. У першому випадку ніякої динаміки ареалу не припускається, і можна прийняти гіпотезу переходу виду через Пороги або появу його на лівобережжі внаслідок відрізання Дніпром шматка правобережжя разом із його фауною, після зміщення русла Нижнього Дніпра з Молочної та (або) долини нинішнього ПКК у Бузький лиман.

У другому випадку маємо припустити колишнє широке розселення правиду «*giganteus* + *arenarius*» на просторі від Дніпра до Каспію та наступну фрагментацію їхніх ареалів. Такий процес, якщо мав місце, стосувався би всього Приазов'я, і в такому разі ми маємо припустити недавнє скорочення їхнього поширення у Приазов'ї на фоні розселення тут *S. microphthalmus*. Це наша основна гіпотеза, і на її користь чого говорить низка важливих фактів.

біографії І. Сахна [Zagorodniuk 2011], завдяки спогадам С. Медведєва [Medvedev 2008 (1933)]. Про участь В. Кавалеридзе у вивченні вимерлих степових тварин є у І. Підоплічкі [Pidoplitshka 1932].

¹⁰ Доступні джерела дають номен «чабайський» тільки для елітних угорських ковбас; мова могла йти про «чалбаський степ», де «Чалбаси» — давніша назва с. Виноградове (до 1946), що на північ від Скадовська, тобто це майже центр ареалу *S. arenarius*. Нині «Чалбаська арена» входить до НПП «Олешківські піски» як її відділення «Буркутське» [Moysiienko et al. 2020]. В ті часи (1920-ті роки) ділянка «Буркути» входила до заповідника «Чаплі» (нині «Асканія-Нова») і була об'єктом уваги асканійців [Fortunatov 1931].

¹¹ Пізніше (2019 р.) І. Поліщук повідомив нам про один наявний в лабораторії зразок: «На черепі написано "Сліпач Провал. стень 17.06.1931"». Визначення зразка за серією фото показало, що це молодий *S. microphthalmus* (можливо, це збори Г. Висоцького, який вивчав цей вид на сході України [Vysotsky 1921]).

¹² Натомість, з Асканії-Нової достеменно відомі субфосильні сліпачки (*Ellobius talpinus*), відомості про які (і фото) передані нам І. Поліщуком [Zagorodniuk et al. 2015]; саме тому сліпаковини в Асканійському степу, відмічені давнішими дослідниками, насправді могли стосуватися сліпачків.

Про вимірання у східному сегменті

Обговорюючи виявлення кісток пізньоголоценових *Spalax* в Асканії, де вид тепер відсутній, Л. Динесман припускає глибоке проникнення сліпака (мова напевно про *microphthalmus*) на південь у часи більшого весняного зволоження степу [Dinesman 1977]. Динаміка ареалів напевно була властива для цих гризунів завжди, враховуючи їх різноманіття в минулому [Topachevsky 1969]. Проте важливо говорити не тільки про зникнення сліпаків в Асканійському степу, але й про те, що в районі Асканії-Новій був саме *S. arenarius* (див. вище). Проте, оскільки зволоження могло бути позитивом (як це припускає Динесман), то чому тоді меліорація степу мала знищити сліпаків? Напевно, маємо говорити про те, що вони в зоні каштанових ґрунтів ніколи не були звичайними і, можливо, бути тут лише транзитними.

Впливи каналів були множинними: розорювання, полив, зволоження, зміна рослинності, фрагментація простору. Напевно, ключовими були два останні. Аналіз доступних даних показує, що вид «тане» в усіх зонах, прилеглих до каналів. Північнокримський канал став умовно природною межею поширення виду, причиною чого напевно стала різниця в умовах існування на ліво- і правобережжі ПКК. Звісно, важливим фактором існування стали й обмеження переміщень у просторі, фрагментованому каналами¹³. Фактично ми не виявили ознак виду на схід від каналу (рис. 6), хоча очевидних відмінностей у біотопах з обох берегів немає. Проте є відмінності у ґрунтах і меліорації (рис. 8). Зокрема, на мапі добре видна мережа поливних земель на схід від лінії «Нова Каховка–Чаплинка–Армянськ», а також біля самого ПКК в районі Ювілейного, Брилівки, Каланчака. Такі ділянки пізнаються за великими колами поливних полів і густою сіткою зрошувальних каналів. Тому при вихідній напевно малій заселеності сліпаками цього району не дивно, що вид тут наразі зовсім відсутній.



Рис. 8. Регіон поширення *Spalax arenarius*. Ламана рожева лінія від Каховки до Скадовська і Каланчака — траса магістрального водогінного каналу, який становить перешкоду у поширенні наземних тварин. На схід від каналу землі фрагментовані його відгалуженнями, розорані та під поливом (добре видні зелені кільця поливних ділянок). Навколо піщаних арен землі також освоєні. На врізці (справа вгорі) показано зону поширення бурих ґрунтів, яких сліпак уникає (<https://superagronom.com/karty/karta-gruntiv-ukrainy>).

Fig. 8. Region of *Spalax arenarius* distribution. Pink polygonal chain from Kakhovka to Skadovsk and Kalanchak is the route of the main water canal, which is an obstacle for the distribution of terrestrial animals. East of the canal, the land is not only fragmented by the canal branches, ploughed and irrigated (the green rings of irrigated areas are clearly visible). The lands around the sand arenas have also been developed. The inset (top right) shows the area of brown soils that the mole rat avoids (<https://superagronom.com/karty/karta-gruntiv-ukrainy>).

¹³ З огляду на часті потреби сліпаків у наземних переміщеннях [Korobchenko 2009] навіть важно уявити, скільки сліпаків могло гинути при спробах перетнути ложе каналів.

Наявність виразних географічних змін рясноти виду вказує на вектори згасання — чисельність (щільність локальних популяцій) явно низька на сході (з боку каналів) і півдні (з боку моря). На основі такого розподілу маємо припустити, що в зонах нинішньої відсутності сліпак зник не одразу, а згасав поступово. Як відомо, для сліпаків важливі постійний рух і переміщення у просторі [Korobchenko 2009], що забезпечують і пошук нових кормових та придатних для риття ділянок, і захист від інбридингу. У фрагментованому просторі, тобто на схід від ПКК, вид, якщо й був хоча б спорадично поширений, вимер. Проте ясно, що трапилося це не внаслідок меліорації, що почалася у 1960-х роках, а значно раніше, у т.ч. і в Асканії-Новій, тому причинами були не лише антропогенний фактор, але й зміна біоценозів. Такі зміни не раз відмічали й асканійські колеги [напр. Polishchuk 2008], які підкреслювали, що степовий комплекс поступово згасає, і цей процес незмінний останні 100–150 років.

Незначні локальні популяції в приморських районах, зокрема й на приморському березі Краснознам'янського каналу (зокрема біля Лазурного, в основі коси Джарилгача) — свідчення того ж процесу і на таких самих несприятливих ґрунтах, проте вони збереглися напевно за рахунок притоку особин із заходу, з боку Залізного Порту та Круглоозерки (див. кадастр). Ці крайові популяції є свідченням важливості збереження міграційних потоків і небезпечності фрагментації простору, яка відбулася навколо каналу і на схід від нього. Важливо, що вид не виказує ознак згасання з боку Дніпра, хоча це також край ареалу. Подібні просторові тренди демонструють й усі інші види гризунів зі складу степового комплексу (див. далі): всі вони так само більш звичайні в зоні піщаних арен, і всі вони згасають з боку каналів.

До історичної динаміки ареалу

Перша модель (гіпотеза), на яку пристають більшість дослідників, — трактування сліпака піщаного як деривату подільського (*S. zemni*), поширеного на правобережжі Дніпра. Тобто визнання того, що вид (якщо вид) мав бути вселенцем з заходу. На користь такого говорить морфологічна подібність сліпака піщаного до подільського, на якій наполягала Є. Решетник [Reshetnyk 1939, 1941], біогеографічна «логічність», започаткована І. Цемшем [Tsemsh 1941], схожість видів цієї пари між собою за генетичними маркерами аж до невизнання їх видами [Mezhzherin & Lashkova 2013]. До сліпака подільського (як *podolicus*) відносив нижньодніпровських сліпаків й О. Мигулін [Mygulin 1938: 344]. Понад те, саме зі сліпаком подільським об'єднували сліпака піщаного всі згадані в цьому абзаці автори, що започаткував ранній Огньов [Ognev 1915]. Попри це, існують і діаметрально протилежні трактування.

Отже, все це було би прийнятно, якби не п'ять «але»: 1) ми не знаємо таких біогеографічних аналогів, позаяк протилежних прикладів багато, включаючи DEG (див. далі), 2) ми не враховуємо значний рівень морфологічних відмінностей *S. arenarius* від *S. zemni*, підтверджений всіма, хто досліджував їхню морфологію (див. далі), 3) ми приймаємо такі моделі тільки коли не знаємо про групу «*giganteus*» з відповідними морфологічними ознаками, які доволі близькі до *S. arenarius*. Врешті, ми маємо враховувати динаміку фауни, і не лише факт наявності видового комплексу DEG, але й те, що 4) всі вони є дериватами східніших форм (переважно як окремі підвиди), 5) вони є закономірно найдрібнішими формами відповідних видів (надвидів), що викликано їхнім маргінальним (по суті острівним) статусом. Власне, тому автори розвивають другу — «східну» — гіпотезу. Тепер детальніше.

Таксономічний статус. Окремішність від *S. zemni* достатньо добре обґрунтована С. Огньовим [Ognev 1947] і В. Топачевським [Topachevsky 1969]. Понад те, опис «*arenarius*» як нового таксону також оснований на аналізі морфологічних особливостей, і саме завдяки виразним і стійким краніологічним ознакам та морфології *os penis* Є. Решетник і описала «*Spalax polonicus arenarius*» [Reshetnyk 1939], що, власне, надалі тільки підтвердили згадані науковці. Щоправда, сама Решетник зазначала: «Можливо, що нову форму *Spalax polonicus arenarius* слід виділити в окремий вид, беручи до уваги наведені вище ознаки.» (с. 14). Власне, ця окремішність від *S. zemni* має і зворотний бік — приймаючи морфологічну подібність за родинність, маємо визнати близьку родинність *S. arenarius* зі сліпаком прикаспійським, *S. giganteus* [Topachevsky 1969; Koronchenko 2012; Zagorodniuk 2019a].

1939. *Spalax polonicus arenarius* [Reshetnyk 1939: 11]. Херсонська обл., окол. с. Гола Пристань. Подальші позначення: *Spalax arenarius* Resh. [Ognev 1940: 31; Ognev 1947] (та всі подальші автори); *Spalax zemni arenarius* Resh. [Reshetnyk 1941]; *Spalax arenarius* ex gr. 'giganteus' [Topachevsky 1969; Korobchenko & Zagorodniuk 2009]. Тип: череп № 5 в ННПМ-р [Korobchenko 2014; ця робота: рис. 4] (опис типової серії: [Zagorodniuk & Shevchenko 2001]; позначений раніше «типом» (лектотипом) зразок № 14 з ІЗАН [Ognev 1947; Zagorodniuk 1992]) наразі в колекції ННПМ-з, проте він без черепа).

Отже, в міру поглиблення наших знань про таксономію сліпаків (фактично всіх їх груп) відбувалося їх подрібнення з визнанням низки географічних рас видами. Це повною мірою стосувалося і сліпака піщаного, якого в «дорешетниківський» період відносили і до *microphthalmus* (s. lato), і до *zemni* (*polonicus*, *podolicus*) (s. lato) [напр. Charlemagne 1920; Mygulin 1938] (за М. Шарлеманем взагалі видами було те, що тепер визнають родами, — *S. hungaricus* [= *Nannospalax*] та *S. microphthalmus* [= *Spalax*]). І хоча подальші дослідники, визнаючи відмінності правобережних *typhlus/zemni/polonicus/podolicus* від лівобережних *microphthalmus*, стали відносити таврійських *Spalax* до першої групи [Ognev 1915; Mygulin 1938; Tsemsh 1941, etc.], ніхто до Є. Решетник не вказував на відмінності. Відмінності й видовий ранг підкреслив С. Огньов [Ognev 1947], проте він відмітив перехідний статус цього виду між *S. zemni* та *S. microphthalmus*, а його наступники віднесли *S. arenarius* до *S. microphthalmus* [Vinogradov & Gromov 1952; Gromov et al. 1963; Gizenko 1985]. І лише після ревізії таксономії сліпаків, проведеної В. Топачевським, ситуація стабілізувалася [Topachevsky 1969]. Останнім часом отримано свідчення близької родинності *S. arenarius* до *S. zemni* на підставі аналізу *cyt-b* [Németh et al. 2013], на основі чого виникли спроби запереченням окремішності *S. arenarius* [Mezhzherin & Lashkova 2013]. Ключовим моментом стало виявлення подібності *S. arenarius* до *S. giganteus*, з чого слідує, що *S. arenarius* може бути його дериватом, а, отже, справедливою є викладена вище гіпотеза *giganteus* → *arenarius* → *zemni*.

Морфологія. Відмічені автором опису *S. arenarius* ознаки [Reshetnyk 1939] є не повним набором особливостей, які диференціюють цей вид. Ознак таких більше, і автори знають принаймні 10 краніальних особливостей, за якими цей вид відрізняється як від *zemni*, так і від *microphthalmus*. За четвіркою провідних краніальних ознак (рис. 9) вид добре пізнається поміж зразків зазначених двох видів і одночасно виразно тяжіє до *S. giganteus*, що відмічено В. Топачевським й авторами [Topachevsky 1969; Korobchenko 2012; Zagorodniuk 2019a]. У таблиці 2 наведено морфотипи, за якими *S. arenarius* має збіги з іншими видами *Spalax*; з цього очевидно є його морфологічна подібність до *S. giganteus*. Те саме підтверджують і окремі його морфологічні ознаки, важливі для діагностики *S. arenarius* поміж географічно суміжних видів — *zemni* та *microphthalmus*. Вони ж є спільними з *S. giganteus*. Власне, все це й підтримує гіпотезу вселення *S. arenarius* зі сходу, тобто тлумачення сліпака піщаного як деривату більш східного *S. giganteus*, який є й більш архайчним за морфологією [Topachevsky 1969]. Тому повернення до гіпотези про видову тотожність *S. arenarius* та *S. zemni* не може бути прийнято з морфологічної точки зору, як і з біогеографічної.

Таблиця 2. Узагальнені дані щодо розподілу морфотипів краніальних ознак, за якими *S. arenarius* має збіги з іншими видами роду *Spalax* [за: Korobchenko 2012, зі скороченнями]

Table 2. Generalised data on the distribution of morphotypes of cranial characters by which *S. arenarius* has similarities with other species of the genus *Spalax* [after Korobchenko 2012, with abbreviations]

Ознака та її варіант	Спільні з <i>S. arenarius</i> види
Ширина носових кісток. Передня ШНК перевищує задню у 1,6–1,9 р.	<i>S. arenarius</i> , <i>S. giganteus</i> , <i>S. graecus</i>
Довжина носових кісток відносно черепа. ДНК < L [frontale + parietale]	<i>S. arenarius</i> , <i>S. giganteus</i>
Форма і ширина роstrу. Лопатовида, ширина у сер. частині ≈ задньої	<i>S. arenarius</i> , <i>S. giganteus</i>
Задні краї носових кісток. Нероздвоєні, не виступають за приноскові шви	<i>S. arenarius</i> , <i>S. giganteus</i>
Форма приноскових швів. У вигляді дуги з вершиною вперед	<i>S. arenarius</i> , <i>S. giganteus</i> , <i>S. zemni</i>
Кут на входженні лобної кістки між тім'яною і міжтім'яною, явно < 90°	<i>S. arenarius</i> , <i>S. giganteus</i>
Виличний кут. Виразний, ≥ 45°, передні краї вилиць різко опущені вниз	<i>S. arenarius</i> , <i>S. giganteus</i>

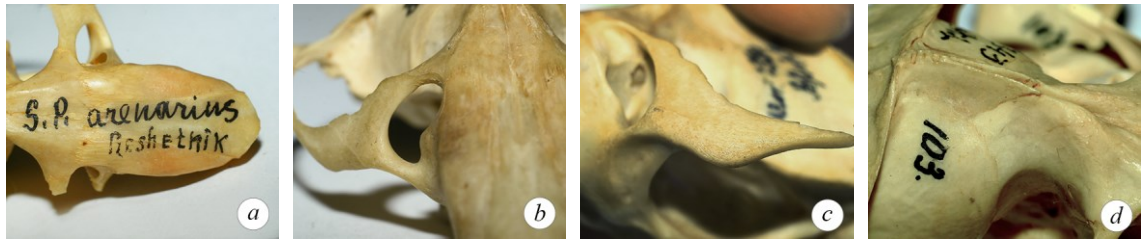


Рис. 9. Ключові краніальні особливості *Spalax arenarius* (за [Zagorodniuk 2019a]¹⁴): (a) форма рострального відділу та носолобовового шва — рострум розширений завдяки здуттю міжщелепних кісток; носо-лобовий шов вигнутий вперед; (b) форма підчочномкового отвору (infraorbitale foramen) — отвір виразно вигнутий назовні від роструму; (c) форма виличного вигину (zygomatic angulus) — є «виличний кут» — виразний згин у передній третині дуги; (d) форма заорбітального шва (postorbital sutura) — V-подібний шов між лобовою, тім'яною та скроневою кістками формує гострий кут.

Fig. 9. Key cranial characters of *Spalax arenarius* (after [Zagorodniuk 2019a]): (a) shape of the rostral part and naso-frontal suture (rostrum is extended due to widened intermaxillary bones; naso-frontal suture is convex forward); (b) shape of the infraorbital foramen (this opening is distinctly convex outside from the rostrum); (c) shape of zygomatic angle (there is a significant flexion ('zygomatic angle') in the fore-third of the arch); (d) shape of postorbital suture (postorbital sutura), the V-shaped suture between the frontal, parietal and temporal bones forms a sharp angle.

Біогеографічні кореляти. Нижній Дніпро — особливий біогеографічний вузол, який ставав не раз предметом спеціального аналізу [Tsemsh 1941; Zagorodniuk 1999]. Його особливістю є те, що Нижній Дніпро став західною межею у поширенні низки видів ссавців, які в багатьох місцях поширені до самого річища [Zagorodniuk 1999]. Всі ці види — степовики, що представляють широкий спектр таксонів — кожний з іншої родини, включно з такими типово степовими видами, як *Stylodipus telum*, *Microtus socialis* та *Sylvaemus witherbyi*. Ще декілька видів змогли прорватися на правий берег в районі Порогів, зокрема *Allactaga major* та *Ellobius talpinus*. Із заходу Дніпро обмежує лише два види — *Spalax zemni* та *Spermophilus odessanus*. Особливості двох останніх — вкрай незначні ареали (фактично лише Поділля) і надто близькі (родинні) їхні стосунки із поширеними на схід від Дніпра сестринськими видами — *Spalax arenarius* та *Spermophilus suslicus/planicola*.

Дніпрові пороги лежать вище зони поширення DEG, що може свідчити про опускання меж природних зон на південь після розселення частини видів через пороги (про подібне писав Л. Дінесман, див. вище). З іншого боку, види групи DEG, включно зі *S. arenarius*, «вперлися» в Дніпро і обмежено поширені у Приазов'ї (рис. 10), що може свідчити про 1) недавнє їх вселення в регіон, 2) ймовірне скорочення їхніх ареалів із півночі й сходу.

В доповнення до асканійських розвідок, які дозволяють припустити більш широке поширення *Spalax arenarius* на схід у недавньому минулому, є й факти, що дозволяють припустити ближчі від вже відомих знахідки *S. giganteus* у Передкавказзі. Цей факт ми стисло оприлюднили у статті 2009 р. [Korobchenko & Zagorodniuk 2009] і розгорнуто — в окремій публікації [Zagorodniuk 2023b]. Маємо тут навести деталі, оскільки вони важливі для пояснення можливих зв'язків ареалів *Spalax arenarius* та *S. giganteus*. Зокрема, при аналізі описів каріотипів у сліпаків з різних регіонів нами виявлено суттєву невідповідність — опис каріотипу з $2n = 62$ та $NF = 124$ від сліпаків зі Ставропілля (м. Желєзноводськ) та Кабардино-Балкарії (м. Прохладний) [Dzuev & Shogenov 2003]. Автори описали матеріал як «*microphthalmus*», невинуватено порівнювали цей каріотип з румунськими «*microphthalmus*» з $2n = 62$, які насправді є *S. graecus*, позаяк у *microphthalmus* $2n = 60$. Оскільки $2n = 62$ властиве всій групі *giganteus* + *arenarius* + *zemni* + *graecus*, а в Передкавказзі з них може бути поширений *S. giganteus*, єдиним поясненням цієї ситуації може бути тільки те, що цитовані автори досліджували *S. giganteus*. Цей останній має такий самий хромосомний набір з $2n = 62$ і $NF = 124$ [Lyapunova et al. 1974], як і описаний цитованими колегами каріотип сліпаків зі Ставропілля й Кабардино-Балкарії. На жаль, краніологічні матеріали звідти недоступні.

¹⁴ Щоби уникнути повторів, тут наведено фото інших зразків (всі з колекції ННПМ).

Фауністика. Комплекс DEG. Сліпак піщаний є представником доволі виразного регіонального фауністичного комплексу гризунів, що отримав назву DEG (Dnipro Endemic Group), визначеного в одній із наших попередніх праць [Zagorodniuk 2019b]. Всі види цього комплексу мають однозначні родинні стосунки на сході і представлені географічними популяціями у Передкавказзі й Прикаспії, а окремі з видів — навіть у Закавказзі й Туркменістані. Натомість, ми не маємо жодного біогеографічного чи таксономічного прикладу зв'язків таврійських чи приазовських звірів із правобережним степом, фауна якого загалом є лише збідненим варіантом більш східних степів [Zagorodniuk 1999].

Всі представники комплексу DEG формують подібну структуру просторової диференціації, напрямки зміни розмірів тіла, інтенсивності забарвлення, конфігурація ареалів. Приклади їхніх ареалів у регіоні наведено на рис. 10. В усіх випадках види у складі DEG представлені дрібними найбільш західними формами, що «уперлися» своїми ареалами у Нижній Дніпро та сформували тут ізоляти, деякі з них заселили й Степовий Крим.

Такими в регіоні Нижнього Дніпра, Приазов'я і Степового Криму є місцеві підвиди кандибки (*Stylodipus telum falzfeini* Brauner, 1913), ховраха сірого (*Spermophilus pygmaeus planicola* Satunin, 1908), полівки гуртової (*Microtus socialis nikolajevi* Ognev, 1950), мишака степового (*Sylvaemus witherbyi falzfeini* Mezh. et Zag., 1989). Поміж них чільне місце посідає й сліпак піщаний (*Spalax arenarius*), за яким визнано найвищий серед цих видів статус — видовий. Немає жодного зворотного прикладу, коли би правобережний вид сформував нижньодніпровський ізолят [Zagorodniuk 2019a: 22], і це єдиний в регіоні фауністичний комплекс, який має явно східне коріння. При тому відбулося це у часи, коли Дніпро остаточно змістив своє основне гирло з Каркінітської затоки у Бузький лиман [Makov 1938] і став наливати кучугури [].

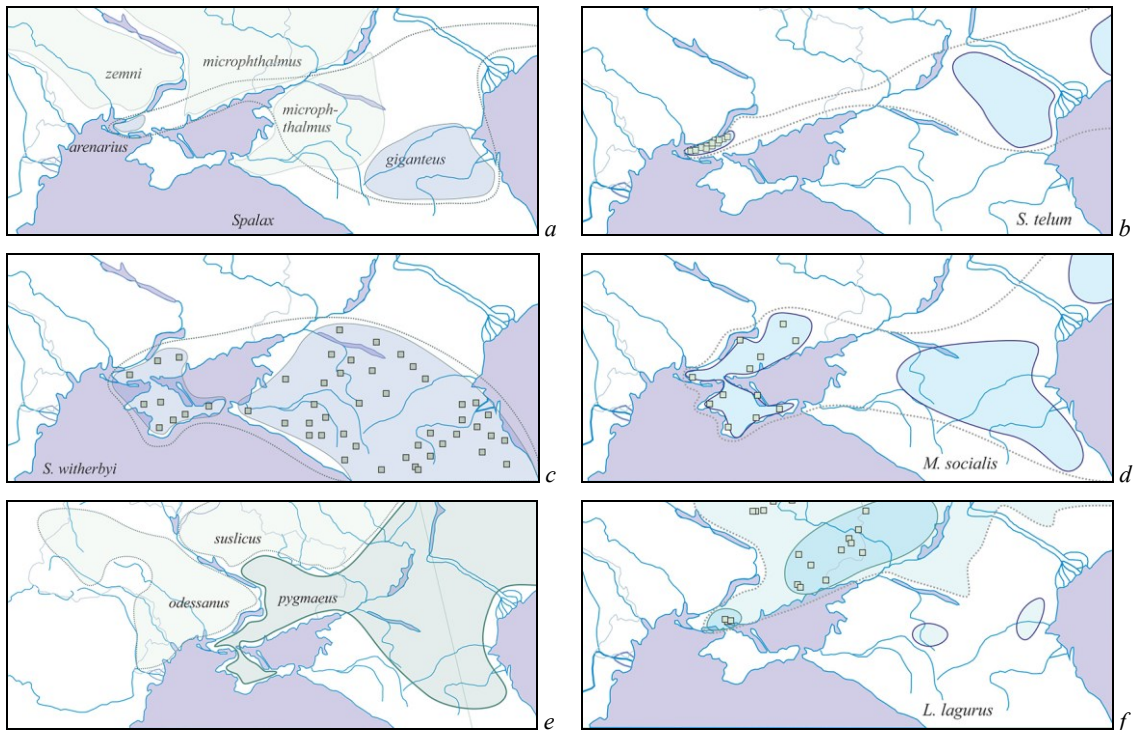


Рис. 10. Контури ареалів видів групи DEG та географічно близьких форм в регіоні Нижнього Дніпра і більш східних степів. Фрагменти карт з різних праць авторів 1993–2012 рр.

Fig. 10. Geographical range contours of species of the DEG group and geographically related taxa in the Lower Dnipro and easternmost steppes. Fragments of maps from various works by the authors 1993–2012.

(a) *Spalax arenarius* (ex gr. 'giganteus'), (b) *Stylodipus telum*, (c) *Sylvaemus witherbyi*, (d) *Microtus socialis*, (e) *Spermophilus pygmaeus*, (f) *Lagurus lagurus*.

Щодо формування ізолятів. Формування Дніпровської ендемічної групи могло відбуватися тільки одним шляхом — через стискання ареалів відповідних видів, тобто після фази значно більш широкого їх розповсюдження по всьому Приазов'ю (у широтному розрізі) та напевно з просунутою на північ північною межею таких угруповань.

Маємо кілька доказів цього: 1) недавні експансії степовиків зі сходу (напр. *Putorius evermanni*), 2) недавні зникнення «проміжних» популяцій степовиків у Приазов'ї (*Microtus socialis*); 3) комбіновані експансії зі зникненнями (*Lagurus lagurus*), 4) неповні фрагментації (*Sylvaemus witherbyi*), 5) явні глибокі диз'юнкції між DEG та Передкавказзям (*Stylodipus telum*). У цій колекції прикладів *S. arenarius* як представник DEG задовільно вкладається в модель суцільного колишнього поширення *arenarius* + *giganteus*. І в цій моделі *S. arenarius* за статусом може виявитися аловидом *S. giganteus*, який, до речі, також замешкує піски [Tsapko 2016]. Хромосомні числа (див. вище) підтверджують саме таку гіпотезу.

Власне, придніпровсько-передкавказькі зв'язки й вторинні диз'юнкції ареалів демонструють всі представники DEG. Зокрема, для частини їх є свідчення недавнього поширення у Північному Приазов'ї. Так, полівку гуртову (*Microtus socialis*) у передвоєнні роки (до 1941) реєстрували на Маріупольщині [Cherkashchenko 1949], у 1970–1980-х роках цей же вид був відомий на північ до Кам'янки-Дніпровської і на схід від Дніпра щонайменше до Мелітополя й Бирючого¹⁵. Мишак степовий (*Sylvaemus witherbyi*), відомий в Україні з ЧБЗ, Асканії й Степового Криму [Zagorodniuk et al. 1997], є й на Ростовщині [Zagorodniuk 1994; Stakheev & Bogdanov 2007] і його ідентифікували й у Кам'яних Могилах [Chernyi & Sirenko 1998] та Хомутовському степу [Zaika 2009] (останнє вимагає ревізії). Ситуація з кандибкою (*Stylodipus telum*) очевидна — Дніпра досяг сильно відмінний (дрібний) підвид — *Stylodipus telum falzfeini* Brauner, 1913 [Brauner 1913], основні його популяції поширені значно східніше. Широка експансія по степах України строкатки (*Lagurus lagurus*) на початку XX ст. завершилася її відкатом [Zagorodniuk 2012], і за 100 років цей вид в багатьох місцях зник, проте в Асканії-Новій, збереглася стабільна популяція [Polischuk 1999].

Напевно, скорочення приазовської частини ареалу *S. arenarius* відбувалося за тими самими сценаріями — внаслідок змін клімату і зміщення природної зональності на південь протягом голоцену, зі все більшим поширенням лучних степів, а з ними і *S. microphthalmus* [Dinesman 1977]. За аналогією до парapatричних пар *Sylvaemus witherbyi* vs *sylvaticus* та *Microtus socialis* vs *levis*, в яких перші з видів скорочували ареали, а другі — розширяли, те саме варто припустити для *Spalax arenarius* vs *microphthalmus*. Внаслідок цього *S. arenarius* мав шанс зберегтися лише на Нижньодніпровських пісках, а *S. microphthalmus* дійти до Азову.

Те, що вид *Spalax arenarius* мав би бути більш поширеним на північ, проте стиснувся до зони DEG, є найбільш ймовірною гіпотезою, і відбуватися це могло саме під тиском *S. microphthalmus*. Останній і наразі демонструє скорочення північно-західних частин ареалу [Zagorodniuk et al. 2018], що може свідчити про зміщення його ареалу на південь і схід, зокрема й у Приазов'я й на Передкавказзя. Отже, маємо ознаки динаміки ареалів, останньою фазою чого було суттєве стискання суто степових угруповань з формуванням DEG та випадінням проміжних популяцій у Приазов'ї. Можна припустити, що смуга поширення степової групи видів в минулому сягала на північ Придінців'я.

¹⁵ Це дані Відділу популяційної екології ІЗАН (база «Теремки»), в якому у 1982–2003 рр. працював один з авторів: в одному з кабінетів була карта України, на якій червоними і синіми прапорцями відмічали знахідки *Microtus socialis* і *M. levis* (останній «обтискав» ареал першого). На жаль, та карта не збереглася. Окрім того, про чисельну популяцію *M. socialis* у Кам'яних Могилах у 1970–1980-х роках нам повідомляла І. Рогатко (особ. повід.). Останнє не підтверджено колекціями, проте можна розглядати як продовження цитованих даних Черкашенка для Маріупольського лісництва [Cherkashchenko 1949]. Важливо додати, що дещо дивує в обох випадках відсутність *Microtus levis* ('*arvalis*' s. l.), проте згадана карта також засвідчувала, що ці два види були парapatричними, без жодних ознак симпатрії). Четвертим свідченням стало дослідження дісти вухатих сов на Донеччині, де колеги відмітили одночасну присутність *M. socialis*, *M. levis*, та *M. obscurus* [Kondratenko & Tovpynets 2001], хоча й зазначили, що мали у визначенні сумнів і тому подали виявлені морфотипи як варіанти мінливості *M. levis* (як '*rossiaemeridionalis*'). Нам із тих місць (Кам'яні Могили, Хомутовський степ, Волноваха) відомі тільки *M. levis* [Zagorodniuk 2019b].

Зв'язки з Правобережжям. В координатах дніпровського біогеографічного вузла необхідно вказати на види, що поширені північніше Каховки, на рівні Дніпровських порогів. Вони по суті є лучними, не степовими, проте мають певний стосунок до видового комплексу DEG. Такими є ховрах подільський (*Spermophilus odessanus*) і сліпак подільський (*Spalax zemni*), а також три види «транспорогових» гризунів, основні ареали яких лежать у степовому лівобережжі — тушкан великий (*Allactaga major*), мишівка південна (*Sicista loriger*), сліпачок піщаний (*Ellobius talpinus*) [Korobchenko & Zagorodniuk 2016: Table 2].

Євдокія Решетник, розвиваючи ідеї С. Огньова [Ognev 1915, див. вище], відносила сліпаків із нижньодніпровських пісків до правобережного *S. polonicus* (= *zemni*) [Reshetnyk 1939, 1941]. Ту саму ідею розвивав І. Цемш [Tsemsh 1941], аналізуючи значення Дніпра як зоогеографічної межі: «Аналогічну картину ... [демонструє] *Spalax polonicus* Mehely. Цей сліпак, що населяє Правобережну Україну, переходить на лівий берег лише в низах Дніпра. Отже, ми бачимо, що зміна напрямку русла Дніпра вплинула на історію походження фауни лівобережного степу і що давнє його русло було важливою зоогеографічною межею...» (с. 308). Надалі нижньодніпровську («піщану») популяцію сліпаків відносили до виду *S. microphthalmus* і слідом — до надвиду *giganteus* (див. вище розділ щодо таксономії), тобто поступово відбулася зміна ймовірних зв'язків із північного заходу (*zemni*) на північний схід (*microphthalmus*) і схід (*giganteus*). Врешті, тут мова йде про протилежний до первинного вектор.

Проте тут мова має йти не так про родинність *Spalax zemni*+*arenarius* (яка очевидна), як про вектор родинності, який, на основі біогеографічних реконструкцій має бути змінений на 180° — із моделі '*zemni* → *arenarius*' на '*zemni* ← *arenarius* ← *giganteus*' (архаїчність *giganteus* показана раніше: [Topachevsky 1969]). Ключем для подальшої реконструкції є модель з «плямистими» ховраками, не раз дискутована нами раніше [Zagorodniuk & Fedorchenko 1995 та ін.]. При цьому первинна ідея щодо формування сестринської пари видів *Spermophilus odessanus* + *suslicus*, розділеної Дніпром, в якій *S. suslicus* за хромосомними числами виглядає похідним від *S. odessanus*, була видозмінена на припущення щодо незалежного їх походження від *S. pygmaeus* (s. l.)¹⁶ [Zagorodniuk 2019a, 2021]. Останнє впливає як з фактичної ідентичності каріотипів *S. odessanus* та *S. pygmaeus* (2n = 36, NF = 72) та загальної схеми поширення степових гризунів в районі запорізьких порогів, яка припускає перехід низки степових видів на правий берег (напр., *Sicista subtilis*, *Ellobius talpinus*, *Allactaga major*), що підтверджується серією відповідних публікацій, а також виявленням на дніпровому острові Хортиця правобережного *Spalax zemni* [Korobchenko & Zagorodniuk 2016].

З цих побудов випливає, що Пороги могли бути в минулому мостом суші для переходу степовиків з одного берега на інший [Pidoplichko 1936; Korobchenko et al. 2014], і ця модель прийнята врешті і для правобережного ховраха — *Spermophilus odessanus* [Zagorodniuk 2021]. Значною мірою на це вплинули дані палеонтологів [Popova 2007], а також виявлений значний (8 %) рівень відмінностей між ліво- і правобережними ховраками за мт-ДНК [Ermakov et al. 2011]. Оскільки біогеографічні тренди мають повторюваність або є близькими у видів з однакових фауністичних комплексів, як у випадку з DEG, можна говорити про аналогічність історії подільських ховрахів (*odessanus*) і сліпаків (*zemni*), тобто приймати їх походження від сестринських видів із лівобережного степу (рис. 11).

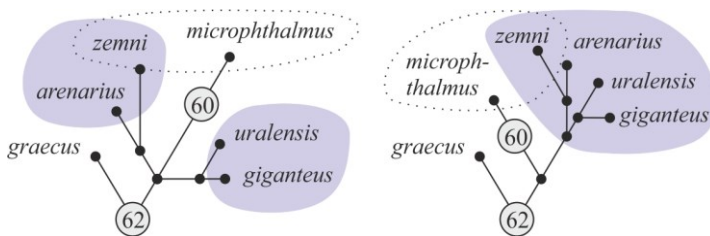


Рис. 11. Ймовірні родинні стосунки *Spalax arenarius*; цифри — числа хромосом, заливка — види групи '*giganteus*' (гіпотези гради і клади).

Fig. 11. Possible relationships of *S. arenarius*; numbers indicate 2n, fill indicates species of the '*giganteus*' group (grade and clade hypotheses).

¹⁶ При визнанні «малих» видів приазовська популяція «сірих» ховрахів (*S. pygmaeus* s. l.) отримує назву *Spermophilus planicola* [Zagorodniuk & Kharchuk 2020].

Історія зі затопленням як модель «водної корекції» меж ареалу

Spalax arenarius в останні два роки став об'єктом особливої уваги у зв'язку з масштабним водопіллям через знищення Каховської греблі і масштабними руйнуваннями природних комплексів внаслідок бойових дій, що тривають третій рік: обстрілів, військових маневрів, розбудови фортифікацій. Ці фактори стали нищівними для всієї біоти нижньодніпровських пісків, зокрема й для сліпака піщаного, надто після катастрофічної повені у червні 2023 р., спровокованої аварійним спуском води з Каховського водосховища.

Попри це, важливо відзначити, що вид віддавна існує в умовах 1) регулярних затоплень, які мали місце принаймні до будівництва греблі, 2) неперервних трансгресій і регресій рівня моря, що мали місце у тривалому геологічному часі. Фактично варто говорити про те, що вид не тільки існує, але й формувався в умовах регулярних затоплень, як із боку Дніпра (рис. 12a), так і з боку моря (рис. 12b). Відзначимо особливості таких водопіль.

1) Дніпровські водопілля — призаплавна і прилеглі зони є аренами регулярних водопіль, в умовах яких формувався і до якого пристосований весь заплавний і суміжні комплекси. І в основі — не тільки «стандартні» щорічні весняні повені (надто у період до зарегулювання стоку), але й давні повені, включно з катастрофічними повенями кам'яної доби [Pazy-nych 2010]. Власне, це означає наявність низки адаптацій у популяцій і особин до великої води, до розливів, змивів, промоїн і течій, до потреб переселення, наслідків фрагментації тощо, тобто види в зоні впливу паводків є адаптованими до різких змін водних режимів. Яскравими представниками серед землеріїв є кроти і полівки (щури водяні, лучні полівки тощо). Значно меншими є пристосування суходільних видів степового комплексу, у числі якого й сліпак піщаний. У кожному разі, вся смуга уздовж Дніпра (Дніпро-Бузького лиману)¹⁷, давні русла Дніпра та інші низини, в яких можуть формуватися водопільні водотоки, важливі для розуміння конфігурації зон розливу та низинного лучного степу.

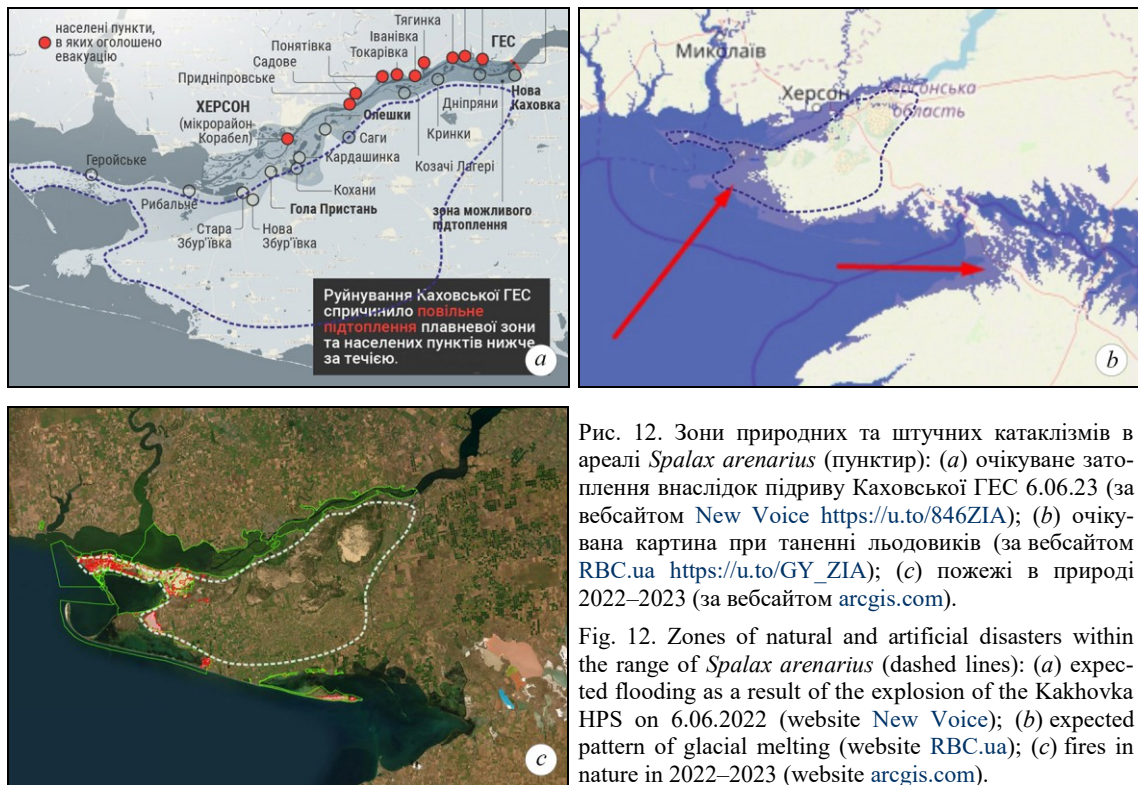


Рис. 12. Зони природних та штучних катаклізмів в ареалі *Spalax arenarius* (пунктир): (a) очікуване затоплення внаслідок підриву Каховської ГЕС 6.06.22 (за вебсайтом New Voice <https://u.to/846ZIA>); (b) очікувана картина при таненні льодовиків (за вебсайтом RBC.ua https://u.to/GY_ZIA); (c) пожежі в природі 2022–2023 (за вебсайтом arcgis.com).

Fig. 12. Zones of natural and artificial disasters within the range of *Spalax arenarius* (dashed lines): (a) expected flooding as a result of the explosion of the Kakhovka HPS on 6.06.2022 (website New Voice); (b) expected pattern of glacial melting (website RBC.ua); (c) fires in nature in 2022–2023 (website arcgis.com).

¹⁷ Придніпровська частина має свою історичну назву — Гілея (від дав.-гр. Ὑλαία — «ліс»), лісиста місцевість у заплаві Дніпра і Конки та на суміжній ділянці лівобережжя (Олешія) від Каховки до Кінбурну.

2) Морські трансгресії. Коливання рівня моря були неодноразовими навіть в історичні часи [Fedorov 1978; Schwebs 1988; Yanko *et al.* 2007; Dolukhanov *et al.* 2009; Antonyuk 2013]. Такі коливання досягали +10–20 та –40–60 м, і такі зміни рівня моря разом з виносами палеорічок суттєво змінювали берегову лінію [Inozemtcev *et al.* 2014] та обсяги доступних для наземної біоти територій, надто непересолених морем ґрунтів. Завдяки цьому сліпак піщаний обмежений не тільки водами у сучасному розумінні меж цього суходолу (вкл. з ПКК), але й обсягами придатних біотопів. Низинні ділянки з солонцями непридатні для сліпаків як за ризиками обводнення, так і кормністю. Тому цього виду немає на приморських ділянках (у т.ч. на Тендрі, біля Залізного Порту і Скадовська). Понад те, він затиснутий в зону пісків ще й через «тиск» моря і відповідної геохімії, яка визначає тип ґрунтів і рослинності. Тому очевидно, що в історичній ретроспекції ареал *S. arenarius* був утиснутий до Дніпра і що вид міг проникнути у нинішній ареал, найімовірніше, тільки уздовж Дніпра.

3) Наслідки повені 6.06.23. Мас-медіа повідомляли про масштабні заводнення регіону. За повідомленням колег, які перебували в регіоні, піщані арени лівобережжя Дніпра не зазнали затоплення — як біля Олешок, так і біля Солоноозерної та Івано-Рибальчанської ділянок ЧБЗ, а також Кінбурну (на захід від Геройського). Основні зони затоплень були уздовж Дніпра, вкл. з Кардашинкою, Голою Пристанню і далі до Геройського; можливо, вода дніпровська пройшла в Ягорлицьку затоку через Переволоку, східніше лінії Рибальче–Іванівка. Важливо зауважити, що поширена «солова» гіпотеза формування піщаних арен має поступитися місцем флювіальній їх природі [Pazynych 2010; Kryvulchenko 2023]. Це ще раз засвідчує те, що сліпак не раз витримував водопілля і, ймовірно, є тут недавнім вселенцем.

Оціночно можна говорити про можливу втрату популяції на близько 10 % ареалу, що не більше сезонних флуктуацій чисельності виду за нормальних умов. Проте, є й інше — значні порушення рослинного і ґрунтового покриву, викликані бойовими діями по всій території регіону. Як засвідчують доступні інтернет-джерела (напр.: «Моніторинг пожеж в результаті бойових дій» на сайті www.arcgis.com), ступінь порушеності природних комплексів у регіоні вогнем і вибухами є надзвичайним і значно більшим за водну стихію (рис. 12с). Від всіх цих лих одночасно цей вид потерпає на південно-західному куті свого поширення — на Кінбурні та прилеглих до Ягорлицької й Тендрівської заток ділянках суходолу.

Підсумки

Сучасний ареал *Spalax arenarius* є найменшим серед усіх сліпаків фауни України (і загалом ссавців) і може розглядатися як результат двох фаз скорочення ареалу правиду — внаслідок звуження області поширення всього комплексу типових степовидів (DEG) і внаслідок освоєння степу (перевипас, розорювання, меліорації). Обидва процеси поширювалися зі сходу, завдяки чому ареал сліпака стиснувся до нижньодніпровських піщаних арен.

Сліпак піщаний, будучи пов'язаним з піщаними аренами, самих пісків уникає і демонструє найбільшу приуроченість до лучно-степових угруповань, поширених у міждюнових і міжаренних пониженнях. Ця його особливість є спільною з іншими видами комплексу типових степовидів (DEG). Вид зберігає свою присутність і на засаджених сосною ділянках (Олешки), і на ділянках з активною садівничою активністю (Кринки, Гола Пристань тощо).

Вид вразливий до зволоження і фрагментації, його новою фактичною межею поширення стала система водогінних каналів, що зі сходу оточує зону пісків. Його сучасні межі поширення визначаються водними перешкодами — як природними (із заходу Дніпром і Дніпро-Бузьким лиманом, з півдня морем й морськими затоками), так і штучними (Північнокримським каналом зі сходу і Краснознам'янським з південного сходу).

Реконструкції дозволяють говорити про центральне місце *S. arenarius* в групі '*giganteus*', з векторизацією стосунків як '*giganteus* → *arenarius* → *zemni*', тобто визнаючи найпримітивнішим в цьому ряду *giganteus*, а похідним — *zemni*. Відповідно, можна прийняти саме таку філогеографічну послідовність формування видів та видових ареалів, і наявні морфологічні та біогеографічні дані підтримують саме таку гіпотезу філогеографії групи.

Зникнення цього виду (чи правиду, «уламком» якого є *Spalax arenarius*) на всьому проміжку від Нижньодніпровських пісків до пісків Ставропілля й Дагестану варто розглядати в контексті фрагментації всього фауністичного комплексу DEG, з поступовим зникненням цих видів у Північному Приазов'ї на фоні проникнення до цього регіону інших більш північних і менш ксерофільних видів, серед них і *Spalax microphthalmus*.

Отже, сліпак піщаний розглядається як дериват і середня ланка групи «*giganteus–zemni*», який сформувався внаслідок динаміки ареалу правиду з подальшим його скороченням і затишненням *S. arenarius* у Дніпровсько-Чорноморський кут, де він зберігся завдяки наявним тут ксероморфним угрупованням на пісках. Його таксономічний статус (вид) є найвищим для комплексу DEG, що може бути переглянуто, проте з урахуванням поточного періоду видоподрібнення у поглядах на таксономію ссавців статус виду варто зберігати й надалі.

Визнання та подяки

Автор дякує всім колегам, що були дотичні до здору первинних даних, насамперед І. Гончаровській, Г. Євтушенку, І. Мерзлікіну, Ю. Москаленку, І. Наконечному, П. Панченку, К. Редінову, С. Роману, З. Селюніній, І. Шейгасу, С. Шостенку. Автори дякують рецензентам за цінні зауваження і редактору видання З. Баркасі за правки англомовних частин рукопису. Дослідження проведено відповідно до планової теми ННПМ (державний реєстраційний номер теми 0121U100527) за розділом «Вивчення багаторічної динаміки фауни складу та часток окремих видів на прикладі модельних груп ссавців з колекцій природничих музеїв».

References

- Antonyuk, O. S. 2013. Basic features of oscillation of Black sea for historical time. *Scientific Bulletin of Uzhhorod University. Series Geography*, 1: 30–34. [In Ukrainian]
- Barkasi, Z. 2016. Endemism in the mammalian fauna of the Carpathians. *Proceedings of the Theriological School*, 14: 3–15. [CrossRef](#)
- Brauner, A. A. 1913. Sistematiches und Zoogeographische Bemerkungen. Scirtopoda telum Falz-Feini, Murmeltier und Maulwurf. *Societi des naturalistes et des amis de la nature en Crimée*, 3: 1–17. [In Russian]
- Brauner, A. A. 1916. A brief review of the vertebrates of Southern Russia. *School Excursions and School Museum. Book 4–5*. Odessa, 1–6 (reprint). [In Russian]
- Brauner, A. 1928. Verzeichnis der Säugetiere von Ascania-Nova. *Reports of the National Steppe Reserve 'Chapli'*, 4: 10–23. [In Russian]
- Cherkashchenko, N. I. 1949. Economic importance of birds in field defence strips of Mariupol forestry. *Scientific notes of the Cherkassy Pedagogical Institute*, 2: 39–71. [In Russian]
- Chernyi, V. I., V. A. Sirenko. 1998. Feeding of the long-eared and the short-eared owls in the winter of 1985–1986 in the reserve 'Kamiani Mohyly'. *Proceedings of the branch of the Ukrainian Steppe Nature Reserve 'Kamiani Mohyly'. Issue 1*. Phytosociocentre, Kyiv, 86–88. [In Russian]
- Dinesman, L. G. 1977. *Biogeocenoses of Steppes in the Holocene*. Nauka, Moscow, 1–160. [In Russian]
- Dolukhanov, P., S. Kadurin, E. Larchenkov. 2009. Dynamics of the coastal North Black Sea area in Late Pleistocene and Holocene and early human dispersal. *Quaternary International*, 197 (1–2): 27–34. [CrossRef](#)
- Dzuev, R. I., A. L. Shogenov. 2003. Karyotypic description of *Spalax microphthalmus* from the Central Caucasus. In: *Theriofauna of Russia and Adjacent Territories* (VII Congress of the Theriological Society). Moskva, 112–113. [In Russian]
- Ermakov, O. A., V. L. Surin, S. V. Titov. 2011. Genetic diversity and differentiation of the speckled suslik inferred from sequencing of mtDNA control region. *Izvestia of the Penza Pedagogical University*, 25: 176–180. [In Russian]
- Evstafiev, I. 2021. Distribution limits of forest-dwelling small mammals (Eulipotyphla, Rodentia) in the Crimean Mountains. *Therologia Ukrainica*, 22: 80–93. [CrossRef](#)
- Fedorov, P. V. 1978. *Pleistocene of the Ponto-Caspian*. Nauka, Moscow, 1–163. [In Russian]
- Filipchuk, N. S. 1990. The sand mole rat. In: *Rare and Endangered Species of Mammals of the USSR. Collection of scientific papers*. Nauka, Moscow, 90–97. [In Russian]
- Fortunatov, B. 1931. Byrkuty. *Ukrainian Hunter and Fisherman*, No. 1: 9–13. [In Ukrainian]
- Gizenko, A. I. 1985. On the abundance of the sand mole rat and the thick-tailed three-toed jerboa in Ukraine. *Vestnik zoologii*, № 1: 84–85. [In Russian] <https://shorturl.at/tCGQ9>
- Gromov, I. M., A. A. Gureev, G. A. Novikov, I. I. Sokolov, P. P. Strelkov, K. K. Chapskij. 1963. *Mammals in the Fauna of the USSR, Volume 1*. Academia Nauk SSSR. Moskva, 1–639. [In Russian]
- Inozemtcev, Yu. I., L. V. Stupina, N. V. Tyuleneva, A. A. Paryshev, N. A. Maslakov, [et al.]. 2014. Paleogeography of the Northwestern Black Sea shelf during holocene. *Bulletin of Odesa University. Series: Geographical and geological sciences*, 19 (1): 46–52. [In Russian] [CrossRef](#)
- Kondratenko, O., I. Zagorodniuk. 1999. Steppe rodents as candidates to Bern Annexes. In: Zagorodniuk I. (ed.). *Mammals of Ukraine, Protected by the Bern Convention*. Kyiv, 185–191. (Series: Proceedings of the Theriological School; Vol. 2). [In Ukrainian] <https://shorturl.at/cnoOZ>
- Kondratenko, A. V., N. N. Tovpinets. 2001. Mammals in the diet of owls from the Donetsk-Don and Donetsk-Azov steppes. *Vestnik zoologii*, No 6: 80–83. [In Russian]
- Korobchenko, M. 2009. Over-ground activity of underground rodent *Spalax microphthalmus*. In: *Zoocenosis 2009: Biodiversity and Role of Animals in Ecosystems*. Lira Press, Dnipropetrovsk, 329–331. [In Ukrainian] [URL](#)
- Korobchenko, M., I. Zagorodniuk. 2009. Taxonomy and levels of differentiation in mole-rats (Spalacidae) of the fauna of Ukraine and adjacent countries. *Scientific Bulletin of the Uzhhorod University. Series Biology*, 26: 13–26. [In Ukrainian] <https://shorturl.at/bcHS4>
- Korobchenko, M. 2012. Variability and diagnostic value of cranial characters of *Spalax microphthalmus*: comparison with another Spalacidae species from Eastern Europe. *Proceedings of the Theriological School*, 11: 63–70. [In Ukrainian] [CrossRef](#)

- Korobchenko, M. 2014. Burrowing rodents (Rodentia, Spalacidae et Ellobiini) in zoological collections of Ukraine. *Collection of works of the Zoological Museum*, **45**: 70–78. [In Ukrainian]
- Korobchenko, M., I. Zagorodniuk, K. Redinov. 2014. Review of distribution and morphometric peculiarities of the northern mole vole *Ellobius talpinus* (Arvicolidae) in the Lower Dnipro river region (Ukraine). *Proceedings of the Theriological School*, **12**: 89–101. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Korobchenko, M. 2016. Evdokia Reshetnyk (1903–1996) — an outstanding figure in the history of academic zoology and ecology in Ukraine. *Proceedings of the National Museum of Natural History*, **14**: 136–146. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Korobchenko, M., I. Zagorodniuk. 2016. Mole-rat from Khorotytsia in the light of morphological and geographical relations between *Spalax zemni* and *S. microphthalmus*. *Proceedings of the Theriological School*, **14**: 84–94. [CrossRef](#)
- Korobchenko, M., I. Zagorodniuk, Y. Illiukhin. 2018. Distribution of the greater mole rat (*Spalax microphthalmus*) in Ukraine based on materials of zoological collections. *Geo&Bio*, **16**: 63–75. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Korobchenko, M. 2022a. Evdokia Reshetnyk, an outstanding figure in the history of academic zoology and museology in Ukraine. *Novitates Theriologicae*, **14**: 267–270. [In Ukrainian]
- Korobchenko, M. 2022b. Dynamics of spatial distribution, burrowing activity, and foraging of the greater blind mole rat (*Spalax microphthalmus*). *Theriologia Ukrainica*, **23**: 110–129. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Kostiuchenko, A. 1931. On the biology of the mole rat. *Ukrainian Hunter and Fisherman*, No. 5–6: 9–10. [In Ukrainian]
- Kryvulchenko, A. S. 2023. Micromorphological and morphoscopic parameters of sand grains as interpretation indication of the genesis of Kinburnska arena. *Ukrainian Geographical Journal*, No. 2: 3–12. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Kryzhov, P. A. 1936. Geographical distribution of harmful rodents in the Ukrainian S.S.R. *Travaux du Musée Zoologique, Académie des Sciences d'Ukraine*, **16**: 33–91. [In Ukrainian]
- Lyapunova, E. A., N. N. Vorontsov, L. Y. Martynova. 1974. Cytogenetical differentiation of burrowing mammals in the Palearctic. In: *Symposium Theriologicum II (Proceedings of International Symposium)*. Academia, Praha, Brno, 203–215.
- Markova, A. K. 2005. Small mammals from the Palaeolithic site of Kabazi II, Western Crimea. In: V. Chabai, J. Richter, T. Uthmeier (eds). *Palaeolithic Sites of Crimea, Vol. 1: Kabazi II*. Institute of Archaeology NAS of Ukraine, University of Cologne, Simferopol, Cologne, 51–65.
- Medvedev, S. I. 2008. Chapli Reserve and its significance in the study of natural conditions of the steppe. *Biology and Valeology (Kharkiv)*, **10**: 74–91. [In Russian]
- Mezhzherin, S. V., O. I. Lashkova. 2013. *The Mammals of Ukraine*. Naukova Dumka, Kyiv, 1–358. [In Ukrainian]
- Mishta, A. V. 2022. Records of *Stylodipus telum* and *Spalax arenarius* on the Kinburn Peninsula. In: *Records of Rare Species of Biota of Ukraine. Vol. 1*. Druk Art, Chernivtsi, 310–311. [In Ukrainian]
- Moysiyenko, I. I., A. Y. Khodosovtsev, I. O. Pylypenko, [et al.]. 2020. *Perspective Nature Protected Objects of Kherson Region*. Helvetica, Kherson, 1–166.
- Mygulin, O. O. 1938. *Mammals of Ukrainian RSR (Materials to Fauna)*. Acad. Sci. Ukr. SSR, Kyiv, 1–426. [In Ukrainian]
- Németh, A., Z. G. Homonnay, V. Krizsik, M. Csorba, T. Pavlíček, [et al.]. 2013. Old views and new insights: taxonomic revision of the Bukovina blind mole rat, *Spalax graecus* (Rodentia: Spalacinae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **169** (4): 903–914. [CrossRef](#)
- Ognev, S. I. 1915. Mammals of the Taurian province, mainly of the Crimean peninsula. Part 1. Rodents. *Notes of the Crimean Society of Naturalists*, **5**: 51–111. [In Russian]
- Ognev, S. I. 1940. Systematic relations and the problem of the mutual relationship of various forms of mole rats. *Bulletin of MOIP*, **49** (2): 33–41. [In Russian]
- Ognev, S. I. 1947. Family Spalacidae—mole rats. In: Ognev, S. I. *Mammals of USSR and Adjacent Countries. Volume 5*. Acad. Sci. USSR Press, Moskva, 558–641. [In Russian]
- Pachoskiy, I. K. 1906. *Explanatory Catalogue of the Natural History Museum of the Kherson Provincial Zemstvo*. Typogr. O. D. Khodushina, Kherson, 1–204. [In Russian]
- Pazynych, V. G. 2010. The lacustrine stages in Dnipro-river quaternary history. *Kamiana Doba Ukrainy*, **13**: 86–94. [In Ukrainian] [URL](#)
- Pidoplitshka, I. G. 1932. Quartäres Murmeltier aus dem Löss des Reservats 'Tschapli'. *Die Quartärperiode. Lieferung 4*. Ukrainische Akademie Der Wissenschaften. Kyjiw, 115–118. [In Ukrainian] <https://shorturl.at/hnsX7>
- Pidoplichko, I. G. 1936. New data against the theory about hindrance of the Dnipro river. In: Lepikash, L. A. (ed.). *Quaternary Period. Issue 11*. Kyiv, 75–83. [In Ukrainian]
- Podgaynyy, M. N. 2015. *Catalogue-cadastre of the zoological collection of the Kherson Regional Museum of Local Lore. 1. Mammals*. Ailant, Kherson, 1–36. [In Russian]
- Polishchuk, I. K. 2008. Historical changes in the population of amphibians, reptiles and small mammals of the Askania-Nova Biosphere Reserve. *News of the Askania-Nova Biosphere Reserve*, **10**: 90–102. [In Ukrainian]
- Popova, L. V. 2007. The evolution of the Pleistocene representatives of the *Spermophilus* nominative subgenus and the paleogeographical events. In: Gozhyk, P. F. (ed.). *Paleontological Studies in Ukraine*. Inst. Geol. Sci., NAS of Ukraine, Kyiv, 367–372. [In Ukrainian]
- Reshetnyk, E. G. 1939. To systematics and geographical distribution of mole-rats (Spalacidae) in Ukrainian SSR. *Collection of Works of the Zoological Museum*, **23**: 3–21. [In Ukrainian]
- Reshetnyk, E. G. 1941. Materials for the study of taxonomy, geographical distribution and ecology of mole rats (Spalacinae) in Ukrainian SSR. *Collection of Works of the Zoological Museum*, **24**: 23–95. [In Ukrainian]
- Schwebs, G. I. (ed.). 1988. *Liman and Estuarine Complexes of the Black Sea Coast*. Nauka, Leningrad, 1–303. [In Russian]
- Selyunina, Z. V. 1990. Population dynamics of the sand mole rat and the thick-tailed three-toed jerboa in Ukraine. In: *Ecology of Small Mammals in the Natural Reserves of Ukraine*. Institute of Zoology, AS Ukr. SSR, Kyiv, Preprint No. 90. 21: 30–36. [In Russian]
- Selyunina, Z. V. 1994. Sand mole rat. In: Scherbak, M. M. (ed.). *Red Data Book of Ukraine. Animal World*. Ukrainian Encyclopedia, Kyiv, 394. [In Ukrainian]
- Selyunina, Z. V., I. Tlusta. 2001. On the ecology of the sand mole rat (*Spalax arenarius*) in the Black Sea Biosphere Reserve. *Faltzfein Readings 2001*. Terra, Kherson, 165–166. [In Ukrainian]
- Selyunina, Z. V. 2003. Seasonal changes in the burrowing activity of the sand mole rat. In: *The Role of Protected Areas in Maintaining Biodiversity*. Kaniv Nature Reserve, Kaniv, 271–272. [In Russian] <https://shorturl.at/cLTY9>
- Selyunina, Z. V. 2005. Mammals of the Black Sea Biosphere Reserve region listed in the Red Data Book of Ukraine (as of 2004). *Scientific Bulletin of Uzhhorod University. Series Biology*, **17**: 86–88. [In Ukrainian] <https://shorturl.at/yBDQS>
- Selyunina, Z. V. 2008. The current abundance of the sand mole rat (*Spalax arenarius* Reshetnik). In: Fesenko, H. V. (ed.). *Registrations of Animals under the Red Data Book of Ukraine*. Inst. Zool. NASU, Kyiv, 338–340. [In Ukrainian]
- Selyunina, Z. V. 2009. Sand mole rat. *Spalax arenarius* Reshetnik, 1939. In: Akimov, I. A. (ed.). *Red Data Book of Ukraine. Animal World*. Globalconsulting, Kyiv, 522. [In Ukrainian] <https://redbook.land.kiev.ua/522.html>

- Selyunina, Z. V., O. Y. Umanets. 2017. The biocenotic role of the digging activity of the sandy mole rat (*Spalax arenarius* Reshetnik, 1939) on the sandy-steppe communities of the Lower Dnipro arenas. In: *Zoocenosis–2017*. The IX Intern. Conf. Dnipro University, Dnipro, 96–97. [In Russian]
- Shevchenko, L. S., S. I. Zolotukhina. 2005. *Catalogue of the Collections of the Zoological Museum. Mammals. Issue 2*. NMNH NAS of Ukraine, Kyiv, 1–238. [In Russian]
- Stakheev, V. V., A. S. Bogdanov. 2007. To the characteristics of the yellow-bellied mouse (*Sylvaemus fulvipectus* Ognev) of the North Caucasus. *Bulletin of the Southern Scientific Centre of the RAS*, **3** (3): 101–104. [In Russian] [CrossRef](#)
- Topachevsky, V. A. 1969. *Mole Rats (Spalacidae)*. Nauka, Leningrad, 1–248. (Series: Fauna of USSR; Vol. 3: Mammals; Is. 3). [In Russian]
- Tsapko, N. V. 2016. Giant blind mole rat (*Spalax giganteus*, Rodentia, Spalacidae) in Stavropol territory: distribution, number, and limiting factors. *Zoologicheskii zhurnal*, **95** (7): 860–868. [In Russian] [CrossRef](#)
- Tsemsh, I. O. 1941. To the question about significance of Dnipro river as zoogeographical border. *Acta Musei Zoologici. Kyiv State University*, **1**: 307–311. [In Ukrainian]
- Tsytsulina, K., I. Zagorodniuk. 2008. *Spalax arenarius*. The IUCN Red List of Threatened Species 2008: e.T20428A9198777. [CrossRef](#)
- Uliganets, S. I., U. Y. Shynkarenko. 2022. Landscape and recreational potential of NPP ‘Oleshky Sands’ for tourism development. *Constructive Geography and Rational Use of Natural Resources*, **2** (1): 33–46. [In Ukrainian] [https://shorturl.at/HWY49](#)
- Vinogradov, B. S., I. M. Gromov. 1952. *Rodents of the USSR Fauna*. USSR Academy of Sciences Publishing House, Moscow, Leningrad, 1–298.
- Vysotsky, G. 1921. About mole rat (*Spalax* sp.) and molehills. *Ukrainian Zoological Journal*, **1**: 16–19. [In Ukrainian]
- Yanko, V., A. S. Gilbert, P. Dolukhanov. 2007. Controversy over the great flood hypotheses in the Black Sea in light of geological, paleontological, and archaeological evidence. *Quaternary International*, **167** (5): 91–113. [CrossRef](#)
- Zagorodniuk, I. V. 1992. A review of the recent Muroidea (Mammalia) described from the territory of Ukraine (1777–1990). *Vestnik zoologii*, № 2: 39–48. [In Russian] [URL](#)
- Zagorodniuk, I. 1994. Rodent species new for the fauna of the European part of Russian Federation. *Vestnik zoologii*, **28** (6): 73. [In Russian] [https://shorturl.at/tNSVY](#)
- Zagorodniuk, I. V., O. O. Fedorchenko. 1995. Allopatric species among rodent group *Spermophilus suslicus* (Mammalia). *Vestnik zoologii*, **29** (5–6): 49–58. [In Russian] [https://shorturl.at/ksC67](#)
- Zagorodniuk, I. V., G. G. Boyeskorov, A. E. Zykov. 1997. Variation and taxonomic status of the steppe forms of genus *Sylvaemus*. *Vestnik zoologii*, **31** (5–6): 37–56. [In Russian] [https://shorturl.at/zU237](#)
- Zagorodniuk, I. V. 1998. Endemic mammal fauna of the Carpathians: taxonomic structure and biogeographic analysis. *Carpathian Region and Sustainable Development Issues. Vol. 2*. Carpathian Biosphere Reserve, Rakhiv, 218–222. [In Ukrainian] [https://shorturl.at/louE4](#)
- Zagorodniuk, I. V. 1999. Steppe fauna core of Eastern Europe: its structure and prospects of protection. *Reports NAS of Ukraine*, (5): 203–210. [In Ukrainian] [http://goo.gl/6sRelw](#)
- Zagorodniuk, I., L. S. Shevchenko. 2001. Mammals. In: Pysanets, E. M. (ed.). *A Catalogue of Type Specimens in Zoological Museum*. NMNH, NAS of Ukraine, Kyiv, 105–121. [In Ukrainian] [https://shorturl.at/kmuGL](#)
- Zagorodniuk, I. V. 2004. Mountain regions as a zone of the highest species riches of terrestrial vertebrates in Ukraine. *Uchenye Zapiski of the Tavrichesky University. Series Biology, Chemistry*, **17** (56, pt. 2): 33–38. [In Ukrainian] [https://shorturl.at/chLR3](#)
- Zagorodniuk, I. V., M. A. Korobchenko. 2008. Mole vole, *Ellobius talpinus* (Pall.), in the Siversky Donets basin. In: Fesenko, H. V. (ed.). *Registrations of Animals under Red Data Book of Ukraine*. Inst. zool. NASU, Kyiv, 407–410. [In Ukrainian] [https://shorturl.at/lrz14](#)
- Zagorodniuk, I. V. 2011. Ivan Sakhno and development of zoology and museology in Luhansk region: historical investigations. *Proceedings of the National Museum of Natural History*, **9**: 69–89. [In Ukrainian] [https://shorturl.at/foxJ7](#)
- Zagorodniuk, I. 2013. Vsevolod Velykaniv as investigator of fauna of Ukraine in 1920–1930s: biography, collections, publications. *Proceedings of the National Museum of Natural History*, **11**: 115–134. [In Ukrainian] [https://bit.ly/3ItXRb3](#)
- Zagorodniuk, I., I. Shydlovskyy. 2014. Acronyms for zoological collections of Ukraine. In: Zagorodniuk I. (ed.). 2014. *Zoological Collections and Museums*. NMNH, NAS of Ukraine. Kyiv, 33–43. [In Ukrainian] [https://bit.ly/3AFpSXXk](#)
- Zagorodniuk, I., M. Korobchenko, M. Pidhainy. 2015. The oldest collected samples of *Ellobius talpinus* s. l. (Rodentia) in natural history museums of Ukraine. *Proceedings of the National Museum of Natural History*, **13**: 101–110. [In Ukrainian] [https://bit.ly/3km0jZp](#)
- 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](#)
- Zagorodniuk, I., M. Korobchenko, V. Parkhomenko, Z. Barkaszi. 2018. Steppe rodents at the edge of their range: a case study on *Spalax microphthalmus* in the north of Ukraine. *Biosystems Diversity*, **26** (3): 188–200. [CrossRef](#)
- Zagorodniuk, I. 2019a. Close non-murid rodent species in the fauna of Ukraine: differences, biogeography, and ecomorphology. *Theriologia Ukrainica*, **17**: 8–27. [CrossRef](#)
- Zagorodniuk, I. 2019b. Range dynamics in sibling species: facts and reconstructions for the mammal fauna of Eastern Europe. *Theriologia Ukrainica*, **18**: 20–39. [CrossRef](#)
- Zagorodniuk, I., N. Lebedieva, Z. Barkaszi, O. Korotya. 2020. Mammals in the collection of the Zoological Museum of Zaporizhia University: overview and unique specimens. *Visnyk of Lviv University. Series Biology*, **82**: 136–149. [CrossRef](#)
- Zagorodniuk, I., S. Kharchuk. 2020. List of mammals of Ukraine 2020: additions and clarifications. *Theriologia Ukrainica*, **20**: 10–28. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Zagorodniuk, I. 2021. Transitive taxonomic systems (TTS) and speciation during range dynamics. *Geo&Bio*, **21**: 153–184. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Zagorodniuk, I. V. 2023a. Priorities in nature conservation in times of war: the situation with the Great Meadow and the Great Steppe. *Visnyk NAS of Ukraine*, No. 9: 12–23. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Zagorodniuk, I., D. Vyshnevsky. 2022. Biodiversity losses and changes in the zones of prolonged hostilities in Ukraine: theriological component (2014–2022). *Visnyk NAS of Ukraine*, No. 11: 60–78. [CrossRef](#)
- Zagorodniuk, I. 2023b. Identification of North-Caucasian mole rats (*Spalax*) based on their karyotype description. *Novitates Theriologicae*, **16**: 94–98.
- Zaika, S. 2009. Small mammals’ community in the South-East of Ukraine: analysis of long-eared owl (*Asio otus* L.) pellets. In: *Zoocenosis 2009: Biodiversity and Role of Animals in Ecosystems*: Proceedings of the V International Conference. Dnipro. Univ. Press, Dnipropetrovsk, 332–334.
- Zatushevskyy, A., I. Shydlovskyy, I. Tymkiv. 2016. Representativeness of the mammalian collection of the Zoological Museum of Lviv University. *Proceedings of the Theriological School*, **14**: 41–48. [CrossRef](#)



ECOLOGICAL AND BIOLOGICAL ASPECTS OF THE EXISTENCE OF MOLE RATS (SPALACIDAE) IN THE KUYALNIK–BUG INTERFLUVE

Igor Nakonechny^{ID}

Key words

mole rats, habitats, population dynamics, burrowing activity, steppe interfluves

Doi:

<http://doi.org/10.53452/TU2612>

Article info

submitted 10.12.2023
revised 24.12.2023
accepted 30.2.2023

Language

Ukrainian, English summary

Affiliations

Admiral Makarov National University of Shipbuilding (Mykolaiv, Ukraine)

Correspondence

Igor Nakonechny; Admiral Makarov National University of Shipbuilding; 9 Avenue of Heroes of Ukraine, 54025 Ukraine; Email: nakonechniigor777@gmail.com
orcid: 0000-0002-3797-3725

Abstract

The Black Sea steppes and particularly the steppe–field area between the Velykyi Kuyalnyk and Southern Bug rivers, delineated from the north by the valley of the Kodyma River, are a natural arena for the existence of two species of mole rats, which still inhabit fields, virgin steppe areas, ravines and river valleys. The materials of the article are the result of long-term (1989–2023) studies of the steppe biota of this territory, which has an area of 15 559 km². The habitats of mole rats, found by characteristic molehills, do not allow species differentiation, so all mole rats are provisionally assigned to two species—*Spalax leucodon* (west of Tiligul) and *Spalax zemni* (east of Tiligul). The habitats of mole rats are distinguished by stationarity for decades, but the seasonal-stationary manifestation of burrowing activity is unstable—the main share of ‘fresh’ emissions in the fields falls on May–June and October–December. The main reserves of the species are meadow areas of river valleys and ravines, which are not subject to flooding. The highest concentration of mole rats was found in the valleys of Tylihul (from the village of Andriyevovo-Ivanove down to the town of Berezhivka) and Velykyi Kuyalnyk (from the town of Shiryaevo to the village of Severynivka). In the agricultural landscape, in particular in fields (winter and old ploughing), the locations of mole rats are scattered sporadically, gravitating towards river valleys. Thus, field locations on the eastern outskirts of Odesa essentially extend the Sudlymansko–Kuyalnytsia strip of the subarea to the sea coast. At the same time, the nature and activity of burrowing activities of mole rats has a pronounced stationary-biotopic dependence on the level of their food supply. Thus, the ‘chains’ of soil emissions in winter crops, on old ploughing and rolled up crops of spring crops are always long (36–45 m) and combine 28–60 molehills. Similar ‘chains’ in the natural habitats of river valleys, ravines, along the edges of forest belts and near roads are always short (6–11 m) and each time are represented by only 3–5 molehills. Preservation of the main reserves in river valleys from the threat of further anthropogenic transformation is the main means of protecting mole rats within the Southern Steppe.

Cite as

Nakonechny, I. 2023. Ecological and biological aspects of the existence of mole rats (Spalacidae) in the Kuialnik–Bug interfluve. *Theriologia Ukrainica*, 26: 132–146. [In Ukrainian, with English summary]

Екологічні та біологічні аспекти існування сліпаків (Spalacidae) в Куяльницько-Бузькому межиріччі

Ігор Наконечний

Резюме. Причорноморські степи і зокрема степо-польова місцевість межиріччя Великого Куяльнику та Південного Бугу, окреслена з півночі долиною річки Кодими, є природною ареною існування двох видів сліпаків, які й нині заселяють поля, цілинно-степові ділянки, балки та річкові долини. Матеріали статті є результатом довготривалих (1989–2023 рр.) досліджень степової біоти зазначеної території, площею 15 559 км². Місця існування сліпаків, виявлені за характерними викидами ґрунту (сліпаковинами), не дозволяють їх видову диференціацію, тому всі вони провізорно віднесені до двох видів — *Spalax leucodon* (на захід від Тилігулу) та *Spalax zemni* (на схід від Тилігулу). Місця оселення сліпаків відрізняє стаціонарність упродовж десятиріч, проте сезонно-стаціональний прояв ріучої активності нестабільний — основна частка «свіжих» викидів у полях припадає на травень-червень та жовтень-грудень. Головними резерватами виду є лучні ділянки річкових долин та балок, що не піддаються паводковим затопленням. Найбільша концентрація місцезнаходжень сліпаків виявлена в долинах Тилігулу (від с. Андрієво-Іванове вниз до міста Березівка) та Великого Куяльнику (від м. Ширяєве і до с. Северинівка). В агроландшафті, зокрема в сільськогосподарських полях (озимина та давня оранка) місцезнаходження сліпаків поширені спорадично, тяжіючи до річкових долин. Так, польові місцезнаходження на східних околицях Одеси по суті продовжують надлимансько-куяльницьку смугу субареалу до морського узбережжя. При цьому, характер і активність ріучої діяльності сліпаків має виражену стаціонально-біотопну залежність від рівня їх кормозабезпеченості. Так, «ланцюжки» ґрунтових викидів у посівах озимини, на давній оранці та закоткованих посівах ярих культур завжди довгі (36–45 м) і поєднують 28–60 сліпаковин. Аналогічні «ланцюжки» в природних біотопах річкових долин, балок, по краях лісосмуг і побіля автодоріг завжди короткі (6–11 м) і щоразу представлені лише 3–5 викидами. Збереження основних резерватів у річкових долинах від загрози подальшого антропогенного перетворення є головним засобом охорони сліпаків у межах Південного Степу.

Ключові слова: сліпаки, оселища, динаміка популяцій, ріуча активність, степові межиріччя.

Вступ

Сліпаки, як спеціалізовані гризуни-землерії, є однією з найменш вивчених груп ссавців. Поширення представників Spalacidae пов'язано з відкритими (безлісими) ландшафтами Східної Європи, Балкан і Малої Азії [Begall *et al.* 2007]. Для східноєвропейських форм Spalacidae найбільші показники чисельності характерні для південних і південно-східних частин їх ареалів, де зосереджена й найбільша кількість каріотипів невизначеного рангу, які викликають постійний інтерес. У складі фауни Північно-Західного Причорномор'я нині присутні три види сліпаків — сліпак подільський (*Spalax zemni* Erxleben 1777), піщаний (*S. arenarius* Reshetnik 1939) і понтичний (*Spalax (Nannospalax) leucodon* Nordmann 1840) [Korobchenko & Zagorodniuk 2009; Korobchenko 2012].

Упродовж XX ст., внаслідок інтенсивної оранки причорноморські степи втратили більшу частину свого життєвого простору [Sokur 1961]. Залишкові, дрібно-дисперговані субпопуляції сліпаків додатково зазнали жорсткого пресингу в рамках «боротьби з шкідниками» [Heptner *et al.* 1950] та промислу [Reshetnyk 1941; Korobchenko 2010] і врешті потрапили до Червоної Книги України [Akimov 2009]. Із втратою степових землеріїв відбувається деградація лучно-степових фітоценозів та біотопів. У місцях свого поселення сліпаки, переміщаючи глибини порції ґрунту на поверхню, збагачують її гумусом, зольними компонентами, мікро- і макроелементами, сприяють стабілізації капілярної зволоженості профілю і термобалансу [Pakhomov *et al.* 2010]. Завдяки споживанню сліпаками підземних цибулин, бульбокоренів і кореневищ відбувається нормалізація різнотрав'я в сторону злакових видів і пригнічення ефемерів та кореневищних багаторічників [Deák *et al.* 2021; Asefa *et al.* 2022]. Сліпаковини є важливим мікроландшафтним утворенням для багатьох видів рослин і тварин, у підземних галереях сліпаків знаходять собі прихисток різноманітні степові мешканці — джмелі, мишовидні гризуни, амфібії й плазуни [Nakonechnyi 2007].

На фоні недостатньої вивченості біології підземних гризунів загалом, майже невідомими лишаються екологічні аспекти їх існування в умовах південно-степового агроландшафту, який став домінуючим типом місцезнаходжень. Недостатньо вивчена просторова структура поширення цих гризунів у Північно-Західному Причорномор'ї та її сезонна динаміка. Не з'ясованим є й адаптаційний потенціал цих гризунів до трансформації середовища.

Метою є вивчення еколого-біологічних аспектів існування сліпаків у сучасних умовах мозаїчного агроландшафту Куяльницько-Бузького межиріччя.

Аналіз основних досліджень і публікацій

Перші повідомлення про наявність сліпаків у степах Північно-Західного Причорномор'я присутні ще «Описі Очаківської землі» А. Месра [Meyer 1794] та в звіті Ф. Де Волана щодо обстеження «Землі Єдісан» [De Volan 1798]. Проте, науковий опис землеріїв причорноморських степів належить професору Одеського університету О. фон Нордманну [Nordmann 1840], який у 1836 році диференціював вид, відомий нині як сліпець понтичний *Spalax (Nannospalax) leucodon* Nordmann 1840. Надалі сліпаків у межах Дністровсько-Дніпровського межиріччя відмічали одеські зоологи О. Браунер [Brauner 1923] та І. Пузанов [Puzanov 1938]. Останній деталізував їх поширення у схемі зоогеографічного районування півдня України долиною Південного Бугу. Подібним чином подавав поширення видів сліпаків у своїй зоогеографічній схемі України і О. Мигулін [Mygulin 1938]. Найбільш глибоке, суто спеціалізоване вивчення сліпаків фауни України в 1930-х роках виконала Є. Решетник [Korobchenko 2016]. Узагальнюючий огляд родини Spalacidae був виконаний В. Топачевським [Topachevskii 1969].

З числа сучасних публікацій потрібно вказати праці М. Коробченко та І. Загороднюка [Korobchenko & Zagorodniuk 2009; 2016; Korobchenko *et al.* 2010]. Ними, зокрема, показано, що межа ареалів між видами має бути переглянута і зміщена з Південного Бугу (як це писали всі дослідники раніше) на Тилігул [Zagorodniuk *et al.* 2017].

Окремі матеріали щодо регіональної екології сліпаків приведені в публікаціях С. Самарського (арени Нижнього Дніпра) [Samarsky 1965], І. Наконечного (Нижнє Побужжя) [Nakonechnyi & Serebryakov 2013], О. Пахомова зі співавторами (Середнє Подніпров'я) [Pakhomov *et al.* 2010]. Однією з останніх публікацій з екології сліпаків є стаття С. Пасічника з співавт. [Pasichnyk *et al.* 2020], виконана на матеріалах досліджень у Південному Степу.

Сучасні зарубіжні публікації, присвячені сліпакам, відрізняються науково-методичною глибиною опрацювання поставлених питань і вираженою прикладною спрямованістю результатів [Coggan *et al.* 2018]. Вони присвячені різним аспектам їх біології й екології [Nevo 2011, 2013; Shams *et al.* 2005], зокрема питанням існування сліпаків в умовах сучасного агроландшафту і фрагментованого простору [Zimmermann *et al.* 2014; Valkó *et al.* 2022].

Територія досліджень

Адміністративно землі між Великим Куяльником і Південним Бугом майже порівну належать Одеській (7,23 тис. км²) і Миколаївській областям (8,32 тис. км²), які межують уздовж вододілу Тилігулу/Чичиклії (рис. 1). Чорноземні рівнини всього Дністровсько-Дніпровського Пониззя сформовані на потужних лесах поверх товщі неогенових вапняків, які відкриваються ерозійними врізами місцевої гідромережі. Густина ерозійної розчленованості різко зростає на північний захід, сягаючи максимального розвитку в верхів'ях обох Куяльників (до 2,0 км/км²) при глибинах тальвегів 45–60 м [Marynych & Shyshchenko 2003].

Таким чином, за рельєфом, гідрогеологічною, кліматичною і ґрунтовою специфікою територія межиріччя неоднорідна, що знайшло прояв у різноманітті її ландшафтно-біотопної структури. Остання є визначальною для землеріїв, будучи сприятливою для рослиноїдних сліпаків і непридатною для комахоїдного крота. Геоморфологічні та висотні відмінності зони досліджень дозволяють поділити її на декілька субтериторій, відмінних за стаціональними умовами для сліпаків (див. рис. 1).

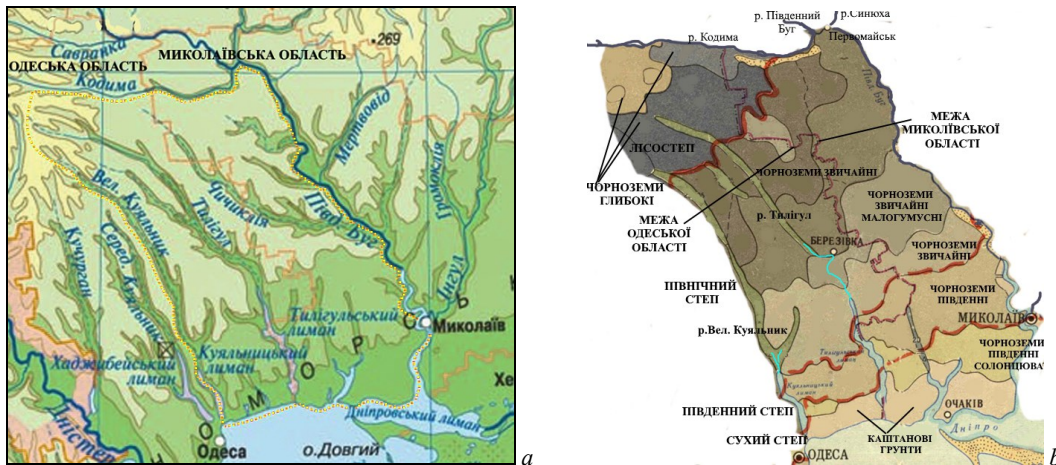


Рис. 1. Територія Куяльницько-Бузького межиріччя: (а) межі регіону та його гіпсометричні рівні, на основі «Фізична карта України» (2012) [веб-сайт <http://www.ua-maps.com>]; (б) фрагмент «Карта ґрунтів України» (1967) [веб-сайт <http://www.etomesto.ru>].

Fig. 1. The territory of the Kuyalnik–Bug interfluvium: (a) the boundaries of the regions and its hypsometric levels, based on the Physical Map of Ukraine (2012) [website <http://www.ua-maps.com>]; (b) fragment of the Soil Maps of Ukraine (1967) [website <http://www.etomesto.ru>].

Від них суттєво різняться землі Куяльницько-Тилігульського межиріччя (рис. 1а), розташованого на відрогах Подільської Височини, які й започатковують басейн річок Причорномор'я. Належні їм місцевості досить самобутні в біотичному плані, утримуючи в цілому південно-степові риси. Близькими до них є ландшафтно-біотичні комплекси межиріччя Чичиклії–Бугу, проте помітно відрізняючись ознаками належності до більш зволжених північно-степових місцевостей [Solomakha *et al.* 2015; Didukh 2020].

Найбільш вираженою ландшафтною та кліматичною відмінністю характеризуються прибережні райони Сухого Степу, що простягаються від гирла Куяльницького до Дніпро-Бузького лиманів. Це посушливі лесово-низовинні рівнини з малопотужними солонцюватими ґрунтами перехідного типу. Вкриті вони вузьколистою ксерофітною рослинністю на основі тирси і типчаково-ковилкових угруповань із великою часткою ефемерів. Через вплив бризових вітрів взимку в прибережних районах практично відсутній сталий сніговий покрив, що різко ускладнює зимівлю наземних і підземних гризунів. Значно негативним біокліматичним аспектом є літньо-осінній період тривалого бездощів'я (76 діб у 2023 р.), який в умовах безхмарного неба супроводжується надвисокими температурами поверхні ґрунту (+76–81°C) і ранньолітнім вигоранням рослинності [Kryvulchenko 2005].

Геоботанічній та ландшафтній структурі земель між Куяльником і Бугом відповідає їхня ґрунтова типологія (див. рис. 1b). З півдня вона започаткована каштановими варіаціями, які, починаючись від східної околиці Одеси, сягають Миколаєва і далі до Нової Каховки та Перекопу. На північ від смуги каштанових ґрунтів узбережжя і до вододілу Тилігулу–Чичиклії йде потужний масив південних чорноземів. Вище набувають розвитку чорноземи звичайні, окреслені з півночі долиною р. Кодима [Kupchik *et al.* 2010]. Частка оранки території межиріччя складає 63–67 %, зростаючи в зоні південних рівнин до 83%¹. Польові ґрунти схилів полів частково розмиті, з підґрунтям із лесових суглинків, тоді як тальвеги балок зазвичай виповнені наносним ґрунтом із товщиною пласту до 3–4 м [Veselova 2018]. Саме остепнені балки, заліснені схили та заплави річкових долин, займаючи в агроландшафті 9–12% площі, лишаються останніми резерватами дикої біоти. Разом у межах всього Дністровсько-Бузького межиріччя суто природні біотопи складають 51,2 тис. га, які разом із 1,3 млн. га польових площ формують потенційну арену існування фауни, зокрема й сліпаків.

¹ Звіт з питань управління водними ресурсами басейну річок Причорномор'я за 2019 р. <https://u.to/60EzIA>

Матеріал та методи

Матеріалом для цієї роботи послуговували результати багаторічних досліджень біоти степово-польових ландшафтів Одеської та Миколаївської областей протягом 1989–2023 рр., у рамках досліджень паразитоценозів, які проводив автор. Сліпаки не були об'єктом спеціального контролю, проте їх завжди відмічали як компоненти біоти, що є осередком циркуляції збудників зоонозів. В якості матеріалу використано також дані з публікацій.

Методи досліджень базовані на засобах і способах маршрутно-польових обстежень досліджуваної території з метою виявлення складу та оцінки чисельності місцевої теріофауни. Облік місць існування сліпаків проводили по факту фіксації специфічних слідів їх життєдіяльності в вигляді «ланцюжків» чи окремих сліпаковин — ґрунтових викидів із підземних ходів². За відсутності в зоні досліджень інших підземних землеріїв (крота, земляного зайця, сліпачка) виявлені ґрунтові викиди (сліпаковини-кратовини), як спорадичні, так і «ланцюжкові», пов'язували саме з представниками родини Spalacidae.

Місця існування сліпаків автор визначав за характерними викидами ґрунту, через такий спосіб обліку види сліпаків не розрізняються. Межу між видами прийнято за схемою з праці І. Загороднюка з колегами [Zagorodniuk *et al.* 2017]) — по річці Тилігул, і, відповідно, поселення сліпаків на захід від Тилігулу провізорно віднесені до *Spalax (Nannospalax) leucodon*, а на схід від Тилігулу — до *Spalax zemni* (нерідко перший вид відносять до окремого роду *Nannospalax* [Korobchenko & Zagorodniuk 2009]). Через відсутність потреб отримання біологічного матеріалу відловів цих тварин чи розкопувань їх нір автор не проводив, лише оцінював свіжість, довжину і конфігурацію порийів. Останні відмічали на картах, з позначенням типу біотопу, характеру ґрунту і стану рослинності. Неодноразово розглядали й кісткові рештки сліпаків, переважно підібраних поблизу гнізд хижих птахів, декілька разів оглядали й трупи цих гризунів, здобутих власниками городів, або збитих автотранспортом.

Сучасні та давні картографічні дані щодо місцезнаходжень сліпаків, особливостей локальної орографії, пересічних і абсолютних висот місцевості фіксували на основі можливостей геопорталу Gis Map Server³. Для детального картографування маршрутів та місць візуальної фіксації викидів у полях використовували кроссплатформену геоінформаційну систему QGIS ver. 3.32.3⁴ (додаток SAGA GIS 7.8.2). Ландшафти досліджуваних місцевостей ідентифікували за Єдиною класифікацією природних і антропогенно змінених ландшафтних комплексів [Sorokina 2019], біотопи — відповідно до класифікаційної схеми біотопів МСОП⁵, оселища — за класифікацією EUNIS [Onyshchenko 2016].

Накопичені облікові дані піддавали стандартному статистичному групуванню в поєднанні з показниками загально-екологічних характеристик обстежених ділянок місцевості. Отримані результати порівнювали з літературними даними для виявлення можливих змін ареалів та чисельності сліпаків під впливом агрогенних чи кліматичних чинників. Узагальнені результати багаторічних досліджень, піддані аналітичному розгляду з метою встановлення можливих ландшафтно-біотопних, ґрунтово-залежних та інших залежностей просторового поширення сліпаків, виявилися територіально неоднорідними. Явно недостатні обсяги досліджень Придністровсько-Кучурганського межиріччя (7 обліків) та рівнин Бузько-Дніпровського Пониззя (14 обліків) спричинили необхідність звуження території дослідження до меж Куяльницько-Бузького межиріччя (109 обліків). Сам аналіз виявився складним через великий обсяг матеріалів та їх стаціонально-сезонну різність. Окрему проблему являла відсутність точних геолокацій для обліків до 2010 р., коли фіксацію виявлених місць існування сліпаків позначали на паперових картах різного масштабу.

² Див: Коробченко, М. 2008. Ґрунтовиносна діяльність ссавців-землеріїв фауни України і можливість визначення видів за слідами життєдіяльності. *Молодь і поступ біології: Матеріали IV конф.* Львів, 259–260.

³ GIS Map Server: <http://globalgis.com.ua/products>

⁴ QGIS Desktop: <https://www.qgis.org/uk/site/about/features.html>

⁵ IUCN Habitats Classification Scheme (Version 3.0). https://u.to/_kAZLA

Результати досліджень

Картографічно поєднавши результати узагальнюючого аналізу різно-річних даних щодо місць знаходження ґрунтових викидів сліпаків (рис. 2) стало зрозуміло, що їх просторовий розподіл проявляє певну територіальну, ландшафтно-біотопну та ґрунтово-стаціональну «прив'язку» до окремих місцевостей. Ландшафтно-територіальна специфіка останніх у межах Куяльницько-Бузького межиріччя демонструє дві основні залежності: а) місця локально-щільної присутності сліпаковин у природних біотопах річкових долин та їх притокових балок; б) одиничні, просторово розосереджені польові місцезнаходження «ланцюжків» сліпаковин в агроландшафті.

Сезонна оцінка показників обліку свіжих ґрунтових викидів сліпаків вказує на два періоди значної річкової активності — весняний (квітень–травень) та осінній (жовтень–листопад). При цьому, кількість викидів та довжина створених ними ланцюжків різко відмінні за біотопами. Так, у полях (озимина та засіяна оранка) такі ланцюжки — довгі, від 32,6 м до 109,2 м. Кількість сліпаковин — від 29,3 до 76,0, розташування частіше лінійне, іноді звивисте. Підземні ходи сліпаків у полях явно неглибокі; навіть на ділянках мало-профільних південних чорноземів (до 25–30 см) поблизу Одеси сліпаковини не мають ознак присутності глинистого чи піщаного підґрунтя або камінців.

У балках і долинах ланцюжки сліпаковин завжди виражено короткі — до 3–7 м, сформовані з 3–5 викидів ґрунту. Балкові осередки існування сліпаків відрізняє обмежена площа (до 0,1 га) з ознаками біогенної деструкції поверхні. Проте, за сезонним проявом вони більш стабільні, зустрічаються майже цілорічно, часто взимку. Упродовж осінньо-зимово-весняних сезонів останніх років свіжі сліпаковини в долині Тилігулу є звичайними (рис. 3). Їх відрізняють насиченість зволоженого ґрунту органікою та неглибокі кормові галереї, сформовані у межах невеликої ділянки лучної рослинності (ділянка на фото — 32x26 м). Виразна стаціональна обмеженість річкової активності сліпаків у річковій заплаві зумовлена їхнім високим кормовим потенціалом та значним просторовим розосередженням цих гризунів.

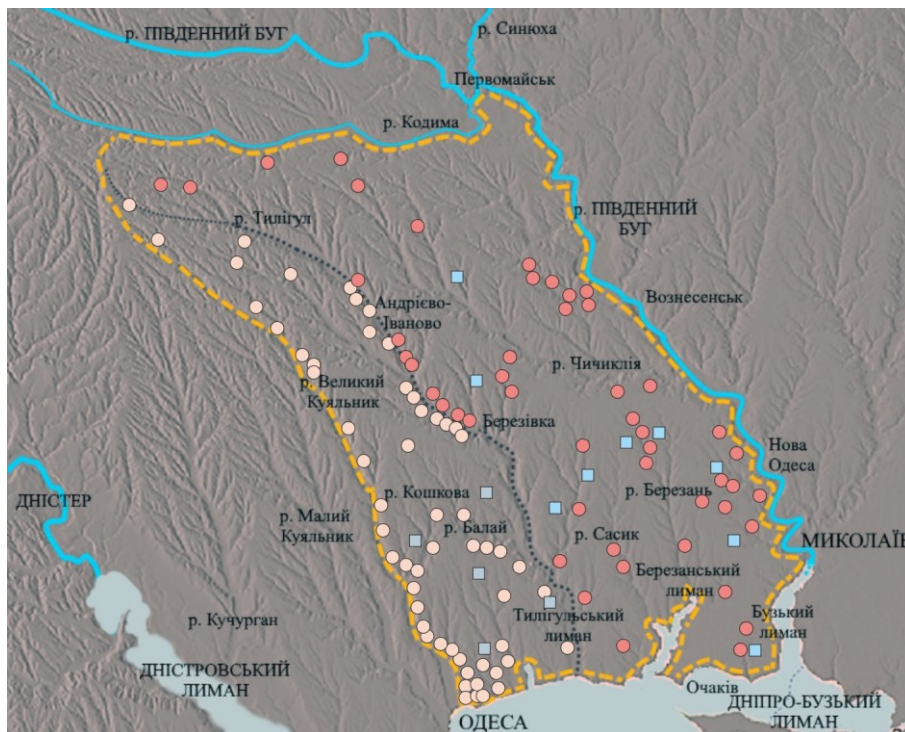


Рис. 2. Місцезнаходження сліпаків у Куяльницько-Бузькому межиріччі.

Позначення:

жовті й рожеві кола — давні місця знахідок, відомі протягом 1989–2014 рр. (чимало дотепер),

блакитні квадрати точки — нові знахідки, виявлені після 2015 р. (2015–2023 рр.);

пунктир — долина р. Тилігул, що розділяє ареали *S. leucodon* та *S. zemni*.

Fig. 2. Location of mole rats in the Kuialnik–Bug interfluvium for 1989–2023. Designation: yellow and pink circles—long-existing locations known in 1989–2014 (a lot of them are still known today), blue squares—newest records discovered after 2015 (2015–2023); dotted line marks the Tytiligul River as the boundary of the ranges *S. leucodon* and *S. zemni*.



Рис. 3. «Свіжі» викиди сліпаків на фоні лучної рослинності уздовж межі надзаплавної тераси правого берега долини Тилігулу (ареал *Spalax zemni*), за 2 км на північ від села Зброжківка Березівського р-ну Одеської обл. Фото В. Лисогорського, 3 грудня 2023 р.

Fig. 3. 'Fresh' emissions by mole rats on the background of meadow vegetation along the border of the terrace above the floodplain on the right bank of the Tylihul valley (range of *Spalax zemni*), 2 km north of the village of Zbrozhkivka, Berezivka Raion, Odesa Oblast. Photo by V. Lysogorsky, December 3, 2023.

Виконаний для всього Куяльницько-Бузького межиріччя картографічний матеріал включає багаторазово фіксовані (у різні роки) місця рийної активності сліпаків, що свідчить про їхню консервативність у виборі оселищ. Зокрема, окрім трьох ділянок зникнення сліпаковин (у 1997–2007 рр.), всі інші місця давніх поселень, що періодично перевіряються автором, відрізняються сталим існуванням протягом останніх десятиріч (таких 26; окремі повторні огляди проводили через 10–14 років). Мали місце випадки періодичної відсутності викидів упродовж одного–трьох років, зокрема в Аджигольській балці (с. Красне Парутино Очаківського р-ну Миколаївської обл.), Стадній Балці (Березівський р-н Одеської обл.) та в полях біля с. Широкий Лан (Миколаївський р-н Миколаївської обл.).

«Свіжі» ґрунтові викиди сліпаків у ділянках їх сталого існування зазвичай з'являються близько до минулорічних, не віддаляючись від останніх більше 30–50 м у долинах і балках, але в полях вони частіше віддалені на значні відстані — 300–400 м. Хоча довготривалі репери для фіксації різнорічних точок появи сліпаковин у полях майже відсутні, проте було декілька випадків точного обліку відстані завдяки орієнтації на окремі дерева, опори ЛЕП, колодязі тощо, яка складала 160–310 м. Максимальне віддалення в 411 м (по прямій) від останнього минулорічного викиду фіксували восени 2019 р. на полях північно-східної околиці села Основа Березівського району Одеської обл.⁶

За межами стаціонарно-багаторічних місць існування сліпаків у полях виявлено й 23 випадки ніби спонтанної появи «ланцюжків» порийів, розташованих за 7–18 км від найближчих відомих в минулі роки осередків існування сліпаків. Їх можна сприймати як нові і, відповідно, як свідчення розселення сліпаків із якихось «маточних» поселень. Проте в умовах відсутності системного контролю території вірогідною причиною виявлення таких «нових» місцезнаходжень є передусім відсутність інформації про поширення сліпаків у попередні роки.

Більш звичайним є внутрішньо-долинні переміщення осередків існування сліпаків та їх періодична поява у ділянках тривалої відсутності. Особливо виражена така «маневреність» сліпаків у городах сільських населених пунктів, де місцеве населення жорстоко переслідує землеріїв через їх шкоду потравами картоплі та моркви. В окремих селах чи їх частинах, городи яких виходять до річкової заплави Тилігулу, місцеві жителі взагалі не саджають картоплю та коренеплоди. Так, жителі сіл Чижеве та Михайло-Олександрівка Березівського району Одеської обл. на місцевому базарі є основними «споживачами» різних комерційних засобів боротьби зі сліпаками, які дають лише короткочасний (до року) ефект.

Загалом, картографічні оцінки структури місцезнаходжень сліпаків на території Куяльницько-Бузького межиріччя за останні 34 роки демонструють, що загальна картина поширення цих землеріїв не набула особливих змін. Це свідчить про оселищну консервативність цих землеріїв та відносну сталість умов досліджуваної території як аргументу їх існування.

⁶ Звідси походить один із найдавніших колекційних зразків *S. zemni*, 28.07.1925 [Zagorodniuk et al. 2017].

Ландшафтно-територіальний розподіл місцезнаходжень

Розподіл місцезнаходжень обох типів — польових і долинно-балкових — нерівномірний. Загалом сліпаки присутні по всій території межиріччя — від Бугу на сході до Куяльника на заході та долини Кодими на півночі. Спорадичні польові поселення, локалізуючись уздовж лиманів, сягають морського узбережжя. Водночас, із півдня на північ, по мірі зростання висот місцевості та розчленованості поверхні, просторова специфіка місцезнаходжень сліпаків нівелюється, що може свідчити про оптимізацію умов їх існування.

Меридіонально також спостерігається наростання кількості фіксованих місцезнаходжень сліпаків у південно-західному напрямку — від Південного Бугу в сторону м. Одеса. Простежується їх концентрація в долинах Середнього Тилігулу і вершини Великого Куяльника. Досить ущільненими є й польові місцезнаходження на східних околицях Одеси, які продовжують надлимансько-куяльницьку смугу субареалу до морського узбережжя. Окрім цього, багаторічні, дрібно-локальні місцезнаходження сліпаків присутні в балках — притоках малих річок Сасик, Царигол, Тартакай, Балай і Кошкова. Це можуть бути як реліктово-залишкові поселення з часів існування цілинних степів, так і ситуаційно-вимушені вторинні поселення наявного часу. Незалежно від генезису, вони слугують ключовими резерватами виду в масивах польового агроландшафту, забезпечуючи заселення найближчих полів.

Таким чином, сучасний розподіл місцезнаходжень сліпаків у межах рівнинного масиву Південно-Степового агроландшафту є мозаїчним, що стало результатом глибокої антропогенної трансформації території та ліквідації природної арени існування степових тварин. Проте, спричинений агрогенним чинником перерозподіл залишкових поселень свідчить про здатність спеціалізованих стенобіонтів до швидкої адаптації та виживання в умовах мозаїчного і навіть суцільного агроландшафту. Так, місцевості Куяльницько-Бузького межиріччя нині містять просторово розосереджені та явно ізольовані місцезнаходження сліпаків, пов'язані переважно з суцільним польовим ландшафтом. Водночас, збереглися й поселення сліпаків у межах річкових долин і належних їм притоків балок. Все це вказує на важливу первинно-резерватну значимість внутрішньо-долинних і балкових осередків виду, сімейні групи яких успішно реалізують середовищні переваги у розмноженні та підтримують мікропопуляційні процеси в навколишньому агроландшафті.

Загалом, наявна структура дрібно-спорадичного поширення сліпаків у полях вододільних рівнин, на фоні їх сталої присутності в лучно-долинних біотопах, демонструє виражену первинну залежність цих землеріїв від гідроморфних площ Степової зони. Останні відіграють резерватну роль і разом із мережею притоків балок й досі слугують магістральними екокоридорами для поширення землеріїв. Певно, що в кліматично інших частинах України біотопічна структура основних місцезнаходжень сліпаків буде відрізнятися відсутністю залежності до гідроморфних ландшафтів. Наприклад, у північних, більш зволжених (до 560 мм річних опадів) місцевостях Побужжя, просторовий розподіл їхніх поселень втрачає залежність від гідроморфних біотопів.

Опираючись на літературні дані та деякий обсяг власних матеріалів щодо обліку сліпаківих місцезнаходжень у Придністров'ї, автор вважає, що їхня просторова структура близька до аналогів Куяльницько-Тилігульського межиріччя. Закономірності ж поширення сліпаків у землях Бузько-Дніпровського Пониззя мають спірні оцінки. По перше вони зовсім рідкісні, тяжіють до вільних від підросу дубових лісосмуг і заплавних полів. Так, хоча викиди сліпаків присутні в рівнинних полях Інгуло-Інгулецького і особливо Інгулецько-Дніпровського межиріччя, основна частка їх постійної фіксації все ж пов'язана з долинами Висуні та Інгульця. Найчастіше повідомляють про шкідництво сліпаків на городах жителі сіл, розташованих у пониззі Інгульця. Проте поля Інгулецької зрошувальної системи (ІЗС), розташовані в межах вододільних рівнин Нижнього Подніпров'я, практично не заселені сліпаками. Немає й даних щодо їхньої присутності на рівнинах між Снігурівкою та Херсоном у минулому (вони мають лише загальний характер). Тому не зрозуміло, чи це первинне явище, чи вторинне, зумовлене агрогенним перетворенням земель, що увійшли до складу ІЗС.

Чисельність та щільність

Чисельність та щільність місцезнаходжень сліпаків автор оцінював за слідами рийної діяльності та їх екстраполяцією на територію всього Куяльницько-Бузького межиріччя. Сумарно чисельність складає 321 поселень, або 0,024 місцезнаходження/100 га. Для польового ландшафту показник близький до вказаних значень, проте для мозаїчного агроландшафту горбисто-балкових місцевостей він на порядок вищий. Ще вищий він для біотопів заплавно-терасових ділянок долин і балок у межах водозбору Тилігулу та Великого Куяльнику, сягаючи там місцями до 18,0 місцезнаходжень/100 га. Водночас, саме для долинно-балкової мережі сліпакових комунікацій їх розмежування для виявлення хоча б орієнтовних меж уособлених чи індивідуальних ділянок цих виражено солітарних тварин, украй проблемне.

Найвища щільність місцезнаходжень сліпаків характерна для лучних біотопів заплави і берегової тераси р. Тилігул в її середній течії, від м. Березівка до с. Андрієво-Іванове (36 км). Ознаки риючої активності сліпаків зустрічаються з обох берегів (табл. 1). Для нині залісненої долини Південного Бугу (правий берег) кількість місцезнаходжень менша, 0,68/100 га. При злитті долини Чартали [Чорталки] (ширина 4,8 км) з правобережною рівниною бузької заплави сформована унікальна дрібно-мозаїчна структура схилово-заліснених, схилово-польових, заплавно-польових, лучно-заплавних і лучно-болотяних та суто степових ділянок. У цій місцевості щільність місцезнаходжень перевищує 8,23/100 га; у майже безлюдній долині Чорталки на лучних ділянках та сусідніх полях вона нижча — 5,1–6,8/100 га. Присутність свіжих сліпаковин регулярно відмічена у заплавних полях долини Бакшали, Тилігулу та Куяльнику, проте сезонна періодичність їх появи вказує на непостійність таких поселень.

Осередки існування сліпаків у долині Куяльнику були значно деградовані внаслідок меліорації заплави у 1978–1981 рр., зокрема біля сс. Михайлополь та Северинівка, і тому тут щільність місцезнаходжень не перевищує 0,72 /100 га. Проте поряд із долиною Куяльника, у межах водозбору р. Балай (басейн Тилігулу) щільність місцезнаходжень сліпаків поблизу с. Павлінка досить велика — 3,94/100 га. Суттєва кількість сліпакових оселищ у посушливій наддолинній рівнині може свідчити про більшу заселеність цими гризунами всієї цієї долини у період до початку її меліорації в недавньому минулому.

Значні частини території Куяльницько-Бузького межиріччя взагалі не мають ознак існування сліпаків. У першу чергу це стосується недостатньо обстежених ділянок агроландшафту між річками Сасик і Березань, майже безлюдних полів між Тилігулом і Чичиклією та польового «трикутника» між Бакшалою, Південним Бугом і Чичиклією. Украй мозаїчними, з великими «плямами» відсутності сліпаковин є північні місцевості верхів'їв Чичиклії, так і сухо-степових рівнин Очаківського району. Розрахункові показники щільності їх польових місцезнаходжень у цих місцевостях не перевищують 0,009/100 га (див. табл. 1). Рідкісними також є ознаки життєдіяльності сліпаків у балках із вапняковими відслоненнями та щебенистими схилами, що характерні для всього межиріччя. Явно виражене й уникнення солонців і солончаків та яружно-ерозійних площ, ставкових вершин тощо.

Відкритим лишається питання щодо реалій поширення сліпаків на перелогах, які в процесі досліджень автору не траплялись. Настільки точно це відповідає реаліям, оцінити важко. Певно, що в цьому відношенні стримуючу роль відіграє фактор неповного обліку території досліджень та фактор ускладненого обліку сліпаковин в умовах забур'янених полів. Проте, частий облік сліпаковин у ділянках сінокосів і пасовищ, а також у просвітлених стиглих і задернованих лісосмугах свідчить про достатні можливості обліку в перелогах. Та все ж, упродовж 90-х років при щорічних польових дослідженнях мишовидних гризунів перелогів Миколаївської обл. (від м. Веселинове до північної межі Казанківського району) жодного разу ознак присутності сліпаків у масивах польових бур'янів не знаходили. Проте на сусідніх ораних полях, у лісосмугах і балках сліпаковини були досить звичайними.

Спроби перерахунку щільності сліпаковин на щільність самих тварин виявилися неефективними через відсутність даних про кількість особин у межах поселень. Судячи з незначної кількості сліпаків, яких щорічно здобувають на сільських городах, їх орієнтовна щільність у

цих стаціях не перевищує 26 особин/100 га. Насправді просторова структура розміщення підземних мереж сліпаків у сільських городах укр. хаотична, і їхня чисельність залежить від неспокою зі сторони людини, складу городини, рівня ґрунтових вод тощо.

У просторово окреслених межах балкових місцезнаходжень (площею 0,5–2,5 га) облік за сліпаковинами є нескладним. Кожне з них, судячи з розподілу викидів землі, є ізольованим від інших, з чисельністю сліпаків 2,2–5,1 особин на одне поселення.

Найскладнішими для оцінки чисельності є заплавно-терасові смуги лучної та остепненої рослинності, спорадично вкриті давніми й свіжими сліпаковинами. Подібні ділянки існування землеріїв характерні для обох берегів Тилігулу, Великого Куяльнику і деяких прилиманських балок. Встановити в цій мозаїці поодиначних сліпаковин хоча б орієнтовні межі індивідуальних ділянок чи поселень неможливо.

Заселені сліпаками заплавно-терасові площі річкових долин давно освоєні людиною.

Таблиця 1. Оцінки чисельності сліпаків в окремих місцезнаходженнях регіону

Table 1. Estimates of the population numbers of mole rats in some locations of the region

Видова належність	Місцевість, біотоп	Ряснота
<i>Nannospalax leucodon</i>	лучні біотопи заплави і берегової тераси р. Тилігул в її середній течії — від м. Березівка до с. Андрієво-Іванове	за поріями: від 1,82 до 12,1 місцезнаходжень на 100 га долини
<i>idem</i>	долина Куяльнику після меліорації заплави біля сс. Михайлополь та Северинівка	щільність не перевищує 0,72 місцезнаходжень /100 га.
<i>idem</i>	водозбір р. Балай (басейн Тилігульського лиману), поблизу село Павлінка	щільність місцезнаходжень 3,94/100 га
обидва види	сумарно по всьому Куяльницько-Тилігульському межиріччю	321 поселення, в середньому 0,024 місцезнаходження/100 га; для польового ландшафту показник подібний, для горбисто-балкових місцевостей на порядок вищий
обидва види	балкові місцезнаходження площею 0,5–2,5 га, кожне з яких є ізольованим поселенням	розрахункова чисельність — від 2,2 до 5,1 особин на одне поселення
обидва види	на обох берегах Тилігулу, Куяльнику і прилиманських балок, заплавно-терасові смуги лучної та остепненої рослинності	звичайно є, але обліки провести неможливо через неоднозначні межі індивідуальних ділянок
<i>Spalax zemni</i>	заліснена долина Бугу (правий берег)	0,68 місцезнаходжень на 100 га (за поріями)
<i>idem</i>	північні місцевості верхів'їв Чичиклії та сухостепових рівнин Очаківського району	≤ 0,009 особин на 100 га (тобто до 1 ос. на 100 кв. км)
<i>idem</i>	При злитті долин Чорталки та Бугу, схилово-заліснені, схилово-польові, заплавно-польові, лучно-заплавні, лучно-болотні й степові ділянки	місцезнаходжень > 8,23/100 га; у долині Чорталки на лучних ділянках та сусідніх полях — 5,1–6,8/100 га.
<i>idem</i>	Миколаївська обл., від м. Веселинове до північної межі Казанківського р-ну, на перелозах, забур'яненних полях	не відмічено (можливий недооблік), проте в сусідніх ораних полях, у лісосмугах і балках сліпаковини звичайні
<i>idem</i>	поля з розмивами, біля Бугу, окол. с. Кирички Миколаївського р-ну (на супутникових знімках)	численні підземні мережі на ділянках полів, підданих розмиву
<i>idem</i>	різні райони, городи і заплавно-терасові площі річкових долин, освоєні людиною; верхня частина долин Тилігулу, Бакшали, Цариголу, Сасику та Березані	за здобуванням місцевими городниками — до 26 особин/100 га



Рис. 4. Сліди існування сліпаків у межах лівобережного краю заплави Тилігулу та частково на городах села Михайло-Олександрівка Березівського р-ну, на основі вебсайту <https://www.google.com>.

Fig. 4. Traces of the existence of mole rats within the left-bank edge of the Tyligul floodplain and partially in the gardens of the village of Mykhailo-Oleksandrivka, Berezivka Raion, based on website <https://www.google.com>.



Рис. 5. Мережа підземних ходів сліпаків у лесовому підґрунті полів на північ від села Кирнички Миколаївського району (Миколаївської обл.), з вебсайту <https://www.google.com>.

Fig. 5. Network of underground passages of mole rats in the loess subsoil of fields north of the village of Kyrnychky, Mykolayiv Raion (Mykolayiv Oblast), based on <https://www.google.com>

Верхня частина долин Тилігулу, Бакшали, Цариголу, Сасику та Березані являє собою місця концентрації сільських населених пунктів, города яких охоплюють значні ділянки заплави. Відповідно, левади та города сільських жителів із цих населених пунктів навесні та влітку стають важливими кормовими стаціями сліпаків, що мешкають у притерасових ділянках заплави (рис. 4). Останні утримують значимість як основні відтворювальні осередки, забезпечуючи щорічне витіснення молодняку на периферію та спричиняючи цим відомі всім ранньосінні «рейди» сліпаків на посадки картоплі.

Якщо для заплавно-долинних місцезнаходжень сліпаків практично неможливо орієнтуватися на структуру індивідуальних чи сімейних поселень, то окреслення меж і підрахунок польових поселень є більш результативними. Окремі, просторово ізольовані групи сліпаковин, як давніх, так і «свіжих», у такому разі сприймаються в якості окремого поселення. Проте, при дрібно-локальному картографуванні підземних мереж сліпаків на ділянках полів, підданих розмиву, виявляється, що й ці комунікації набагато складніші (рис. 5). Тому, оцінки меж (і площі) індивідуальних ділянок сліпаків за фактом обліку поверхневих викидів ґрунту є однаково сумнівними для природних, так і для польових місцезнаходжень.

Подібні ділянки тривалого існування сліпаків простежуються і на прибузьких полях, зокрема біля с. Кирнички Миколаївського р-ну. Чисельні підземні комунікації сліпаків по мірі поверхневого розмиву ґрунтів добре помітні на супутникових знімках (див. рис. 5). Кількість і щільність норових утворень сліпаків при цьому явно більша, чим це показують обліки за викидами ґрунту. Структура розміщення окремих індивідуальних підземних оселищ сліпаків даного поля подібна до системи розосереджених нір у локально-балкових поселеннях ховрахів [Lobkov 1999]. Проте, спроби окреслити в межах цих поселень центральну та периферійну зони, як це пропонував Н. Наумов [Naumov 1971], були безуспішними.

Стаціональний розподіл

Стаціональний розподіл місцезнаходжень сліпаків у межах досліджуваного межиріччя чітко не виражений, що цілком закономірно для землеріїв, простежити переміщення яких навіть у поле-степових стаціях украй важко. Опираючись на узагальнений аналіз сезонної й стаціональної фіксації викидів та на дані з літератури [Novak 1999], можна вказати на безперечну наявність внутрішньо-стаціональних переміщень сліпаків. Причинами їх виникнення вірогідно є сезонні зміни кормових і захисних умов певних стацій. Проте прямих підтверджень міжстаціональних переміщень сліпаків в окреслених межах окремих поселень (особин або сімейних груп) автором не отримано.

Стаціональна структура слідів ріючої активності сліпаків має такий розподіл:

- а) лучно-заплавні стації річкових долин (35%);
- б) балкові суходільно-тальвегові стації (11%);
- в) польові угіддя (37%) поєднують два типи стацій, у т.ч. — посіви озимини (33%) та давня оранка й «свіжі» закотковані посіви ярих культур (4%);
- г) цілинно-степові (9%);
- д) урбанізовані стації — городи, сільські околиці, вигони, левади тощо (11%);
- е) придорожні стації уздовж автотраси і трав'янисті ділянки уздовж залізничних насипів (4%);
- є) польові лісосмуги та сади (3%).

Настільки вказаний розподіл є репрезентативним щодо стаціональної переваги сліпаків у межах наявних ландшафтних умов Степової зони, вказати важко. Явно, що в його формуванні дійсно присутній фактор ландшафтно-залежності (лучні ділянки), так і фактор специфіки місця обліку (поле, сінокоси тощо). Зрозуміло, що першочергово і найбільш повно обліковуються ґрунтові викиди (як ознаки поселення сліпаків) у придорожніх відкритих полях (посіви озимини). Часто обліком покривають лише вказані жителями викиди на сільських городах і околицях населених пунктів, «ланцюжки» викидів поблизу доріг і залізничних колій. Сліпаківини в лісосмугах, на випасах і сінокосах виявляють переважно при системних дослідженнях, коли дослідники упродовж декількох років контролюють ці біотопи.

Реальна ж біотопна структура облікованих місцезнаходжень сліпаків, особливо в агроландшафті, в значній мірі носить змішаний характер. Найчастіше сліпаківини розміщені на стику балки й поля, по краям лучних стацій та ораних ділянок заплави, уздовж країв поля й лісосмуги. Жодного разу не виявляли присутності сліпаків у ярах, солонцях й солончаках, у болотистих, постійно зволжених і періодично затоплених ділянках річкових заплав, у масивах штучних лісонасаджень, на прибережній літоралі моря та лиманів. Українські (три випадки) сліди викидів — уздовж схилів суходільних балок із вапняковими відслоненнями. На лесових схилах річкових долин ознаки присутності сліпаків зустрічаються часто, в т.ч. на давній оранці схилівих полів й по краях лісосмуг. Явна сезонна залежність появи викидів сліпаків характерна для оранки, де сліпаківини з'являються навесні та восени після посіву ярових чи озимих культур та їх обробки котками. Для свіжої оранки чи недавно дискованих ділянок присутність викидів не фіксована. У мозаїчному агроландшафті вираженої сезонно-стаціональної залежності чи певної стаціональної вибірковості сліпаків окремо до цілинно-степових або окремо до польових біотопів не виявлено.

Щодо оселищної консервативності місцезнаходжень сліпаків, то найбільш стійка стаціонарність місць існування з наявністю різно-сезонних викидів характерна для балкових, дрібних за площею (до 0,15 га) поселень. Їх розташування чітко пов'язане з конусами винесення в тальвегах балок, сформованих із притокових відгалужень. Поверхня таких ділянок цілорічно суцільно вкрита давніми та «свіжими» викидами сліпаків (рис. 6 а–б).

Настільки стала стаціональна і цілорічно активна ріюча діяльність сліпаків у балково-тальвегових оселищах правого борту долини річки Балай (рис. 6), які за словами місцевих пастухів були присутні тут завжди, безперечно свідчить про унікальне поєднання кормових, захисних і ґрунтових умов подібних ділянок. Показово, що мешканці балкових осередків майже не створюють сліпаківин у сусідніх полях, тобто їм достатньо кормів у межах настільки обмеженого і давно освоєного стаціонального простору. Водночас, для цих осередків характерна майже повна відсутність «ланцюжків». Всі «свіжі», хаотично розташовані викиди мають поодинокий прояв, проте вони цілорічно виражені. Рівномірна ріюча активність відображає значні енергетичні потреби сліпаків, які покриваються за рахунок нативних кормів, а не запасів. При використанні запасів ріюча активність практично припиняється.

Аналогічний рівномірний за сезонами прояв кількісно обмежених ґрунтових викидів (1–3–5) на ділянці лучної рослинності площею до 0,25 га є типовим для долинних місцезнаходжень сліпаків (рис. 7). Їх викиди мають спорадичний характер по всій долині — в лучній заплаві, на сільських городах, полях перших надзаплавних терас, сінокосах.

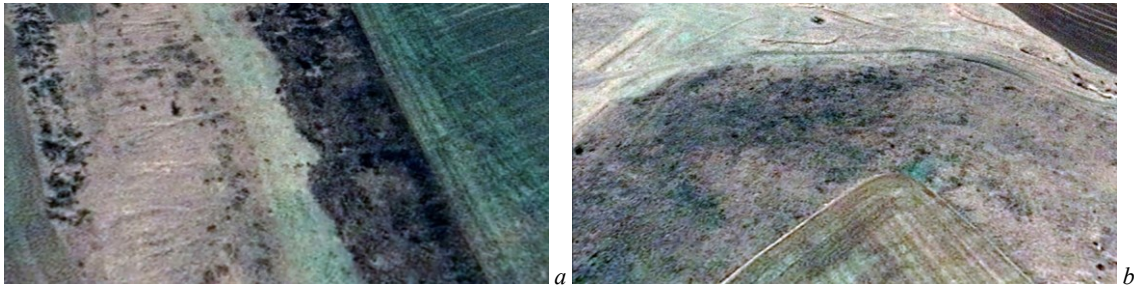


Рис. 6. Багаторічні місця присутності сліпаків на конусах винесення в тальвегу притокової балки (правої) при її поєднанні з нині ораною заплавою малої річки Балай; (а) місце верхньої біфуркації балки; (б) місце виходу балки в долину річки Балай.

Fig. 6. Perennial places of presence of mole rats on the cones of removal into the thalweg of the tributary gully (right) when it is combined with the now ploughed floodplain of the small river Balai; (a) the place of the upper bifurcation of the beams; (b) the place of the exit of the beam into the valley of the Balai River.

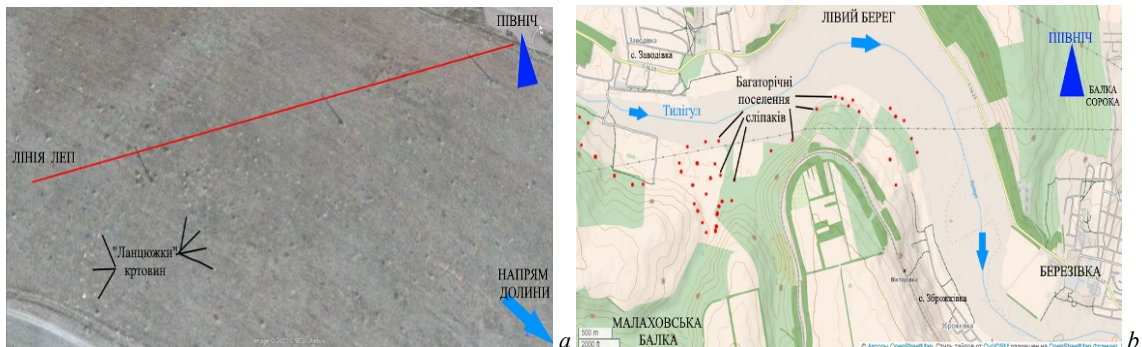


Рис. 7 (а–б). Літні «ланцюжки» кротовин сліпаків у правобережній частині заплави Тилигулу на північ від села Зброжківка: (а) ГІС-фото заплави (на основі веб-сайту <https://www.google.com>); (б) ділянка долини Тилигулу на основі даних OpenStreetMap, <https://www.openstreetmap.org/#map=14/47.2121/30.856>.

Fig. 7 (a–b). ‘Chains’ of mole rats in the right-bank part of the Tylihul floodplain north of the village of Zbrozhkivka: (a) GIS-photo of the floodplain (based on website <https://www.google.com>); (b) a section of the Tiligul valley (based on OpenStreetMap data, <https://www.openstreetmap.org/#map=14/47.2121/30.856>).

Так, досить «свіжі» кротовини, фіксовані влітку 2023 р. у правобережній заплаві Тилигулу напроти села Заводівка (рис. 7 а), зберігають характер коротких ланцюжків із 2–5 викидів ґрунту. Майже ідентичні їм за кількістю викидів (3–4) й ранньо-зимові ланцюги, виявлені на початку грудня 2023 р. у лучних ділянках першої надзаплавної тераси (рис. 7 б). Проте, багаторічне спостереження за вказаними ділянками існування сліпаків свідчить про відсутність переходів сліпаків із лучних стацій заплави в сусідні поля. Таким чином, лучно-степові біотопи на стику заплави/берегової тераси за кормовими та стаціонарними умовами є цілорічно повноцінними для сліпаків. Вони дозволяють під час посухи освоювати кормові запаси в частково зволжених ґрунтах заплави і уникати небезпеки її паводкового затоплення взимку-навесні шляхом переміщення до більш вищих ділянок берегового схилу.

Обговорення

Північно-Західне Причорномор'я лишається важливою ареною існування представників родини Spalacidae. Останні, будучи максимально спеціалізованими стенотопами відкритих ландшафтів і водночас яскравими представниками групи солітарних тварин, зуміли утримати свою присутність у причорноморських степах в умовах їх суцільної польової трансформації. Безперечно, що саме фактори просторової розосередженості та нечисленності сліпаків нівелювали пряме переслідування їх людиною.

Згідно з літературними даними [Korobchenko & Zagorodniuk 2009; Zagorodniuk *et al.* 2017], територія Куяльницько-Бузького межиріччя поєднує субареали мінімум двох видів сліпаків (подільського та понтичного). Їх представники володіють багатьма спільними рисами, проте мають певні морфологічні та екологічні відмінності. Спроби виявити специфіку екоформ за стаціональним розподілом і тяжінням місцезнаходжень сліпаків до польових чи лучних біотопів, не мали успіху. Водночас, можливість сусіднього розташування місцезнаходжень різновидових сліпаків із явно різними ландшафтно-біотопними залежностями, лишається не виключеною, особливо для долини Тилігулу.

Загальними рисами сліпаків Куяльницько-Бузького межиріччя є багаторічна стаціонарність поселень і резерватів, пов'язаних переважно з цілинно-степовими дрібно-локальними ділянками в складі мозаїчного агроландшафту. Найбільш виражена ландшафтна, біотопна і ґрунтово-залежна консервативність місць сталого існування сліпаків проявляється до заплавно-річкових ділянок під багатомисливими видами лучно-степовою рослинністю. Присутність сліпаків на таких ділянках свідчить про їхню захисну і кормову оптимальність для цілолітнього існування землерийв. Риуча активність останніх у долинних біотопах рівномірна за сезонами і характеризується лише поодинокими викидами, які також вказують на достатню кормову забезпеченість цих стацій. Таким чином, сліпаки прагнуть використовувати раніше створені підземно-комунікаційні мережі, що не вимагає значної рийної активності.

На відміну від них, комунікаційні мережі, сформовані в полях, піддаються періодичній агрогенній руйнації (оранка, прохід техніки тощо), та й кормність суто польових стацій явно більш динамічна в сезонному плані. З останньою певно й пов'язана різко виражена весняна та осіння фази риучої активності сліпаків у полях, що зумовлені проблемою підвищеного енергозабезпечення в період виведення молодяку та накопиченням передзимових запасів.

Детальний розгляд закономірностей просторової розосередженості місцезнаходжень та їх залежності від гідроморфних біотопів дозволяє погодитися із думкою щодо реальності активності процесів вторинного розселення сліпаків із малих рефугіумів, якими в зоні Степу виступають річкові долини [Korobchenko & Zagorodniuk 2009 та ін.]. Водночас, наявні дані заперечують особливе значення прилиманних цілинно-степових ділянок на межі Одеської та Миколаївської областей як резерватних територій *S. leucodon* і *S. zemni*. Роль подібних резерватів однозначно утримується за долинами річок Великий Куяльник, Тилігул, Царигол, Сасик, Березань і Південний Буг, збереження яких від загрози подальшого антропогенного перетворення є головним засобом охорони сліпаків у межах Південного Степу.

Перспективи подальших досліджень пов'язані з деталізацією обліку місцезнаходжень сліпаків у мозаїчному агроландшафті та водночас чітко спрямовані й на системне вивчення окремих локальних поселень у лучних біотопах долин степових річок. Окрім цього, існують всі умови для проведення генетичного контролю гризунів-землерийв причорноморського Степу та розв'язання давнього питання щодо їх видового складу.

Визнання та подяки

Автор щиро дякує І. Загороднюку за обговорення даних і поради в редагуванні статті. Автор не отримав жодної фінансової підтримки для проведення дослідження та публікацію цієї статті.

References

- Akimov, I. A. (ed.). 2009. *Red Book of Ukraine. Animal World*. Globalconsulting, Kyiv, 1–623. [In Ukrainian]
- Asefa, A., V. Reuber, G. Miede, M. Wondafraash, L. Wraase, [et al.]. 2022. The activity of a subterranean small mammal alters Afroalpine vegetation patterns and is positively affected by livestock grazing. *Basic and Applied Ecology*, **65** (2): 67–76. [CrossRef](#)
- Begall, S., H. Burda, C. E. Schleich (eds). 2007. *Subterranean rodents: news from underground*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, 1–340. [CrossRef](#)
- Brauner, A. A. 1914. *Mammals of the Bessarabian, Kherson and Taurida Provinces*. Odessa, 1–117. [In Russian]
- Coggan, N. V., M. W. Hayward, H. Gibb. 2018. A global database and “state of the field” review of research into ecosystem engineering by land animals. *Journal of Animal Ecology*, **87** (4): 974–994. [CrossRef](#)
- Deak, B., B. Kovacs, Z. Radai, I. Apostolova, A. Kelemen, [et al.]. 2021. Linking environmental heterogeneity and plant diversity: the ecological role of small natural features in homogeneous landscapes. *Science of the Total Environment*, **763**: 144199. [CrossRef](#)
- De Volan, F. P. 2002 (1898). Report on the Geographical and

- Topographical Position of the Province of Ozu or Yedisian, commonly called the Ochakov Steppe, Serving as an Explanation of the Maps and Plans Made by the Imperial Order. *The Legacy of F. P. De Volant*. Astroprint, Odessa, 1–250. [In Russian] <https://u.to/vD4z1A>
- Didukh, Y. P. (ed.). 2020. *Habitats of the Steppe Zone of Ukraine*. DrukART, Kyiv, Chernivtsi, 1–392. [In Ukrainian]
- Heptner, V. H., L. H. Morozova-Turova, V. Y. Tsalkin. 1950. *Harmful and Useful Mammals of the Areas of Field Protection Plantations*. Mosk. Univ. Press, Moskva, 1–452. [In Russian]
- Korobchenko, M., I. Zagorodniuk. 2009. Taxonomy and levels of differentiation in mole rats (Spalacidae) of the fauna of Ukraine and adjacent countries. *Scientific Bulletin of the Uzhhorod University. Series Biology*, **26**: 1–14. [In Ukrainian]
- Korobchenko, M. A., I. V. Zagorodniuk, I. G. Emelyanov. 2010. Underground rodents as life type of mammals. *Proceedings of the National Museum of Natural History*, **8**: 5–32. [In Ukrainian]
- Korobchenko, M. 2012. Variability and diagnostic significance of cranial features of Spalax microphthalmus: comparison with other Spalacidae species from Eastern Europe. *Proceedings of the Theriological School*, **11**: 63–70. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Korobchenko, M. 2016. Evdokia Reshetnyk (1903–1996)—an outstanding figure in the history of academic zoology and ecology in Ukraine. *Proceedings of the National Museum of Natural History*, **14**: 136–146. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Korobchenko, M., I. Zagorodniuk. 2016. Mole rat from Khortytsia in the light of morphological and geographical relations between Spalax zemni and S. microphthalmus. *Proceedings of the Theriological School*, **14**: 85–94. [CrossRef](#)
- Kryvulchenko, A. I. 2005. *Dry Steppes of the Black Sea and Azov Regions: Landscapes, Halogeochimistry, Soil-Subsoil*. Kyiv, 1–345. [In Ukrainian]
- Kupchuk, V. I., V. V. Ivanina, H. I. Nesterov, O. L. Tonkha. 2010. *Soils of Ukraine: Properties, Genesis, Fertility Management*. Kondor, Kyiv, 1–416. [In Ukrainian]
- Lobkov, V. A. 1999. *Speckled Ground Squirrel of the North-Western Black Sea Region: Biology, Functioning of Populations*. Astroprint, Odessa, 1–272. [In Russian]
- Marynych, O. M., P. H. Shyshchenko. 2005. *Physical geography of Ukraine*. Znannia, Kyiv, 1–510. [In Ukrainian]
- Meyer, A. K. 1794. *Narrative, Land Surveying and Natural Description of the Ochakov Land, Contained in Two Reports*. St. Petersburg, 1–203. <https://u.to/oz4z1A> [In Russian]
- Mygulin, O. O. 1938. *Mammals of the Ukrainian SSR (Materials for Fauna)*. Publ. House of Acad. Sci. Ukr. RSR, Kyiv, 1–426. [In Ukrainian]
- Nakonechnyi, I. V. 2007. Temper activity of mammals and its influence on the state of activity of foci of natural infections in agrocenoses of the coastal regions of the Northern Black Sea region. *Bulletin of Luhansk State Pedagogical University*, **16** (132): 50–56. [In Ukrainian]
- Nakonechnyi, I. V., V. V. Serebryakov. 2013. *Pathogens of Natural Focal Infections in the Ecosystems of the South of Ukraine*. Kyiv Taras Shevchenko National University. Kyiv, 1–227. [In Ukrainian]
- Naumov, N. P. 1971. Spatial structures of the mammalian species. *Zoological Journal*, **50** (7): 965–980. [In Russian]
- Nevo, E. 2011. Selection overrules gene flow at ‘Evolution Canyons’, Israel. *Advances in Genetics Research*, **5** (3): 67–89.
- Nevo, E. 2013. Stress, adaptation, and speciation in the evolution of the blind mole rat, Spalax, in Israel. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **66** (2): 515–525. [CrossRef](#)
- Nordmann A. 1840. *Observations sur la Faune Pontique. Mammalia*. E. Bourdin et Cet. Paris, 1–65. (Series: Voyage dans la Russie meridionale et la Crimée; Tom 3).
- Nowak, R. M. 1999. Rodentia: Muridae. In: *Walker's Mammals of the World. Volume 2*. The Johns Hopkins University Press. Baltimore and London, 1344–1616. <https://u.to/1kAz1A>
- Onyshchenko, V. A. 2016. *Habitats of Ukraine According to the EUNIS Classification*. Phytosociocenter, Kyiv, 1–56. [In Ukrainian]
- Pakhomov, O. Ye., O. M. Kunakh, T. M. Konovalova, O. V. Zhukov. 2010. Spatial Organization of the Spalax microphthalmus mole rat pore system. *Ekosystemy, Yikh Optymizatsiia ta Okhrona (Simferopol)*, **2** (21): 106–117. [In Ukrainian] <https://shorturl.at/eKL45>
- Pasichnyk, S. V., G. M. Lysenko, O. M. Fedun, Y. O. Kovgan. 2020. Spatial structure of the population of Nannospalax leucodon (Nordman, 1840) in the South of Ukraine: forage and edaphic aspects. *Environmental Sciences*, **5** (32): 121–127. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Puzanov, I. I. 1938. *Zoogeography*. Moscow, 1–359. [In Russian]
- Reshetnyk, E. 1941. Materialsto study of systematics, geographic distribution and ecology of mole rats (Spalacinae) in the Ukrainian RSR. *Proceedings of the Zoological Museum*, **24**: 23–95. [In Ukrainian]
- Samarsky, S. L. 1965. Materials for the ecology of the mole rat (Spalax leucodon Nordm.). *Terrestrial Vertebrates of Ukraine*. Naukova Dumka, Kyiv, 29–34. [In Ukrainian]
- Shams, I., Avivi A., Nevo E. 2005. Oxygen and carbon dioxide fluctuations in burrows of subterranean blind mole rats indicate tolerance to hypoxic–hypercapnic stresses. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **142** (3): 376–382. [CrossRef](#)
- Sokur, I. T., 1961. *Historical Changes and Uses of Mammalian Fauna of Ukraine*. Publ. House of Acad. Sci. Ukr. RSR, Kyiv, 1–86. [In Ukrainian]
- Solomakhia, I. V., Ye. O. Vorobev, I. I. Moiseienko. 2015. *Vegetation cover of forests and shrubs of the Northern Black Sea region*. Fitosotsiotsentr. Kyiv, 1–387. [In Ukrainian]
- Sorokina, L. Y. 2019. *Unified Classification of Natural and Anthropogenically Modified Landscape Complexes*. Stal, Kyiv, 1–105. [In Ukrainian] <https://u.to/pEAz1A>
- Topachevsky, V. A. 1969. *Mole Rats (Spalacidae)*. Nauka Press, Leningrad, 1–248. (Series: Fauna of USSR; Vol. 3; Is. 3). [In Russian]
- Valkó, O., A. Kelemen, O. Kiss, B. Deák. 2022. Patch and matrix characteristics determine the outcome of ecosystem engineering by mole rats in dry grasslands. *Peer J*, **10**: e14582. [CrossRef](#)
- Veselova, O. A. 2017. Factors of origin, functioning and degradation of the soil cover of the Northern Black Sea Region in the spectra of ecological and geomorphological problems of the region. *Scientific Bulletin of Kherson State University. Series Geographical Sciences*, **6**: 121–126. [In Ukrainian] <https://u.to/iUAz1A>
- Zimmermann, Z., G. Szabó, A. I. Csathó, [et al.]. 2014. The impact of the lesser blind mole rat (Nannospalax (superspecies leucodon)) on the species composition and diversity of a loess steppe in Hungary. *Applied Ecology and Environmental Research*, **12** (2): 577–588. [CrossRef](#)
- 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. [In Ukrainian] [CrossRef](#)



SPECIES DISTRIBUTION MODELLING OF THE YELLOW-NECKED MOUSE, *SYLVAEMUS TAURICUS*, WITH SPECIAL REFERENCE TO UKRAINE

Volodymyr Tytar , Olena Lashkova , Igor Dzeverin , Iryna Kozynenko

Key words

Sylvaemus tauricus, species
distribution modelling, Ukraine

doi

<http://doi.org/10.53452/TU2613>

Article info

submitted 29.07.2023

revised 05.10.2023

accepted 30.12.2023

Language

English, Ukrainian summary

Affiliations

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

Correspondence

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

Abstract

Rodents are essential components of many terrestrial ecosystems and have several beneficial activities in nature, such as soil aeration and insect control, however, rodents are also sources of zoonotic pathogens. As pests they are known to be reservoirs of tick-borne zoonotic infections of viral, bacterial and protozoan origin, and are important hosts of the immature stages of *Ixodes* ticks. Recent studies in Europe have demonstrated the role of rodents, especially *Sylvaemus* mice and *Myodes* voles, in the epidemiology of tick-borne bacterial zoonoses, such as Lyme borreliosis and anaplasmosis. In particular, the yellow-necked mouse, *Sylvaemus tauricus* (Pallas, 1811; syn.: *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834)), supports the transmission of the most important pathogens carried by the castor bean tick, *Ixodes ricinus*. Using a species distribution modelling approach, an assessment was carried out of the probability of presence of the yellow-necked mouse in different parts of Ukraine and a search accomplished to find effective environmental factors that play roles in its distribution. We considered this task important given the ecological and epidemiological significance of this particular rodent species and the urgency of the problem exacerbated by Russia's armed aggression in Ukraine. Results showed a broad potential for the distribution of the species in the western and central parts of Ukraine, and in the Crimea. Areas predominantly in western and central Ukraine, and in the Crimea, are highly favourable for the mouse, whereas in the south and, to a smaller scale, in the easternmost part of the country they are the least favourable. Amongst the bioclimatic environmental factors that play roles in shaping the species' niche are the ones that are fully or mostly temperature-related (for instance, annual mean temperature, continentality, etc.). Other factors in a declining order of their roles are associated with soil and land cover features, cloud frequency and standardised human impact. A moderate, though statistically significant, correlation has been found between the distribution of the Lyme disease agent *Borrelia burgdorferi* s. l. and predicted habitat suitability values for *S. tauricus*.

Cite as

Tytar, V., O. Lashkova, I. Dzeverin, I. Kozynenko. 2023. Species distribution modelling of the yellow-necked mouse, *Sylvaemus tauricus*, with special reference to Ukraine. *Theriologia Ukrainica*, **26**: 147–158. [In English, with Ukrainian summary]

Моделювання видового поширення мишака жовтогрудого, *Sylvaemus tauricus*, з особливою увагою до України

Володимир Титар, Олена Лашкова, Ігор Дзеверін, Ірина Козиненко

Резюме. Гризуни є важливими компонентами багатьох наземних екосистем і відіграють ряд корисних для людей ролей в природі, таких як аерація ґрунту та боротьба з комахами, однак гризуни також є джерелами зоонозних патогенів. Як відомо, вони є резервуарами кліщової зоонозної інфекції вірусного, бактеріального та протозойного походження та є важливими господарями незрілих стадій іксодових кліщів. Недавні дослідження в Європі продемонстрували роль гризунів, особливо мишей *Sylvaemus* і полівок *Myodes*, в епідеміології бактеріальних зоонозів, що передаються кліщами, таких як Лайм-бореліоз і анаплазмоз. Зокрема, мишак жовтогрудий, *Sylvaemus tauricus* (Pallas, 1811; син.: *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834)), підтримує передачу найважливіших патогенів, які переносяться кліщем собачим, *Ixodes ricinus*. Використовуючи методи моделювання поширення видів, було проведено оцінку ймовірності присутності цього гризуна в різних частинах України та здійснено пошук ефективних екологічних факторів, які відіграють роль у його поширенні. Ми вважали це завдання важливим, зважаючи на еколого-медичну значимість цього виду гризунів та актуальність проблеми, яка загострюється фактом збройної агресії Росії в Україні. Результати показали широкий потенціал для поширення мишака жовтогрудого у західній і центральній частинах України та Криму. Території переважно Західної та Центральної України та Криму є дуже сприятливими для цього гризуна, тоді як на півдні та в менших масштабах на крайньому сході країни вони є найменш сприятливими. Серед біокліматичних факторів навколишнього середовища, які відіграють роль у формуванні ніші виду, є ті, які повністю або переважно пов'язані з температурою (наприклад, середньорічна температура, континентальність тощо). Інші фактори в порядку зменшення їхньої ролі пов'язані з особливостями ґрунту та наземного покриття, хмарністю і стандартизованим впливом людини. Було виявлено помірну, хоча статистично значущу, кореляцію між поширенням збудника хвороби Лайма *Borrelia burgdorferi* s.l. і прогнозованими значеннями придатності середовища існування для *S. tauricus*.

Ключові слова: *Sylvaemus tauricus*, моделювання видових ареалів, Україна.

Introduction

Rodentia is one of the most diversified mammalian order in the world [Wilson & Reeder 2005] and its members are essential components of many terrestrial ecosystems. These animals have several beneficial activities in nature, such as soil aeration and insect control, however, rodents are also sources of zoonotic pathogens [Meerburg *et al.* 2009]. Rodents as pests are known to be reservoirs of tick-borne zoonotic infections of viral, bacterial and protozoan origin, and are important hosts of the immature stages of *Ixodes* ticks. Recent studies in Europe have demonstrated the role of rodents, especially *Sylvaemus* mice and *Myodes* voles, in the epidemiology of tick-borne bacterial zoonoses, such as Lyme borreliosis and anaplasmosis [Król *et al.* 2022]. In particular, the yellow-necked mouse, *Sylvaemus tauricus* (Pallas, 1811; syn.: *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834)), supports the transmission of the most important pathogens carried by *I. ricinus* [Levytska *et al.* 2020].

The yellow-necked mouse, with its subspecies, is a rodent widespread throughout continental Europe, from Spain to the Urals, as well as in England and Wales and the Middle East, namely Syria and Israel [Amori *et al.* 2016]. Its habitat is closely linked to forest ecosystems; it is, in fact, present in all woods of a certain extent, both coniferous and broad-leaved, where it mainly prefers areas with a more mature stand [Pucek *et al.* 1993]. Although its presence is reported from sea level up to the limit of forest vegetation, the species is clearly more common in hilly and mountainous areas than in lowlands. In general, it is a ground-dwelling species with a high capacity for climbing trees [Borowski 1962]. They are nocturnal and travel large distances in trees and the forest floor in search of buds, seeds or small insects, which make up their broad food niche [Drożdż 1996; Ketten *et al.* 2016].

Rodent-borne diseases, including those indirectly transmitted by vectors, represent an increasing threat for public health. The provisioning of early warning indicators of the changing hazard is of great utility for the improvement of prevention and control strategies [Marini *et al.* 2022]. In this respect, understanding and modelling the ecological niche, also referred to as ‘species distribution modelling, or SDM’ [Elith & Leathwick 2009], of the vertebrate host species can, therefore, be a powerful predictor of the risk of exposure to the pathogens they transmit. Indeed, SDMs are increasingly used to estimate species’ ranges, but with an implicit assumption that areas of high suitability will result in higher probability of persistence and/or abundance [Bean *et al.* 2014]. Species are expected to have higher probability of occupancy in geographic areas with environmental conditions at the centre of a species’ niche than at the edges [Pearson & Fraterriego 2011]. Simultaneously, it is frequently assumed that the same should be expected for habitat quality: quality should be the highest in areas with environments that most closely match the centre of a species’ niche and decline towards the edges. Fortunately for our purpose, research into the relationship between habitat quality and SDMs has generally found positive correlations between SDM values and population abundance [Pearce & Ferrier 2001; Van Der Wal *et al.* 2009] and confirmed that SDMs can be effective proxies for some measures of habitat quality or features, including correlations of SDM values with long-term trends in abundance, and support the hypothesis that habitat suitability indices obtained from SDMs can reflect the local abundance potentialities of a species [Bean *et al.* 2014; Monnier-Corbel *et al.* 2023]. Under such circumstances hantavirus infections, for instance, which are transmitted to humans by direct biting but mainly indirectly by inhaling aerosolised urine and faeces of infected rodents [Kallio *et al.* 2006], are logically more likely to occur in areas of high habitat suitability predicted by an SDM. In another exemplifying case, *Sylvaeus* mice appear to be the most effective hosts for co-feeding transmission of tick-borne encephalitis virus (TBEV) to occur [Labuda *et al.* 1993], and for that reason TBEV is primarily associated with suitable habitat, namely deciduous woodlands, that supports large numbers of these small mammals. Previous studies have additionally shown that in woodland habitats of Central Europe, infection with *Borrelia burgdorferi* s. l. is carried by natural populations of a number of species of small rodents, including the yellow-necked mouse [Siński *et al.* 2006]. These rodents serve as reservoirs of the Lyme borreliosis agent, and since their relative and absolute population densities can be expected to vary with changing habitat suitability, this should have consequences for tick infestations and for the dynamics of transmission of tick-borne agents of the disease.

Therefore, considering the ecological and epidemiological importance of the yellow-necked mouse, this study is aimed to determine the probability of presence of the species in different parts of Ukraine and to find the effective environmental factors that play roles in its distribution by using SDMs. The results of this study will particularly be useful in finding areas with high potential for transmission of relevant pathogens, which can be used in planning mitigation strategies for the respective diseases in the study area.

The urgency of the problem is exacerbated by the fact that Russia’s armed aggression forced millions of Ukrainians to flee their homes in search of security, either in other regions of the country or abroad. While the war continues, the pace of migration remains high. According to the Ministry of Social Policy, by December of 2022, 4 893 079 people have been registered as internally displaced persons in Ukraine and temporarily relocated mainly to the western and central regions of the country, further away from the war zone. While refugee movement itself is associated with an increase in infectious disease transmission and is likely to affect zoonotic disease risks, it yet remains unclear how forced migration affects disease dynamics [Tarnas *et al.* 2021]. Human susceptibility to disease during forced migration might increase due to exhaustion, malnutrition and stress arising from displacement, magnified by crowded and substandard living conditions [Hammer *et al.* 2018].

Material and Methods

The first type of data needed for building SDMs is a list of locations where the studied species has been found. The study area comprised a clipped around Ukraine portion of the native geographic range of the species in Europe and Western Asia (lower left corner: 17°E, 40°N, upper right corner:

43°E, 57°N) for which the corresponding data were extracted from the Global Biodiversity Information Facility [GBIF.org (11 July 2023) GBIF Occurrence Download <https://doi.org/10.15468/dl.422t3x>]. For Ukraine, supplemental presence data sets of the yellow-necked mouse originated from various national sources and from the own material of the Institute of Zoology located in Kyiv, Ukraine, as well as published records [Mezhzherin *et al.* 2002; Gashchak *et al.* 2008; Mezhzherin & Lashkova 2013; Materials 2021; etc.] and the Ukrainian Biodiversity Information Network (<https://ukrbn.com>). The species of most of the collected individuals in Ukraine was determined by employing cranial and odontological features [Mezhzherin & Lashkova 1992; Lashkova & Dzeverin 2002], and/or using allozyme-based genetic methods [Mezhzherin 1990; Mezhzherin & Zykov 1991].

SDMs were generated by employing Bayesian additive regression trees (BART), a cutting-edge technique in this field. Running SDMs with BARTs has been substantially facilitated by the development of an R package, ‘embarcadero’ [Carlson 2020], being highly effective at identifying informative subsets of predictors. The algorithm computes habitat suitability values ranging from 0, for fully non-suitable habitat, to 1, for fully suitable habitat. The package includes methods for generating and plotting response curves, illustrating the effect of selected variables on habitat suitability. These response curves consist of the specific environmental variable as the x-axis and, on the y-axis, the predicted probability of suitable conditions as defined by the model output. Upward trends for variables indicate a positive relationship; downward movements represent a negative relationship [Baldwin 2009].

Models were evaluated using the area under the receiver operating characteristic curve (AUC) [Metz 1978] and the true skill statistic (TSS) [Allouche *et al.* 2006]. AUC scores range from 0 to 1, with 0 for systematically wrong model predictions and 1 for systematically perfect model predictions; AUC values 0.7 to 0.8 are considered acceptable, values >0.8 are considered to be good to excellent. TSS values range from –1 to +1, with –1 corresponding to systematically wrong predictions and +1 to systematically correct predictions; TSS values < 0.4 are considered poor, 0.4–0.8 are useful, and > 0.8 are good to excellent.

Because of habitat complexity it is often difficult to single out which factors play a crucial role in controlling a species’ distribution. SDMs are primarily climate-driven, meaning that the variables used to develop them typically portray climatic factors [Kriticos 2012]. This makes sense because climate is a chief driver of environmental suitability [Schrodt *et al.* 2019]. Information on the bioclimatic parameters was collected as raster layers at a 2.5' resolution from three primarily climatic data bases and used separately for building the anticipated SDMs and checking their performances. From the WorldClim website (<http://www.worldclim.com/version2>), 19 bioclimatic variables were downloaded, which indicate general trends in precipitation and temperature, including extremes and the seasonality of temperature [Fick & Hijmans 2017].

Secondly, we used for modelling purposes a set of 16 climatic and 2 topographic variables (the ENVIREM dataset, downloaded from <http://envirem.github.io>; accessed 26.11.2022), which are likely to have direct relevance to ecological or physiological processes determining species distributions [Title & Bemmels 2018]. The included topographic variables are potentially important too, because they have the capability to modify the effects of climate descriptors. Thirdly, related to climate is cloud cover, which can influence numerous important ecological processes (Global 1-km Cloud Cover dataset, downloaded from <https://www.earthenv.org/cloud>; accessed 12.07.2023). Surprisingly enough, the assessment of its importance has remained remarkably limited, although cloud cover dynamics may provide key information for delineating a variety of habitat types and predicting species distributions [Wilson & Jetz 2016].

For many applications in biodiversity and ecology, existing remote sensing-derived land-cover products are used. Land cover information offers a powerful first-order proxy for locally expected biodiversity and ecological processes [Pearson *et al.* 2004]. Land cover is also considered relevant in models aimed at predicting species distributions because it adds realistic information on habitat fragmentation and human influence, which are not represented in more commonly used sets of cli-

matic variables. Here we apply a global product that provides scale-integrated and accuracy-weighted consensus land-cover information on an approximately continuous scale (Global 1-km Consensus Land Cover dataset; downloaded from <https://www.earthenv.org/landcover>) [Tuanmu & Jetz 2014].

The distribution and abundance of organisms is influenced by the soils associated with particular ecosystems [Erick & Reeder 2003]. In this respect, burrowing animals usually take a benefit from some edaphic factors in their habitats, which means that those factors can possibly play a vital role in their geographical distribution [Jones *et al.* 1994; Khedher & Khalaf 2019]. Soil grids were obtained using the ‘geodata’ R package [Hijmans *et al.* 2023] allowing to download geographic soil data derived from the SoilGRIDS database [Poggio *et al.* 2021].

Finally, we employed Human Footprint maps as proxies for human disturbance of natural systems [Sanderson *et al.* 2002; Venter *et al.* 2016]. These were developed for a variety of human pressures, including the extent of built environments, population density, electric infrastructure, crop lands, pasture lands, roads, etc., and to facilitate comparisons placed within a 0–100 scale. The resulting standardised pressures are then summed together to create a standardised Human Footprint.

In the end, to achieve a single prediction, a consensus (i.e. ensemble) model was created by using weighted averages [Dormann *et al.* 2018], where the weight was derived from predictive performance (AUC). We used the 10th percentile training presence logistic threshold value to generate binary maps [Liu *et al.* 2005]. This threshold value provides a better ecologically significant result when compared with more restricted threshold values [Phillips & Dudík 2008]. Then the ensemble SDM was reclassified to areas of low potential habitat suitability, medium and high potential habitat suitability. We defined these thresholds based on Jenks natural breaks, which maximises the similarity of numbers in groups by minimizing each class average deviation from the class mean, while maximizing each class deviation from the means of the other groups. The Jenks natural break provides a uniform interface to finding class intervals for continuous numerical variables [Jenks & Caspall 1971].

To check the assumption that predicted habitat suitability for the yellow-necked mouse, which serves as a reservoir of the Lyme borreliosis agent [Gern *et al.* 1994], and strongly contributes to both the density and the infection rate of the corresponding tick nymphs responsible for transmitting the disease [Tälleklint, Jaenson 1997], correlates with the distribution of the disease agent itself we analysed the relationship between the obtained habitat suitability values and reported incidence of Lyme disease. The latter is calculated as the number of reported cases per 100 000 people and is provided up-to-date by the Johns Hopkins Lyme and Tick-Borne Disease Dashboard (<https://www.hopkinslymetracker.org>). For this purpose, we used the R package ‘trafo’ [Medina *et al.* 2019] to help select suitable transformations, if any, depending on statistical requirements and the data being analysed. To control for spatial non-independence, we used a modified t-test to calculate the statistical significance of the correlation coefficient (a corrected Pearson’s correlation) based on geographically effective degrees of freedom as implemented in the ‘SpatialPack’ R package [Osorio & Vallejos 2014].

Maps of habitat suitability in the GeoTIFF format were processed and visualised in SAGA GIS [Conrad *et al.* 2015], statistical data was analysed using the PAST software package [Hammer *et al.* 2001] and/or the R environment [R Core Team 2020].

Results and Discussion

The conducted search for occurrence data yielded a total of 269 non-duplicate georeferenced records of the yellow-necked mouse across the denoted study area. We generated models using all available occurrence points because the measured spatial autocorrelation among model pseudo-residuals by calculating Moran’s I at multiple distance classes using the GeoDa software tool [Anselin *et al.* 2006] was below 0.3, which for our purpose is considered acceptable [Lichstein *et al.* 2002]. Otherwise a special subsampling regime would be necessary to reduce sampling bias and spatial autocorrelation [Aiello-Lammens *et al.* 2015].

Table 1. Evaluation metrics for SDMs built using various sets of predictors

Таблиця 1. Показники оцінювання моделей поширення, побудованих з використанням різних наборів предикторів

Predictor dataset	AUC*	TSS**
ENVIREM	0.890	0.636
WorldClim v.2	0.864	0.572
SoilGRIDS	0.848	0.541
Global 1-km Consensus Land Cover dataset	0.812	0.491
Global 1-km Cloud Cover dataset	0.796	0.479
Human Footprint	0.746	0.380

* Area under the receiver operating characteristic (ROC) curve; ** True skill statistic.

From the figures in Table 1 it is evident that SDMs built using various selected subsets of predictors, particularly from the ENVIREM and WorldClim v.2, datasets performed highly efficiently, with AUC values considered mostly to correspond to good and excellent, and predominantly useful TSS values. As part of its output, BART ranks the environmental layers used to train the SDM based on their relative importance in model construction.

As already stated, the best performing SDM was achieved using the ENVIREM dataset. Based on variable importance, the most contributing to the model were the ‘mean monthly potential evapotranspiration (PET) of the coldest quarter’ and ‘continentality’ (Fig. 1), jointly accounting for around 36% of the model prediction. In terms of the WorldClim v.2 dataset, prime importance was attributed to ‘annual mean temperature’ (Bio1) (Fig. 2) and ‘mean temperature of the driest quarter’ (Bio9), contributing together of around 41% of the variance. It is worth to note here that these predictors found by the software to be highly responsible for shaping the bioclimatic niche of the yellow-necked mouse are either directly temperature-related or by implication. For instance, Bio9 characterises the cold season (December–February) when precipitation in the study area drops to its lowest long-term average (47.2 mm), compared to the warmest months, specifically June–August (75.5 mm).

With regard to soil, predictors ‘bulk density of the fine earth fraction’ (Fig. 3) and ‘volumetric fraction of coarse fragments (> 2 mm)’ showed the highest importance, making up together 25.9%. The considered bulk density indicant is linked to soil functionality, including the formation of macro- and microporosity [Pacini *et al.* 2023] and reflects soil compaction [Orgiazzi *et al.* 2017].

Then on, soils with higher amounts of coarse fragments also impact total porosity [Chow *et al.* 2011] and consequently effect soil compaction too. Generally speaking, compaction occurs when soil particles are pressed together reducing the pore space, which increases bulk density [Fu *et al.* 2019], so these features are largely reciprocal. Interestingly, the corresponding response curve shows that rising values of ‘bulk density of the fine earth fraction’ are accompanied by a sharp increase in predicted for the yellow-necked mouse habitat suitability, which levels off at around 60% after reaching the value of approximately 1.2 Mg/m³. In Europe, this figure is well above the mean for woodland, the species' preferred biotope (see below), accordingly 0.71 Mg/m³, however lower than the recorded maximum (1.73 Mg/m³) [Pacini *et al.* 2023]. Not necessarily related, but soil compactness is prominent for burrowing mammals, since their burrows easily collapse in poorly consolidated soils [Carotenuto *et al.* 2020], meaning that in this respect there should be some sort of trade-off between soil compaction and the specifics of burrowing activity. Likely such trade-off, or close to it, has been found in the course of our modelling effort.

Next in terms of performance are land cover predictors. As expected, ‘Evergreen/Deciduous Needleleaf Trees’, ‘Deciduous Broadleaf Trees’ and ‘Mixed/Other Trees’ categories collectively accounted for around a half (49.3%) of the model prediction. However, less counted upon ‘Cultivated and Managed Vegetation’ and ‘Urban/Built-up’ land cover categories too are turning out to be reasonably important in determining the nature of the species' niche, 17.3 and 17.2%, respectively. Indeed, this species sometimes spreads to habitats modified by human activity, such as agroecosys-

tems [Hoffmeyer 1973; Popov 1993] and urban areas; for example, in Vienna, the yellow-necked mouse has been reported to occur in parks and green spaces [Mitter *et al.* 2015; Pieniążek *et al.* 2017]. During density peaks caused by oak mast years, the species also migrates to arable land and orchards [Gryz *et al.* 2019; Gryz & Krauze-Gryz 2019]. In wooded areas of peri-urban zones of Warsaw, the yellow-necked mouse has shown a marked increase in population densities starting at the verge of the 20th and 21st centuries [Lesiński *et al.* 2021]. Accordingly, it can be assumed that a number of habitats, other than woodlands, in the meantime in tune with growing human impact are increasingly being occupied by the rodent.

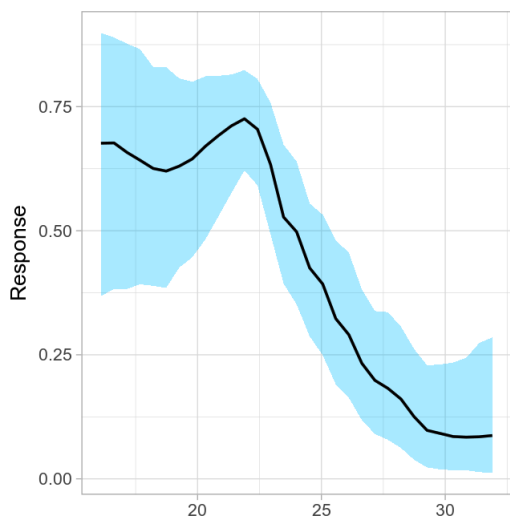


Fig. 1. Partial response curve for 'continentality' (°C). Response = habitat suitability.

Рис. 1. Парціальна крива відгуку для «континентальності». Response = прогнозована придатність середовища.

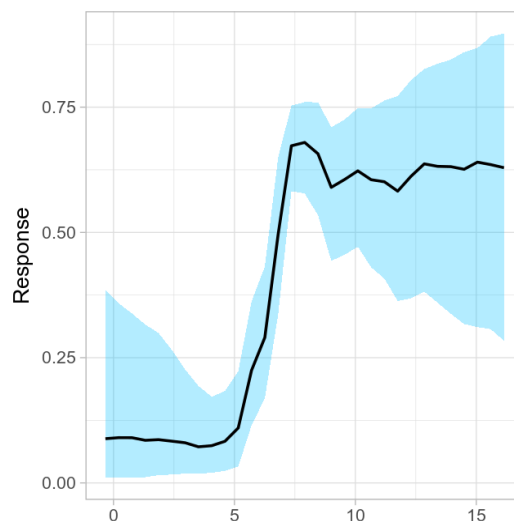


Fig. 2. Partial response curve for 'annual mean temperature' (°C).

Рис. 2. Парціальна крива відгуку для «середньорічної температури» (°C).

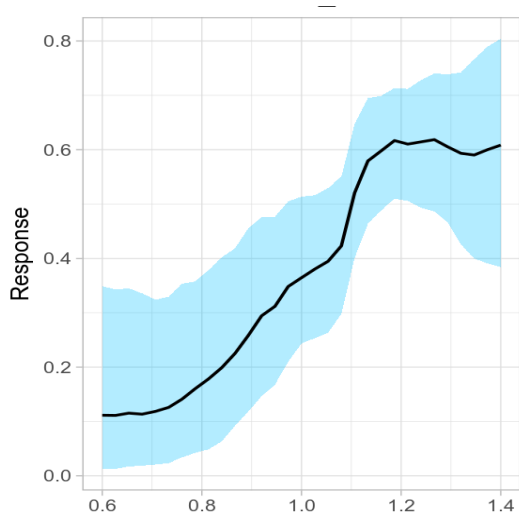


Fig. 3. Partial response curve for the 'bulk density of the fine earth fraction' (Mg/m³).

Рис. 3. Парціальна крива відгуку для «об'ємної щільності дрібноземної фракції» (Mg/m³).

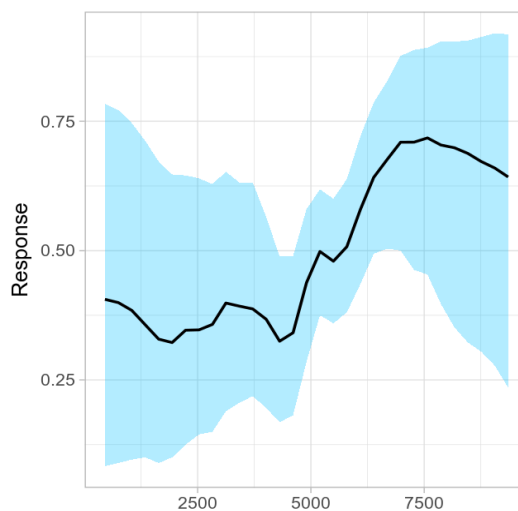


Fig. 4. Partial response curve for 'cloud frequency in July' (× 0.01).

Рис. 4. Парціальна крива відгуку для «частоти хмарності в липні» (× 0.01).

Today, cloud climatology offers another tool for predicting the geographic range of species than analysis of temperature and precipitation patterns. Cloud cover influences factors such as rain, sunlight, surface temperature and leaf wetness, and also plays an important role in establishing microclimate [Wilson & Jetz 2016]. Most contributing to the model were the monthly means through May to August, jointly explaining about 60% of the variance. Uniformly increasing cloud cover over the summer months noticeably boosts predicted habitat suitability; for example, based on the corresponding response curve for July (Fig. 4), both are strongly correlated, Spearman's $\rho = 0.87$, $p < 0.05$. Curiously, increased cloud cover has been shown to enhance the activity of yellow-necked mice [Wróbel & Bogdziewicz 2015]. As previously discussed in the literature, cloud cover appears to be an important indirect clue for rodents, which allows to estimate the potential predation risk better than direct clues, such as urine (scent) of predators [Orrock *et al.* 2004]. In contrast to scent, cloud cover offers information on different danger types, that is, various types of predators that rely on vision when hunting, not on one specific species [Orrock *et al.* 2004; Orrock & Danielson 2009].

Further on, A. Wróbel and M. Bogdziewicz [2015] showed higher capture rates of *S. tauricus* during rainfall. One previous study revealed that the activity of the yellow-necked mouse increased during warm, cloudy nights, especially in the presence of light rain [Sidorowicz 1960]. Some researchers suggest that rain helps to mask the sound of movements and the odours emitted by rodents [Vickery & Bider 1981]. Additionally, mammalian predators, such as weasels, may reduce activity when rains to avoid the thermoregulatory cost of a wet coat combined with cool temperatures [Brandt & Lambin 2005]. Predictably enough, there is a strong statistical relationship between mean monthly cloud frequency and mean monthly precipitation pointing to the utility of cloud information itself for precipitation estimation [Behrangi *et al.* 2009]. Consequently, enhanced habitat suitability under raised cloudiness can also suggest the appearance of stronger advantages for the mice under wetter conditions during the considered months, a notion supported with field evidence.

Finally, the standardised Human Footprint showed a dome-shaped response when moderate human disturbance seems to benefit the rodent species by providing favourable conditions to trigger habitat suitability increases. However, over-disturbance by human activities reverses its positive effects on rodents and ends up in declining habitat suitability falling in our case from 57% to 43%. A similar trend recently has been documented for a substantial number of rodent species across China [Wan *et al.* 2022].

Summing up, a consensus habitat suitability map for *S. tauricus* in Ukraine has been created (Fig. 5), showing a broad potential distribution of the species in western and central Ukraine, and in the Crimea, particularly the elevated south. Next the SDM was reclassified to areas of low potential habitat suitability (0.19–0.38), medium (0.38–0.66) and high (0.66–0.88) potential habitat suitability (Fig. 6). Once again, predominantly western and central Ukraine, and the Crimea, are highly favourable areas for the mouse, whereas large portions of arid and semi-arid steppe in the south and, to a lesser extent, in the easternmost part of the country are the least suitable.

In terms of the assumption that the ensemble habitat suitability model of *S. tauricus*, a rodent involved in the transmission of Lyme disease, can serve as a proxy for the potential distribution of the disease agent itself, a correlation was checked between the obtained habitat suitability values with the recorded incidence of Lyme disease at reported locations. Unfortunately, such records of Lyme disease incidences in Ukraine are yet scarce and insufficient for a proper statistical analysis, therefore we used data from a neighbouring country, Romania, which in terms of climate similarity is fairly close to Ukraine, especially if accounting for warm season temperatures when tick activity is the highest [Qviller *et al.* 2014].

For instance, the highest daytime temperatures in Romania are reached in July with an average of 28.2°C, whereas in Ukraine August is the warmest month, with 27.9°C. Regarding night time lows, the warmest nights in both Romania and Ukraine occur in July reaching 15.9 and 16.2°C, respectively. For more comparisons see <https://www.worlddata.info/>. From the Johns Hopkins Lyme and Tick-Borne Disease Dashboard annual incidences of Lyme disease were downloaded for 41 counties and Bucharest Municipality for a five year period (from 2017 to 2021) and averaged.

Corresponding averaged habitat suitability values for each administrative entity, represented by a polygon shape file, were obtained using the 'grid statistics for polygons' module in SAGA GIS.

Firstly, using the R package 'trafo' suitable transformations depending on statistical requirements and the data being analysed were assessed by checking assumptions of normality, homoscedasticity, and linearity. All specified assumptions were shown to be acceptable ($p > 0.05$) and there was no need in data transformation.

Secondly, using these incidences and the averaged habitat suitability values regarding each considered administrative unit in Romania, corrected Pearson's correlation coefficient (r) controlling for spatial non-independence was calculated. The result showed a moderate statistically significant correlation [Moore *et al.* 2011] of 0.506 ($p < 0.05$).

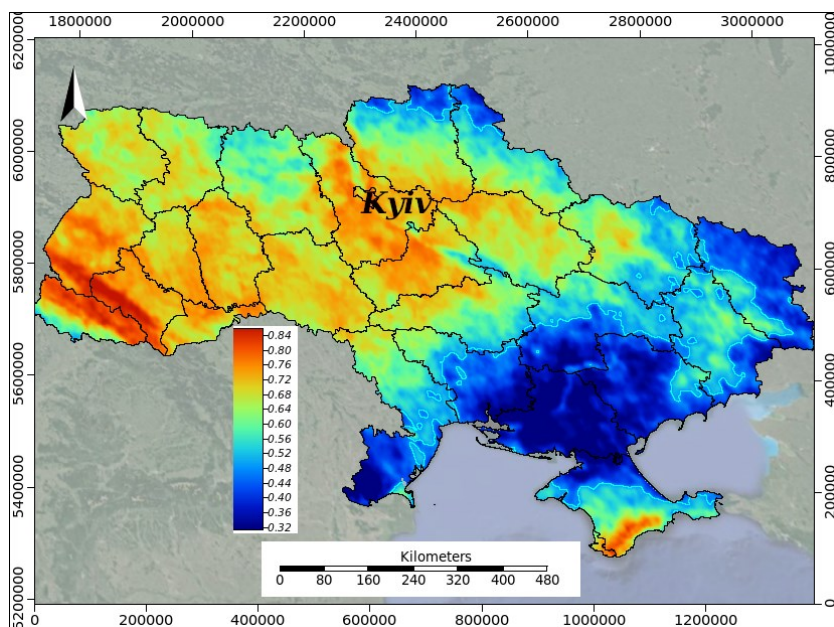


Fig. 5. Consensus habitat suitability map for *S. tauricus* in Ukraine; the legend shows potential habitat suitability ranging from high (red) to low (blue); the azure line represents the 10th percentile training presence logistic threshold.

Рис. 5. Консенсусна карта придатності місць перебування *S. tauricus* в Україні; легенда показує потенційну придатність середовища існування в діапазоні від високого (червоний) до низького (синій); блакитна лінія представляє 10-й процентиль логістичного порогу присутності по тренувальним точкам.

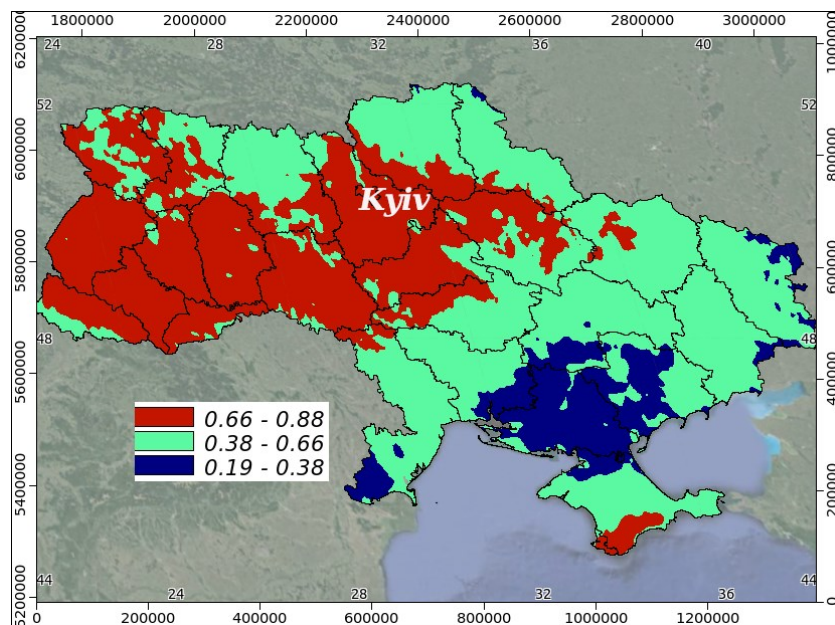


Fig. 6. Consensus map of habitat suitability for *S. tauricus* in Ukraine categorised into three classes: low (navy blue), moderate (green), and high (red); the corresponding ranges of habitat suitability are presented in the legend.

Рис. 6. Консенсусна карта придатності середовища існування для *Sylviaemus tauricus* в Україні класифікована на три класи: низький (темно-синій), помірний (зелений) і високий (червоний); відповідні діапазони придатності місць перебування представлені в легенді.

Thus, there is a sizeable potential for transmission of relevant pathogens which can be used in quick planning of the prevention of zoonotic diseases requiring coordinated actions by government authorities responsible for human and animal health, especially under wartime circumstances.

Conclusion

Using an SDM approach [Elith & Leathwick 2009], an assessment was carried out of the probability of presence of the yellow-necked mouse in different parts of Ukraine and a search accomplished to find effective environmental factors that play roles in its distribution. We considered this task important considering the coenotic and epidemiological significance of this particular rodent species. Results showed a broad potential for the distribution of the species in western and central Ukraine and the Crimea. Areas predominantly in western and central Ukraine and the Crimea are highly favourable for the mouse, whereas in the south and, to a smaller scale, in the easternmost part of the country they are the least favourable. Amongst the bioclimatic environmental factors that play roles in shaping the species' niche are the ones that are mostly temperature-related.

Other factors in a softly declining order of their roles are associated with soil and land cover features, cloud frequency, and human impact. A moderate, though statistically significant, correlation has been found between the distribution of the Lyme disease agent and predicted habitat suitability values for *Sylvemus tauricus*.

Acknowledgements

The authors thank Prof. Serhiy V. Mezhzherin for his cooperative support facilitating our research. This research received no specific funding from any public, commercial, or non-profit agency. We greatly appreciate the time and careful consideration received from reviewers and the subject editor.

References

- Aiello-Lammens, M. E., R. A. Boria, A. Radosavljevic, [et al.] 2015. spThin: an R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models. *Ecography*, **38** (5): 541–545. [CrossRef](#)
- Allouche, O., A. Tsoar, R. Kadmon. 2006. Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of Applied Ecology*, **43** (6): 1223–1232. [CrossRef](#)
- Anselin, L., I. Syabry, Y. Kho. 2006. GeoDa: an introduction to spatial data analysis. *Geographical Analysis*, **38** (1): 5–22. [CrossRef](#)
- Baldwin, R. A. 2009. Use of maximum entropy modeling in wildlife research. *Entropy*, **11** (4): 854–866. [CrossRef](#)
- Bean, W. T., L. R. Prugh, R. Stafford, [et al.] 2014. Species distribution models of an endangered rodent offer conflicting measures of habitat quality at multiple scales. *Journal of Applied Ecology*, **51** (4): 1116–1125. [CrossRef](#)
- Behrangi, A., K. B. Hsu, S. Imam, [et al.] 2009. PERSIANN-MSA: A precipitation estimation method from satellite-based multispectral analysis. *Journal of Hydrometeorology*, **10** (6): 1414–1429. [CrossRef](#)
- Borowski, S. 1962. *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834) in the top of tall trees. *Acta Theriologica*, **6** (11): 314. [CrossRef](#)
- Brandt, M. J., X. Lambin. 2005. Summertime activity patterns of common weasels *Mustela nivalis vulgaris* under differing prey abundances in grassland habitats. *Acta Theriologica*, **50** (1): 67–79. [CrossRef](#)
- Carlson, C. J. 2020. 'embarcadero': Species distribution modeling with Bayesian additive regression trees in R. *Methods in Ecology and Evolution*, **11** (7): 1–9. [CrossRef](#)
- Carotenuto, A., F. Guaracino, R. Šumbera, R. [et al.] 2020. Burrowing below ground: Interaction between soil mechanics and evolution of subterranean mammals. *Journal of the Royal Society, Interface* **17**: 20190521. [CrossRef](#)
- Chow, T. L., H. W. Rees, J. O. Monteith, [et al.] 2011. Effects of coarse fragment content on soil physical properties, soil erosion and potato production. *Canadian Journal of Soil Science*, **87** (5): 565–577. [CrossRef](#)
- Conrad, O., B. Bechtel, M. Bock, [et al.] 2015. System for Automated Geoscientific Analyses (SAGA) v. 2.1.4. *Geoscientific Model Development Discussions*, **8**: 2271–2312. [CrossRef](#)
- Dormann, C. F., J. M. Calabrese, G. Guillera-Aroita, [et al.] 2018. Model averaging in ecology: a review of Bayesian, information-theoretic, and tactical approaches for predictive inference. *Ecological Monographs*, **88** (4): 485–504. [CrossRef](#)
- Drożdż, A. 1966. Food habits and food supply of rodents in the beech forest. *Acta Theriologica*, **11** (15): 363–384. [CrossRef](#)
- Elith, J., J. R. Leathwick. 2009. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **40** (1): 677–697. [CrossRef](#)
- Erik, G. B., W. I. Robinson. 2003. *Wildlife ecology and management*. 5th ed. Upper Saddle River, N.J., Prentice Hall, 1–634.
- Fick, S. E., R. J. Hijmans. 2017. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, **37** (2): 4302–4315. [CrossRef](#)
- Fu, Y., Z. Tian, A. Amoozegar, [et al.] 2019. Measuring dynamic changes of soil porosity during compaction. *Soil and Tillage Research*, **193**: 114–121. [CrossRef](#)
- Gaschak, S., S. Hufer, Yu. Maklyuk [et al.] 2008. On the species diversity of mice of the genus *Sylvemus* in Ukraine. *Proceedings of the Theriological School*, **9**: 80–92. [In Russian]
- Gern, L., M. Siegenthaler, C. M. Hu, [et al.] 1994. *Borrelia*

- burgdorferi in rodents (*Apodemus flavicollis* and *A. sylvaticus*): duration and enhancement of infectivity for *Ixodes ricinus* ticks. *European Journal of Epidemiology*, **10** (1): 75–80. [CrossRef](#)
- Gryz, J., D. Krauze-Gryz. 2019. The common buzzard *Buteo buteo* population in a changing environment, Central Poland as a case study. *Diversity*, **11** (3): 35. [CrossRef](#)
- Gryz, J., L. Ożga, D. Krauze-Gryz. 2019. Long-term stability of tawny owl (*Strix aluco*) population despite varying environmental conditions — a case study from Central Poland. *Polish Journal of Ecology*, **67** (1): 75–83. [CrossRef](#)
- Hammer, C. C., J. Brainard, P. R. Hunter. 2018. Risk factors and risk factor cascades for communicable disease outbreaks in complex humanitarian emergencies: a qualitative systematic review. *BMJ Global Health*, **3** (4): e000647. [CrossRef](#)
- Hammer, Ø., D. A. Harper, P. D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological statistics soft ware package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, **4** (1): 1–9.
- Hijmans, R. J., M. Barbosa, A. Ghosh [et al.] 2023. *Geodata: Download Geographic Data*. URL
- Hoffmeyer, I. 1973. Interaction and habitat selection in the mice *Apodemus flavicollis* and *A. sylvaticus*. *Oikos*, **24** (1): 108–116. [CrossRef](#)
- Jenks, G. F., F. C. Caspall. 1971. Error on choroplethic maps: definition, measurement, reduction. *Annals of the American Association of Geographers*, **61** (2): 217–244. [CrossRef](#)
- Jones, C. G., J. H. Lawton, M. Shachak. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, **69** (3): 373–386. [CrossRef](#)
- Kallio, E., J. Klingstrom, E. Gustafsson [et al.] 2006. Prolonged survival of Puumala hantavirus outside the host: evidence for indirect transmission via the environment. *Journal of General Virology*, **87** (8): 2127–2134. [CrossRef](#)
- Keten, A., V. Beskardes, E. Makineci [et al.] 2016. Abundance of *Apodemus* spp. varies by stand age in coppice-originated oak forest, Thrace, Turkey. *Bosque*, **37** (2): 425–429. [CrossRef](#)
- Khedher, A. A., A. A. Khalaf. 2019. Effect of some edaphic factors and the distribution of yellow-necked field mouse (*Apodemus flavicollis argyropuli*) in field crop biotopes. *The Journal of Duhok University. Section: Agriculture and Veterinary*, **22** (2): 9–24. [CrossRef](#)
- Kriticos, D. J. 2012. Regional climate-matching to estimate current and future sources of biosecurity threats. *Biological Invasions*, **14** (8): 1533–1544. [CrossRef](#)
- Król, N., A. Obiegala, C. Imholt, [et al.] 2022. Diversity of *Borrelia burgdorferi* sensu lato in ticks and small mammals from different habitats. *Parasites & Vectors*, **15**, Article number 195. [CrossRef](#)
- Labuda, M., P. A. Nuttall, O. Kozuch, [et al.] 1993. Non-viraemic transmission of tick-borne encephalitis virus: a mechanism for arbovirus survival in nature. *Experientia*, **49** (9): 802–805. [CrossRef](#)
- Lashkova, E. I., I. I. Dzeverin. 2002. Odontometric variability and identification of species of wood mice, *Sylvaeus* (Muridae, Rodentia), fauna of Ukraine. *Vestnik zoologii*, **36** (3): 25–33. [In Russian]
- Lesiński, G., J. Gryz, D. Krauze-Gryz [et al.] 2021. Population increase and synurbization of the yellow-necked mouse *Apodemus flavicollis* in some wooded areas of Warsaw agglomeration, Poland, in the years 1983–2018. *Urban Ecosystems*, **24** (3): 481–489. [CrossRef](#)
- Levytska, V., A. Mushynskiy, A. Berezovskiy. 2020. Rodents as a persistent source of tick-borne diseases. *Scientific Horizons*, **07** (92): 59–64. [CrossRef](#)
- Lichstein, J. W., T. R. Simons, S. A. Shriner, [et al.] 2002. Spatial autocorrelation and autoregressive models in ecology. *Ecological Monographs*, **72** (3): 445–463. [CrossRef](#)
- Liu, C., P. Berry, T. Dawson, R. Pearson. 2005. Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography*, **28** (3): 385–393. [CrossRef](#)
- Marini, G., A. Rizzoli, V. Tagliapietra. 2022. Predicting rodent population dynamics as early warning for zoonotic disease transmission. *International Journal of Infectious Diseases*, **116**, Supplement, page S70. [CrossRef](#)
- Materials... 2021. *Materials for the Mammal Atlas of Ukraine*. Kyiv, 1–240. (Series: Conservation Biology in Ukraine; Issue 20). [In Ukrainian]
- Medina, L., A.-K. Kreutzmann, N. Rojas-Perilla, [et al.] 2019. The R Package 'trafo' for transforming linear regression models. *R Journal*, **9** (2): 99–123. [CrossRef](#)
- Meerburg, B. G., G. R. Singleton, A. Kijlstra. 2009. Rodent-borne diseases and their risks for public health. *Critical Reviews in Microbiology*, **35** (3): 221–270. [CrossRef](#)
- Metz, C. E. 1978. Basic principles of ROC analysis. *Seminars in Nuclear Medicine*, **8** (4): 283–298. [CrossRef](#)
- Mezhzherin, S. V., E. I. Lashkova, N. N. Tovpinets. 2002. Geographical distribution, abundance and biotopic distribution of wood mice of the genus *Sylvaeus* (Rodentia, Muridae) on the territory of Ukraine. *Vestnik zoologii*, **36** (6): 39–49. [In Russian]
- Mezhzherin, S. V., E. I. Lashkova. 1992. Diagnosis, geographical variability and distribution of two closely related species of mice *Sylvaeus sylvaticus* and *S. flavicollis* (Rodentia, Muridae) in the area of their cohabitation. *Vestnik zoologii*, No. 3: 33–41. [In Russian]
- Mezhzherin, S. V., O. I. Lashkova. 2013. *Mammals of Ukraine (a reference guide)*. Naukova Dumka, Kyiv, 1–358. [In Ukrainian]
- Mezhzherin, S. V. 1990. Allozyme variability and genetic divergence in mice of the subgenus *Sylvaeus* (Ognev et Vorobiev). *Genetika*, **26** (6): 1046–1054. [In Russian]
- Mezhzherin, S. V., A. E. Zykov. 1991. Genetic divergence and allozyme variability in mice of the genus *Apodemus* s. lato (Muridae, Rodentia). *Tsitologia i Genetika*, **25** (4): 51–59. [In Russian]
- Mitter, G., P. Sumasgutner, A. Gamauf. 2015. Niche-partitioning of three *Apodemus* species (Mammalia: Murinae) in an urban environment. *Annalen Des Naturhistorischen Museums in Wien. Serie B Für Botanik Und Zoologie*, **117**: 37–46.
- Monnier-Corbel, A., A. Robert, Y. Hingrat, [et al.] 2023. Species distribution models predict abundance and its temporal variation in a steppe bird population. *Global Ecology and Conservation*, **43** (9): e02442. [CrossRef](#)
- Moore, D. S., W. I. Notz, M. A. Flinger. 2011. The basic practice of statistics (6th ed.). W. H. Freeman and Company, New York, 1–745.
- Orgiazzi, A., C. Ballabio, P. Panagos [et al.] 2017. LUCAS Soil, the largest expandable soil dataset for Europe: a review. *European Journal of Soil Science*, **69** (1): 140–153. [CrossRef](#)
- Orrock, J. L., B. J. Danielson, R. J. Brinkerhoff. 2004. Rodent foraging is affected by indirect, but not by direct, cues of predation risk. *Behavioral Ecology*, **15** (3): 433–437. [CrossRef](#)
- Orrock, J. L., B. J. Danielson. 2009. Temperature and cloud cover, but not predator urine, affect winter foraging of mice. *Ethology*, **115** (7): 641–648. [CrossRef](#)
- Osorio, F., R. Vallejos. 2014. SpatialPack: package for analysis of spatial data. R package version 0.2-3. URL
- Pacini, L., F. Yunta, A. Jones [et al.] 2023. Fine earth soil bulk density at 0.2 m depth from Land Use and Coverage Area Frame Survey (LUCAS) soil 2018. *European Journal of Soil Science*, **74** (4): e13391. [CrossRef](#)
- Pearson, R. G., T. P. Dawson, C. Liu. 2004. Modelling species distributions in Britain: A hierarchical integration of climate and land-cover data. *Ecography*, **27** (3): 285–298. [CrossRef](#)
- Pearson, S., J. Fraterigo. 2011. Habitat quality, niche breadth, temporal stochasticity, and the persistence of populations in

- heterogeneous landscapes. In: J. Liu, V. Hull, A. Morzillo, & J. Wiens (Eds), *Sources, Sinks and Sustainability* (Cambridge Studies in Landscape Ecology). Cambridge: Cambridge University Press, 115–138. [CrossRef](#)
- Phillips, S. J., M. Dudík. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, **31** (2): 161–175. [CrossRef](#)
- Pieniążek, A., P. Boguszewski, R. Meronka. 2017. The impact of urban noise on the behavior of two mouse species belonging to the genus *Apodemus*. *Natural Resources*, **8**: 55–68. [CrossRef](#)
- Poggio, L., L. M. de Sousa, N. H. Batjes, [et al.] 2021. SoilGrids 2.0: producing soil information for the globe with quantified spatial uncertainty. *Soil*, **7** (1): 217–240. [CrossRef](#)
- 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** (1): 100–111.
- Pucek, Z., W. Jędrzejewski, B. Jędrzejewska, [et al.] 1993. Rodent population dynamics in a primeval deciduous forest (Białowieża National Park) in relation to weather, seed crop, and predation. *Acta Theriologica*, **38** (2): 199–232. [CrossRef](#)
- Qviller, L., L. Grøva, H. Viljugrein [et al.] 2014. Temporal pattern of questing tick *Ixodes ricinus* density at differing elevations in the coastal region of western Norway. *Parasites & Vectors* **7**, Article number 179. [CrossRef](#)
- R Core Team 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: [URL](#)
- Sanderson, E. W., M. Jaiteh, M. A. Levy [et al.] 2002. The Human Footprint and the Last of the Wild. *BioScience*, **52** (10): 891–904. [CrossRef](#)
- Schrodt, F., M. J. Santos, J. J. Bailey, R. Field. 2019. Challenges and opportunities for biogeography—What can we still learn from von Humboldt? *Journal of Biogeography*, **46** (8): 1631–1642. [CrossRef](#)
- Sidorowicz, J. 1960. Influence of the weather on capture of micro-mammalia, I. Rodents. *Acta Theriologica*, **4**: 139–158. [CrossRef](#)
- Siński, E., A. Pawełczyk, A. Bajer, [et al.] 2006. Abundance of wild rodents, ticks and environmental risk of Lyme borreliosis: a longitudinal study in an area of Mazury Lakes district of Poland. *Annals of Agricultural and Environmental Medicine*, **13** (2): 295–300.
- Tälleklint, L., T. G. Jaenson. 1997. Infestation of mammals by *Ixodes ricinus* ticks (Acari: Ixodidae) in South-Central Sweden. *Experimental and Applied Acarology*, **21** (12): 755–771. [CrossRef](#)
- Tarnas, M. C., N. Angel, A. N. Desai [et al.] 2021. Increase in vector-borne disease reporting affecting humans and animals in Syria and neighboring countries after the onset of conflict: A ProMED analysis 2003–2018. *International Journal of Infectious Diseases*, **102**: 103–109. [CrossRef](#)
- Title, P. O., J. B. Bemmels. 2018. ENVIREM: An expanded set of bioclimatic and topographic variables increases flexibility and improves performance of ecological niche modeling. *Ecography*, **41** (2): 291–307. [CrossRef](#)
- Tuanmu, M.-N., W. Jetz. 2014. A global 1-km consensus land-cover product for biodiversity and ecosystem modeling. *Global Ecology and Biogeography*, **23** (9): 1031–1045. [CrossRef](#)
- Van Der Wal, J., L. P. Shoo, C. N. Johnson [et al.] 2009. Abundance and the environmental niche: environmental suitability estimated from niche models predicts the upper limit of local abundance. *American Naturalist*, **174** (2): 282–291. [CrossRef](#)
- Venter, O., E. Sanderson, A. Magrach [et al.] 2016. Global terrestrial Human Footprint maps for 1993 and 2009. *Scientific Data* **3**, 160067. [CrossRef](#)
- Vickery, W., J. Bider. 1981. The influence of weather on rodent activity. *Journal of Mammalogy*, **62** (1): 140–145. [CrossRef](#)
- Wan, X., C. Yan, Z. Wang [et al.] 2022. Sustained population decline of rodents is linked to accelerated climate warming and human disturbance. *BMC Ecology and Evolution*, **22**, Article number: 102. [CrossRef](#)
- Wilson, A.M., W. Jetz. 2016. Remotely sensed high-resolution global cloud dynamics for predicting ecosystem and biodiversity distributions. *PLoS Biology*, **14** (3): e1002415.
- Wilson, D. E., D. M. Reeder (eds). 2005. *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference* (3rd ed.). Johns Hopkins University Press, **2**, 1–142. [CrossRef](#)
- Wróbel, A., M. Bogdziewicz. 2015. It is raining mice and voles: which weather conditions influence the activity of *Apodemus flavicollis* and *Myodes glareolus*? *European Journal of Wildlife Research*, **61**: 475–478. [CrossRef](#)



NON-INVASIVE (GEORADAR) INVESTIGATION OF GROUNDHOG (*MARMOTA MONAX*) BURROWS, PENNSYLVANIA, USA

Ilya Buynevich 

Key words

bioturbation, georadar, tunnel,
slope

doi

<http://doi.org/10.53452/TU2614>

Article info

submitted 29.07.2023

revised 26.11.2023

accepted 30.12.2023

Language

English, Ukrainian summary

Affiliations

Temple University (Philadelphia,
USA)

Correspondence

Ilya V. Buynevich; Department
of Earth and Environmental
Science, Temple University;
1901 N 13th Street, Philadelphia
19122, USA;
Email: coast@temple.edu;
orcid: 0000-0002-3840-0208

Abstract

Zoogenic impact plays a critical role in stream processes, especially bank stability and resulting channel dynamics. This study focuses on bioturbation by groundhogs (*Marmota monax*) along the riparian zone of Mill Creek (Bucks County, Pennsylvania, USA). Several complexes comprising at least 32 active burrows (average diameter: 25.9 cm) were geolocated, with morphometric measurements obtained at selected sites. Two networks were imaged using high-frequency 800 MHz ground-penetrating radar (GPR) and included: 1) a grid of parallel 3-m-long transects on the south bank, and 2) an 11-m-long profile on the north bank. Post-processed electromagnetic signal traces (A-scans) comprising 2D radargrams (B-scans) revealed voids as reverse-polarity anomalies (hollow inclined shafts and tunnels), allowing for a general assessment of burrow depth and orientation. At the southern cutbank site, a large burrow had an entrance diameter of 0.3 m and a westerly dip. A sloping tunnel section was detected at ~0.5 m depth, based on the geometry of point-source (transverse) hyperbolic diffractions corresponding to the roof and a floor 'pull-up'. The second locality traversed three open burrow entrances adjacent to large tree roots. This survey along a tributary channel shows multiple hyperbolics below adjacent openings, with the latter showing the characteristic signal 'breakout'. GPR data show hyperbolic signatures ~0.3–0.4 m below the ground surface. Along this transect, burrowing activity appears to increase with proximity to the northern bank of Mill Creek. An example of a depth slice (bedding-plane view) from a nearby riverbank demonstrates the potential for 3D visualization (C-scans) of burrow networks using a grid of closely spaced GPR profiles. Groundhog burrows constrain maximum long-term level of the groundwater table and serve as important zoogeomorphic structures in diverse ecotones, including developed landscapes. Abundant evidence of bank slumping, incision, and treefall suggests that burrowing activity likely weakens root systems and enhances groundwater flow, thereby initiating or accelerating geomorphic cascades leading to slope failure.

Cite as

Buynevich, I. 2023. Non-invasive (georadar) investigation of groundhog (*Marmota monax*) burrows, Pennsylvania, USA. *Theriologia Ukrainica*, **26**: 159–166. [In English, with Ukrainian summary]

Неінвазивне (георадарне) дослідження нір бабака лісового (*Marmota monax*), Пенсільванія, США

Ілля Буйневич

Резюме. Зоогенний вплив відіграє вирішальну роль у процесах течії, особливо в стабільності берегів і в результаті динаміці русла. Це дослідження зосереджено на біотурбації бабаків (*Marmota monax*) уздовж прибережної зони струмка Мілл-Крік (округ Бакс, Пенсільванія, USA). Кілька комплексів, що складаються з щонайменше 32 активних нір (середній діаметр: 25,9 см), були геолоковані з морфометричними вимірюваннями, проведеними на вибраних ділянках. Дві мережі нір було візуалізовано за допомогою високочастотного георадара із частотою 800 МГц і включали: 1) сітку паралельних трансектів довжиною 3 м на південному березі та 2) профіль довжиною 11 м на північному березі струмка. Оброблені сліди електромагнітного сигналу (А-скани), що містять 2D радарграми (В-скани), виявили порожнини як аномалії зворотної полярності (похилі шахти та тунелі), дозволяючи загальну оцінку глибини та орієнтації нори. На південній ділянці, велика нора мала діаметр входу 0,3 м і західне падіння. Похилий сегмент тунелю було виявлено на глибині ~0,5 м на основі геометрії точкових (поперечних) гіперболічних дифракцій, що відповідають даху та «підтягуванню» підлоги. Друге місце проходило через три відкриті входи в нори, що примикають до великих коренів дерев. Цей огляд уздовж каналу притоки показує кілька гіперболічних зображень під сусідніми отворами, причому останні демонструють характерний сигнал «прорива». Дані георадара показують гіперболічні сліди ~0,3-0,4 м під поверхню землі. Уздовж цього розрізу активність риття зростає з наближенням до північного берега Мілл-Крік. Приклад глибинного зрізу (вид площини настилу) з сусіднього берега річки демонструє потенціал 3D-візуалізації (С-скан) мережі нір за допомогою близько розташованої сітки профілів георадара. Нори лісового бабака обмежують максимальний довгостроковий рівень ґрунтових вод і служать важливими зоогеоморфними структурами в різноманітних екотонах, включаючи антропогенні ландшафти. Численні докази опускання берегів, врізання та падіння дерев, свідчать про те, що діяльність землероїв, ймовірно, послаблює кореневу систему та посилює потік ґрунтових вод, тим самим ініціюючи або прискорюючи геоморфологічні каскади, що призводять до руйнування схилів.

Ключові слова: біотурбація, георадар, тунель, схил.

Introduction

Semi-fossorial mammals have been shown as important landscape engineers [Butler 1995], an impact with a potentially rich fossil record [Voorhies 1975; Gobetz 2006; Hasiotis *et al.* 2007]. Groundhog or woodchuck (*Marmota monax*) is one of the most prolific burrowers, which often extend their habitat into anthropogenically altered landscapes [Armitage 2003]. Whereas field-intensive excavation, trenching, and casting methods have been used to study burrow networks of smaller animals, large (diameter >20 cm) structures are extremely challenging to map, especially if abandoned or masked by infilling burrows [Voorhies 1975; Reichman & Smith 1990; Cortez *et al.* 2013; Buynevich *et al.* 2014; Kopcznski *et al.* 2017].

To address this, recent advances in rapid, continuous subsurface imaging, such as ground-penetrating radar (GPR or georadar) are being increasingly applied to identify and map large bioturbation structures [Stott 1996; Buynevich, 2011; Kinlaw & Grasmueck 2012; Swinbourne *et al.* 2014; Buynevich, 2023a]. Natural and man-made river embankments, dikes, and levees have received recent attention from detailed GPR-aided monitoring, [Biavati *et al.* 2008; Di Prinzio *et al.* 2010; Chlaib *et al.* 2014; Tanajewski & Bakula 2016], however little research has focused direct impact of bioturbation on slope stability [Nichol *et al.* 2003; Buynevich *et al.* 2018; Sherrod *et al.* 2019].

This study addresses the zoogeomorphic aspect of bioturbation by combining geophysical imaging and field investigation of groundhog burrow networks along fluvial terraces of south-east Pennsylvania, USA (Fig. 1). The aims of this study are to: 1) demonstrate the viability of high-frequency georadar for imaging shallow burrows of *M. monax*, and 2) to highlight the importance of burrowing activity as an integral part of biogeomorphic cascades in forested riparian settings.

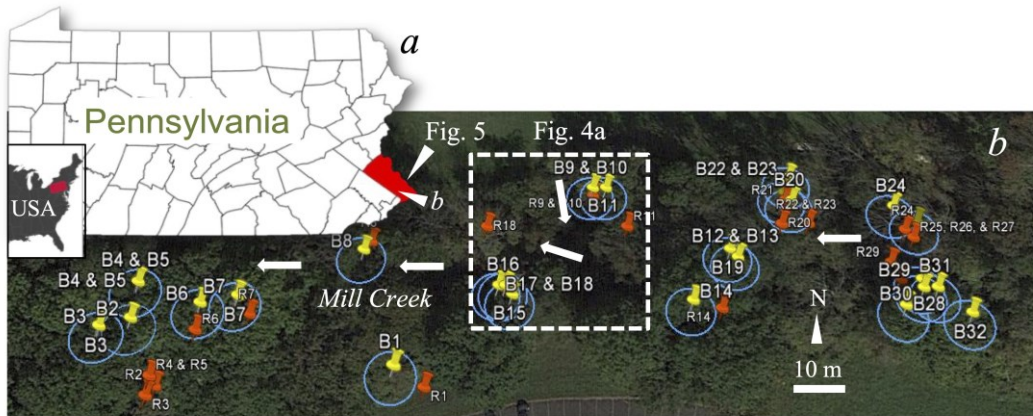


Fig. 1. Location of the study area: (a) Bucks County, Pennsylvania, USA. The main Mill Creek site (Fig. 1b) and Delaware River site (Fig. 5) are shown by white arrows; (b) Mill Creek site with geolocated active burrows (B—yellow labels). Some clustering is visible (circle: 5 m radius from an opening). Red labels (R) represent closest bank of the Mill Creek (white arrows show flow to the west) (GoogleEarth™).

Рис. 1. Розташування території дослідження: (а) округ Бакс, штат Пенсільванія, США. Головне місце Мілл Крік (Рис. 1b) і ділянка на річці Делавер (Рис. 5) показано білими стрілками; (b) Ділянка Мілл Крік із геолокованими активними норами (В — жовті мітки). Видно деяке скупчення (коло: радіус 5 м від отвору). Червоні мітки (R) позначають найближчий берег струмка (білі стрілки показують течію на захід) (GoogleEarth™).

Materials and Methods

Field surveys conducted along a section of Mill Creek (aka Mill Run, Pennsylvania) between 2017–2019 included photography, geolocation (digital hand-held Garmin GPS), and measurements of active burrow entrances (diameter, minimum achievable depth, and dip azimuth). Geophysical surveys utilised ground-penetrating radar (GPR or georadar) that uses electromagnetic (EM) impulses for rapid continuous imaging of the subsurface [for methodology and post-processing protocols see: Di Prinzio *et al.* 2010; Chlaib *et al.* 2014; Buynevich *et al.* 2014]. High-resolution geophysical images (radargrams) were collected using a digital MALÅ Geoscience system with a shielded 800 MHz monostatic antenna (Fig. 2a). Due to a trade-off between signal penetration and vertical resolution (discrimination between two closely spaced interfaces), this high-frequency setup was most suitable for the present study. Based on empirical data, measured target (burrow) depth, as well as hyperbola fitting during and following the surveys, the EM signal velocity of 8 cm/ns is used for damp organic, clay-rich soils at the study site. The vertical separation between stacked diffractions can be used to estimate the height (diameter) of the void. The along-ground distance along survey lines was provided by the odometer wheel attached to the antenna (Fig. 2a).

In radargrams, a series of wiggle traces (A-scans) are stacked to produce a continuous 2D profile (B-scan; Fig. 2b). Due to cone-shaped transmitted signal geometry, buried three-dimensional objects (point-source reflections) exhibit a typical hyperbolic (high-amplitude diffraction) response (Fig. 2b). The apex of the hyperbola represents the actual position of the buried target and air-filled cavities produce a characteristic ‘pull up’ (early signal arrival) of the floor due to higher velocity in air than in sediment [Fig. 4; Nichol *et al.* 2003]. Traverses directly over burrow openings result in early direct signal arrival (sharp pull up or ‘breakout’), which extends through a gap in ground-wave reflection. In contrast, a saturated burrow-fill or a live animal will produce a reduction in signal velocity. The shape (tightness) of the diffraction is a function of target size and EM wave velocity of the overlying layer, both of which cause broadening in limb separation.

Besides signal velocity, its polarity pattern can be used to assess subsurface changes [Chlaib *et al.* 2014; Buynevich *et al.* 2021]. As a high-amplitude interface response in a given A-scan is compared to the air-ground interface return (velocity reduction), the polarity pattern (red/blue [+/-] sequence) would be either the same (normal) or opposite (reversed; Fig. 2b).

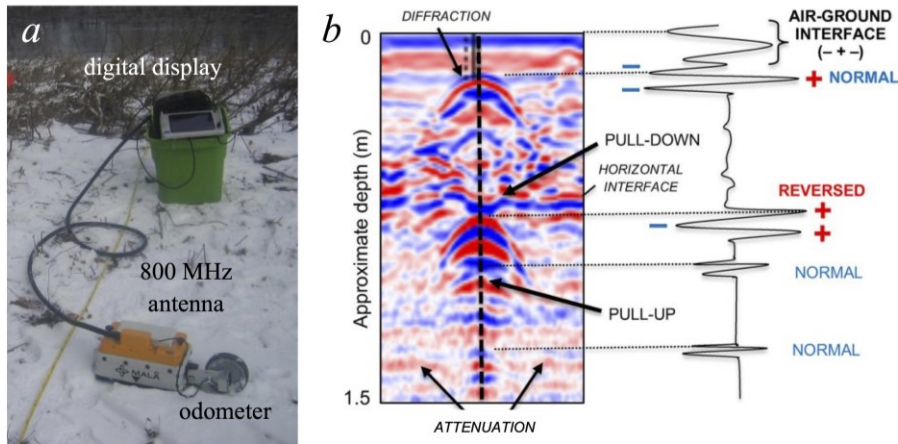


Fig. 2. Subsurface imaging method: (a) An 800 MHz georadar antenna, with an odometer wheel providing along-ground distance; (b) 2D radargram (B-scan) contains several vertically stacked hyperbolic diffractions (convex anomalies). A synthetic A-scan wiggle-trace at right shows a polarity pattern of the air-ground interface ($- + -$) and the anomalies below with a similar response that are considered normal (also note the signal pull-down below resulting from a decrease in velocity). A strong reflection in the middle has a reversed polarity ($+ - +$), which is common for an air-filled void, as corroborated by a signal pull-up (velocity increase) just below. The low velocity through the upper anomaly results in a tighter diffraction of the upper interface of the middle target (e.g. burrow roof; from [Buynevich *et al.* 2021]).

Рис. 2. Метод отримання зображень під поверхнею: (а) Антена георадара 800 МГц з колесом одометра, що визначає відстань уздовж землі; (б) 2D радарограма (В-скан) містить кілька вертикально розташованих гіперболічних дифракцій (опуклих аномалій). Синтетичний А-скан справа показує полярність контакту «повітря-земля» ($- + -$) та аномалії нижче з подібним відгуком, які вважаються нормальними (також зверніть увагу на спад сигналу вниз в результаті зменшення у швидкості). Потужне відображення в середині має зворотну полярність ($+ - +$), що є звичайним для заповненої повітрям порожнини та підтверджується підтягуванням сигналу (збільшення швидкості) трохи нижче. Повільна швидкість через верхню аномалію призводить до щільнішої дифракції верхньої межі розділу середньої цілі (напр., дах нори; за: [Buynevich *et al.* 2021]).

For instance, if a subsurface interface has normal polarity, it is associated with a signal deceleration (e.g. increased moisture content, live animal, etc.). Polarity reversal would indicate a velocity increase (e.g. empty or air-dominated void; Fig. 2b). Raw GPR images were post-processed with a RadExplorer v.1.41 software package and are presented as two-dimensional images (B-scans). The post-processing algorithm followed a standard protocol [see: Di Prinzio *et al.* 2010; Buynevich *et al.* 2014]. No surface normalization was applied due to negligible topographic variations over short survey distances.

Results

For 32 mapped burrows, entrance diameters varied between 10–45 cm, with a mean of 25.9 cm. The majority (>80%) of the burrows were within 5 m of streambank, with the remainder between 10–20 m. Many creek slope sections adjacent to burrows show extensive undercutting, root exposures, and treefall (Fig. 3b).

Geophysical images both across and along dipping entrance tunnels contain hyperbolic diffractions (point-source reflections). At the southern bank site, a burrow within 1.5 m of the cutbank had an entrance diameter of 0.3 m and a westerly dip angle of $\sim 40^\circ$, roughly parallel to the stream flow direction. It was imaged both along and across the trend of an inclined entrance tunnel (Fig. 4a). A 3-m-long transverse image presented here (Line 191) reveals a clear double-diffraction feature at a depth of ~ 0.5 m below the topsoil, the deeper interface being a ‘pull-up’ (see Fig. 4b). The top high-amplitude reflections has a reversed polarity pattern (e.g. sequence of red/blue $[+/-]$ lines; see Fig. 2b), whereas the polarity pattern of the bottom return is normal (Fig. 4b).



Fig. 3. Zoogeomorphic impact: (a) Multiple entrances along the north (right) bank site, with a tributary channel in the distance; (b) Eroding south (left) creek bank near an active groundhog burrow is characterised by exposed roots (small arrows) and fallen trees (large arrows).

Рис. 3. Зоогеоморфологічний вплив: (а) Декілька входів уздовж північного (правого) берега, з притоковим каналом на відстані; (б) Ерозія південного (лівого) берега струмка поблизу активної нори бабака характеризується відкритими коріннями (маленькі стрілки) і поваленими деревами (великі стрілки).

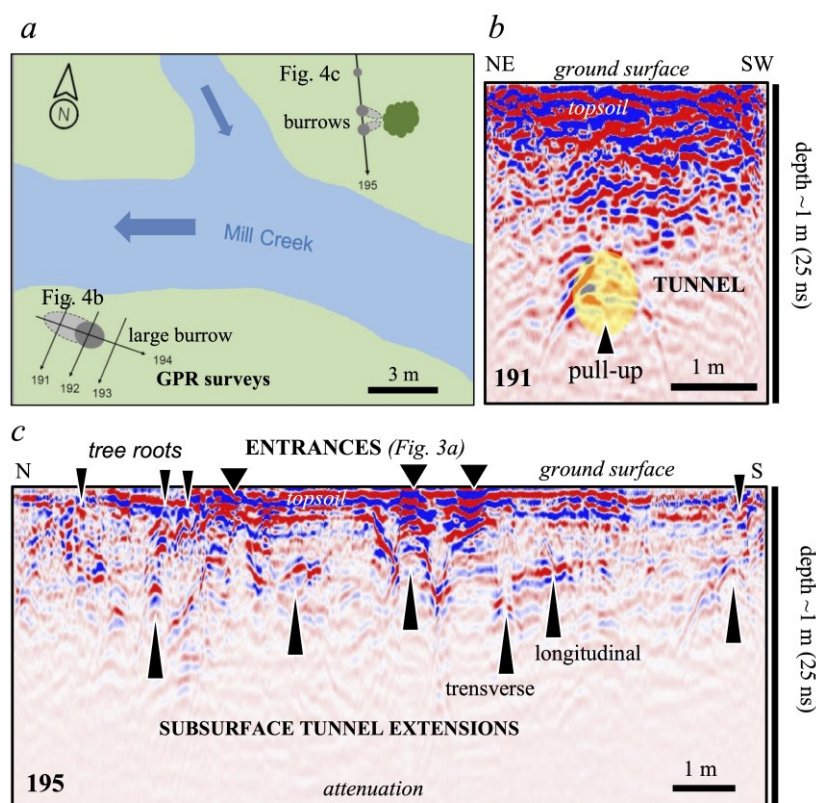


Fig. 4. Subsurface images (2D radargrams) of groundhog burrows: (a) Layout of geophysical surveys; (b) Image across a large burrow entrance along the south bank (yellow oval). The two-way travel time in nanoseconds (ns) is used to calculate approximate depth; (c) GPR transect across several openings at north bank site. See Fig. 1b for site location.

Рис. 4. Підповерхневі зображення (2D радарграми) нір бабака лісового: (а) Схема геофізичних досліджень; (б) Зображення через великий вхід у нору вздовж південного берега (жовтий овал). Час подорожі в наносекундах (ns) використовується для розрахунку приблизної глибини; (с) Георадарний профіль через кілька отворів на північному березі. Дивіться рис. 1b для розташування ділянки.

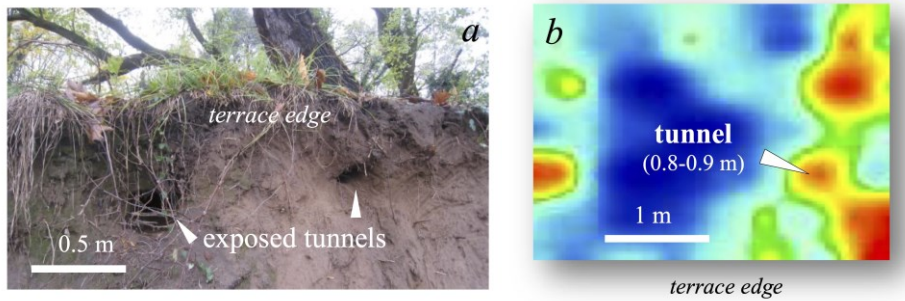


Fig. 5. Depth slice: (a) Large burrows exposed along the western bluff face of Delaware River. A 3D survey grid was collected on the terrace just beyond the edge; (b) Horizontal 3x3 m depth surface (z-slice) of shallow burrow tunnels below the river terrace represents a bedding-plane view at 0.8–0.9 m interval. Hot (red/yellow) colors represent high-amplitude anomalies corresponding to extensions of exposed burrows shown in Fig. 5a. See Fig. 1a for site location.

Рис. 5. Зріз глибини: (a) Великі нори, відкриті вздовж західного обриву річки Делавер. Сітка 3Д-дослідження була зібрана на терасі відразу за краєм; (b) Горизонтальна поверхня глибиною 3x3 м (z-зріз) неглибоких тунелів під терасою представляє вигляд площини настилу з інтервалом 0,8–0,9 м. Гарячі (червоні/жовті) кольори представляють високоамплітудні аномалії, що відповідають продовженням відкритих нір, показаних на рис. 5a. Розташування ділянки див. на рис. 1a.

At the northern site, just east (upstream) of a small tributary, an 11-m-long profile traversed several burrows (Line 195; Fig. 4a). In the middle of the transect, imaging of the openings (Fig. 3a) shows a characteristic surface ‘breakout’ (Fig. 4c; see Methods section above). Similar to the south site, the targets show reverse polarity and there are sections of continuous reflections next to several hyperbolics. At a depth of 0.3–0.4 m, there are multiple targets represented by hyperbolic diffractions with reverse polarity. Small, tight diffractions with normal polarity are present in several sections of the image, are concentrated near the surface and often occur in clusters (Fig. 4c).

Large burrows (likely *M. monax* tunnels exposed by bluff retreat) exposed along the high bank of the Delaware River (Fig. 5a) were imaged using a grid of 3-m-long GPR survey lines, with sufficiently closed line spacing. Ultimately part of a 3D image, a depth slice (z-slice) at 0.8–0.9 m below the terrace surface is presented here (Fig. 5b). High-amplitude reflections in this orientation correspond to subsurface voids that can be correlated with exposed openings.

Discussion

The results of this study show good viability of GPR to image large burrows even in relatively mud-rich substrates. All burrows at Mill Creek were excavated by *Marmota monax*, some of which were observed near entrances during field visits. The high-amplitude diffractions correspond to subsurface extensions of active burrow tunnels and chambers (depth: 0.3–0.5 m; Figs 4b–c), with a characteristic ‘pull-up’ of the burrow floor due to high EM wave velocity through air. Sections of continuous reflections adjacent to several point-source hyperbolics are likely (near-) longitudinal tunnel (or chamber) segments (Fig. 4c).

The polarity reversal representing the tunnel roof is consistent with sediment-air transition, compared to normal polarity of the floor (air-to-sediment). The subvertical portions (shafts) are not common in groundhog burrows and would produce signal interference [Buynevich *et al.* 2014]. Numerous tight hyperbolas near the surface of the north bank transect are groundtruthed as tree roots (Fig. 4c) and may produce complex target patterns when adjacent to burrows.

This research has direct implications for understanding the role of large burrows in weakening regolith integrity, tree root stability, and groundwater pathways (Fig. 3b and 5a). These processes may initiate or contribute to local geomorphic cascades [Butler 1995; Kinlaw & Grasmueck 2012; Buynevich *et al.* 2018]. Even on low-gradient surfaces, large burrows, especially when masked by vegetation, present danger to walking humans or livestock [Fig. 3a; Kopcinski *et al.* 2017; Sherrod

et al. 2019]. Additional information can be obtained from detailed surveys grids, where a series of depth profiles (z-slices) can be used to assess a 3D (C-scan) context of burrow networks (Fig. 5b).

An additional value of identifying, visualising, and mapping burrow networks is their value as indicators of long-term groundwater table position [Buynevich 2003b]. Whereas some burrows have openings above and below water (beaver, desman, etc.), many rodents construct their networks above the water table, making them attractive for other semi-fossorial animals or predators (e.g. foxes). This makes them useful indicators of the maximum long-term water table position [Buynevich *et al.* 2023]. Finally, visualisation of modern burrows helps identify inactive structures, although their recognition may be hampered depending on the fill-to-matrix contrast. Vertebrate burrows are important indicators of terrestrial paleoenvironments [Voorhies 1975; Gobetz 2006; Hasiotis *et al.* 2007; Zonneveld 2016], therefore geophysical imaging can help identify and map paleosol surfaces and bioturbated substrates, especially when non-invasive methodology is required.

Acknowledgements

This research was funded by the College of Science and Technology, Temple University. The author expresses deep gratitude to numerous undergraduate students for their support in the field and to Tyler State Park and Washington Crossing Historic Park for field access.

References

- Armitage, K. B. 2003. Marmots: *Marmota monax* and Allies. In: Feldhamer, G. A., B. C. Thompson, J. A. Chapman (eds). *Wild Animals of North America Biology, Management, and Conservation*, (2nd ed.). The Johns Hopkins University Press, Baltimore, 188–210.
- Biavati G., M. Ghirotti, E. Mazzini, G. Mori, E. Todini. 2008. The use of GPR for the detection of non-homogeneities in the Reno River embankments (north-eastern Italy). In: Locat, J., D. Perret, D. Turmel, D. Demers, S. Leroueil (eds.) *Proceedings of the 4th Canadian Conference on Geohazards : From Causes to Management*. Presse de l'Université Laval, Québec, 1–594.
- Butler, D. R. 1995. *Zoogeomorphology — Animals as geomorphic agents*. Cambridge University Press, Cambridge, 1–240. [CrossRef](#)
- Buynevich, I. V. 2011. Buried tracks: ichnological applications of high-frequency georadar. *Ichnos*, **18**: 189–191. [CrossRef](#)
- Buynevich, I. V. 2023a. Neoichnology of vertebrate traces along the western barrier coast of Ukraine: preservation potential and subsurface visualization. *Geo&Bio*, **24**: 99–105. [CrossRef](#)
- Buynevich, I. V. 2023b. Biogenic structures as (paleo)hydrologic index points: toward a conceptual framework. *Scientific Research in the Modern World*, Proceedings of the 4th International Scientific and Practical Conference. Perfect Publishing, Toronto, Canada, 220–224.
- Buynevich, I. V., H. A. Curran, L. A. Wiest, A. P. K. Bentley, S. V. Kadurin, [et al.]. 2014. Near-surface imaging (GPR) of biogenic structures in siliciclastic, carbonate, and gypsum dunes. In: Hembree, D. I., B. F. Platt, J. J. Smith (eds). *Experimental Approaches to Understanding Fossil Organisms: Lessons from the Living*. Springer, Dordrecht, the Netherlands, 405–418. [CrossRef](#)
- Buynevich, I. V., S. I. Bolysov, A. A. Derkach. 2018. Zoogeomorphic impact along temperate forested fluvial landscapes. *Proceedings of the 36th Geomorphology Conference, Russian Academy of Sciences*, Barnaul, Russia, 75–81. [In Russian]
- Buynevich, I. V., T. A. Rothfus, H. A. Curran, H. A., H. A. Thacker, R. Peronace, [et al.]. 2021. High-resolution geophysical imaging of reptile burrows (San Salvador rock iguana, The Bahamas): implications for ichnology and conservation ecology. *Geological Society of London Special Publication*, **522**: 1–9. [CrossRef](#)
- Buynevich, I. V., S. T. Hasiotis, L. A. Wiest, C. A. Sparacio. 2023. Selected vertebrate and macroinvertebrate zoogenic structures as (paleo-) water-level indicators. *European Scientific Congress*, Proceedings of the 1st International Scientific and Practical Conference. Barca Academy Publishing, Madrid, 219–224.
- Chlaib, H. K., H. Mahdi, H. Al-Shukri, M. M. Su, A. Catakli, N. Abd. 2014. Using ground penetrating radar in levee assessment to detect small-scale animal burrows. *Journal of Applied Geophysics*, **103**: 121–131. [CrossRef](#)
- Cortez, J. D., S. E. Henke, E. Redeker, T. E. Fulbright, R. Riddle, J. Young. 2013. Demonstration of ground-penetrating radar as a useful tool for assessing pocket gopher burrows. *Wildlife Society Bulletin*, **37**: 428–432. [CrossRef](#)
- Di Prinzio M., M. Bittelli, A. Castellarin, P. R. Pisa. 2010. Application of GPR to the monitoring of river embankments. *Journal of Applied Geophysics*, **7**: 53–61. [CrossRef](#)
- Gobetz, K. E. 2006. Possible burrows of mylagaulids (Rodentia: Aplodontioidea: Mylagaulidae) from the Late Miocene (Barstovian) Pawnee Creek Formation, northeastern Colorado. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **237**: 119–136. [CrossRef](#)
- Hasiotis, S. T., B. F. Platt, D. I. Hembree, M. Everhart. 2007. The trace-fossil record of vertebrates. In: Miller, W., III (ed.) *Trace Fossils-Concepts, Problems, Prospects*. Elsevier Press, 196–218. [CrossRef](#)
- Kinlaw, A. E., M. Grasmueck. 2012. Evidence for and geomorphologic consequences of a reptilian ecosystem engineer: the burrowing cascade initiated by the gopher tortoise. *Geomorphology*, **157–158**: 108–121. [CrossRef](#)
- Kopczinski, K. A., I. V. Buynevich, H. A. Curran, J., Caris, J. E. Nyquist. 2017. Imaging bioturbation in supratidal carbonates: non-invasive field techniques enhance neoichnological and zoogeomorphological research, San Salvador, the Bahamas. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*: **56**: 289–297.
- Nichol, D., J. W. Lenham, J. M. Reynolds. 2003. Application of ground-penetrating radar to investigate the effects of badger setts on slope stability at St. Asaph Bypass, North Wales. *Quarterly Journal of Engineering Geology and Hydrogeology*, **36**: 143–153. [CrossRef](#)
- Reichman, O. J., S. C. Smith. 1990. Burrows and burrowing behavior by mammals. In: Genoways, H. H. (ed). *Current*

- mammalogy*. Plenum Press, New York, 197–244.
- Sherrod, L., W. Sauck, E. Simpson, D. D. Jr. Werkema, J. Swiontek. 2019. Case histories of GPR for animal burrow mapping and geometry. *Journal of Environmental and Engineering Geophysics*, **24** (1): 1–17. [CrossRef](#)
- Stott, P. 1996. Ground-penetrating radar: a technique for investigating the burrow structure of fossorial vertebrates. *Wildlife Research*, **22**: 519–530. [CrossRef](#)
- Swinbourne, M., E. Sparrow, M. Hatch, T. Bowden, D. Taggart. 2014. Using near-surface geophysics to assist with the management of southern hairy-nosed wombats (*Lasiorchinus latifrons*) in South Australia. *The Leading Edge*, **33** (12): 1346–1362. [CrossRef](#)
- Tanajewski, D., M. Bakula. 2016. Application of ground penetrating radar surveys and GPS surveys for monitoring the condition of levees and dykes. *Acta Geophysica*, **64**: 1093–1111. [CrossRef](#)
- Voorhies, M. R. 1975. Vertebrate burrows. In: Frey RW (ed) *The study of trace fossils*. Springer, New York, 325–350. [CrossRef](#)
- Zonneveld, J.-P. 2016. Applications of experimental neoichnology to paleobiological and evolutionary problems. *Palaios*, **31**: 275–279. [CrossRef](#)



DYNAMICS OF COLLECTION ACCUMULATION: ESTIMATION OF RESEARCH EFFORTS ON THE EXAMPLE OF THE MAMMAL FAUNA OF THE CHERKASY REGION, UKRAINE

Igor Zagorodniuk 

Key words

collections accumulation, dynamics of research, research effort, fauna of Ukraine

doi

<http://doi.org/10.53452/TU2615>

Article info

submitted 22.09.2023

revised 28.12.2023

accepted 30.12.2023

Language

Ukrainian, English summary

Abstract

The article deals with the dynamics of the amassment of natural history collections on the example of one of the regions of Ukraine, the fauna of which is under constant attention of researchers. This region is the Middle Dnipro Region, namely the Cherkasy region (Cherkasy Oblast since 1954) in general and Kaniv Nature Reserve in particular, which are the sites of long-term monitoring studies of fauna and bases for conducting field research and field practices of students. The dynamics of collections development is considered on the example of the collections of the National Museum of Natural History of the National Academy of Sciences of Ukraine. The article shows the continuity of specimen income to the collections and, at the same time, significant changes in the dynamics of such income. Several indicators that can reflect the dynamics of research efforts are proposed. The decades (1900–1919, etc.) are chosen as time periods, and the variables are the total number of specimens per decade and the total number of families they represent. These indicators can be used to evaluate three dependent notions: in terms of fieldwork, the completeness of the captures (records); in terms of research history, the intensity of research; and in terms of museology, the abundance of collections. Among the indicators tested are the geometric mean ($\text{SQRT}(N_{\text{fam}} \times N_{\text{sp}})$), the quadratic mean ($\text{SQRT}[(N_{\text{fam}}^2 + N_{\text{sp}}^2) / 2]$) and the Simpson diversity index ($1 / \sum (p_i)^2$). The first two indicators are highly dependent on sample sizes and therefore vary widely; and for this reason, the author recommends using with Simpson's diversity index. It can be used to estimate the distribution of not only the number of specimens by family for each decade (essentially a comparison of family abundance), but also any other distributions, replacing families with genera or orders and changing the analysis periods depending on the amount of available data. The term 'research effort' can be used as a synonym for 'collecting effort', which can be found in the publications of English-speaking colleagues. The algorithm for assessing 'research effort' is an important tool in analysing the history of collections, levels of research on regions, and the history of research.

Affiliations

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

Correspondence

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

Cite as

Zagorodniuk, I. 2023. Dynamics of collection accumulation: estimation of research efforts on the example of the mammal fauna of the Cherkasy region, Ukraine. *Theriologia Ukrainica*, **26**: 167–175. [In English, with Ukrainian summary]

Динаміка наповнення колекцій: оцінка дослідницьких зусиль на прикладі теріофауни Черкащини (Україна)

Ігор Загороднюк

Резюме. Розглянуто тему динаміку наповнення природничих колекцій на прикладі одного з регіонів України, фауна якого перебуває під постійною увагою дослідників. Таким регіоном є Середнє Подніпров'я, а саме Черкащина в цілому (Черкаська обл. з 1954 р.) та Канівський природний заповідник, зокрема, які є полігонами багаторічних моніторингових досліджень фауни і базами для проведення теренових досліджень і польових практик студентів. Динаміку наповнення колекцій розглянуто на прикладі колекцій Національного науково-природничого музею НАН України. Показано неперервність надходжень зразків до колекцій і одночасно значні зміни динаміки таких надходжень. Запропоновано декілька показників, які можуть відображати динаміку дослідницьких зусиль. В якості часових термінів обрано десятиліття (1900–1919 і т.д.), а змінними обрано загальну кількість зразків за десятиліття і загальну кількість родин, які вони представляють. За зазначеними показниками можна оцінювати три взаємозалежні поняття: в термінах польової роботи — повноту обловів (обліків), в термінах історії досліджень — інтенсивність досліджень, в термінах музеології — рясноту зібрань. Серед тестованих показників — середнє геометричне ($\sqrt{N_{\text{fam}} \times N_{\text{sp}}}$), середнє квадратичне ($\sqrt{(N_{\text{fam}}^2 + N_{\text{sp}}^2) / 2}$) та показник різноманіття за Сімпсоном ($1 / \sum (p_i)^2$). Перші два показники сильно залежні від обсягів вибірок і тому змінюються у великих межах; у зв'язку з цим автор рекомендує запинитися на показнику різноманіття за Сімпсоном. За ним можна оцінювати розподіл не тільки числа зразків за родинами для кожного десятиліття (по суті порівняння рясноти родин), але й будь-які інші розподіли, замінюючи родини на роди або ряди та змінюючи періоди аналізу залежно від обсягу доступних даних. У якості синоніма до поняття «дослідницькі зусилля» (research efforts) можна використати «колекторські зусилля» (collection efforts), що можна зустріти в публікаціях англомовних колег. Алгоритм оцінки дослідницьких зусиль є важливим інструментом у аналізі історії колекцій, рівнів вивченості регіонів та історії досліджень.

Ключові слова: накопичення колекцій, динаміка досліджень, дослідницькі зусилля, фауна України.

Introduction

Dedicated to the 100th anniversary of the Kaniv Nature Reserve¹

Many studies of faunal diversity are based on natural history collections that reflect the composition of the fauna and allow for the verification of certain information, comparisons and reassessments. Such collections are continuously accumulated in various research centres, and they are a valuable source of data on previous states of the fauna and on the characteristics of certain species that can be studied using collection specimens.

Among the regions of constant attention of researchers of the mammal fauna is Cherkasy Oblast, one of the central regions of Ukraine (the oblast was established in 1954) and the centre of many theriological studies and conferences. All of this naturally results in the accumulation of collections that carry extremely valuable information about biotic diversity, dynamics of natural complexes, history of research, and also allow verification of any statements about the status of species, current and previous states of fauna and patterns of long-term changes in biota. The value of scientific collections is multifaceted and only grows over the years [Zagorodniuk *et al.* 2014].

Such collections are accumulated in various centres: as scientific collections in museums, nature reserves and academic institutions, as comparative and reference collections in various applied institutions (sanitary-epidemiological and plant protection stations, etc.), as didactic materials at university departments that organise field training and research at the respective biological stations. One of the largest is the theriological collection at the National Museum of Natural History, NAS of Ukraine [Zagorodniuk 2022b]. In fact, this paper is devoted to its analysis.

¹ The materials of this article were presented in October 2023 at the respective anniversary conference.

General overview of the region, collections, and collectors

Features of the region

Materials from the Cherkasy region have repeatedly become one of the most remarkable in the study of the mammalian fauna of Ukraine. Among them, it is necessary to mention the description of one of the last records of the wolverine in Ukraine [Kessler 1880], the first record of the grey dwarf hamster on the Right Bank of the Dnipro [Charleman 1915], and the only reliable record of the garden dormouse in Ukraine [Hirenko & Litvinenko 1971]. For the first time in Ukraine, populations of such species as dormice, pine voles and bank voles have been studied in detail in this very region [Mezhzherin & Mykhalevych 1983]. Two powerful theriological research schools were formed in Cherkasy Oblast, the school of Serhii Samarskyi [Gavrilyuk *et al.* 2022] and the school of Vitaliy Mezhzherin [Myakushko & Semenyuk 2022]. Several theriological meetings were held here, including a game studies conference (Kaniv 1977), the first conference of the Ukrainian Theriological Society (Cherkasy 1984) [Zagorodniuk 2022a], and two Theriological Schools-Seminars (Kaniv Reserve 1995, 2008), the first of which essentially launched the regular theriological meetings in Ukraine [Zagorodniuk 1999].

The Kaniv Nature Reserve is one of the most famous centres of natural history in Ukraine, a cradle for many well-known researchers, scientific schools, conference series, and professional natural history publications. Among the variety of its tasks, functions and informal statuses, it is important to note the following five: 1) biostation, 2) field practices, 3) research base, 4) conferences, and 5) publications. Long-term population studies of small mammals were launched here [Myakushko 2021], and hundreds of future zoologists, including the author, carried out their first field studies here. In Cherkasy Oblast, including the Kaniv Nature Reserve and Cherkasy University, many theriological dissertations have been prepared (H. Horbenko, K. Solohor, A. Volokh, N. Ruzhilenko, S. Myakushko, A. Bilushenko, and others).

Features of the collections

The author has studied the mammal collection of the National Museum of Natural History of the National Academy of Sciences of Ukraine (NMNH). The values of this collection are: 1) its large volume; 2) its repeated inventory and descriptions, including the logs of receipts, an electronic database, and published catalogues; 3) analytical articles about specimens, expeditions, collectors, and researchers. The total volume of the collection, according to the electronic database (completed in 2016 in MS Access), is 20 503 specimens.

Collection specimens and their series, which are attributed in the database as ‘Cherkasy Oblast’ (including materials from the Kaniv Reserve), were analysed. The total number of such specimens is 182, with the extreme dates of 1911–2010, including 147 specimens deposited in the Department of Zoology of the NMNH and 35 specimens in the comparative collection of the Department of Palaeontology of the NMNH. The sources of the samples are extremely different; the majority of them are materials of expeditions, i.e. targeted collections. In the course of working on the materials for this article, the author made a significant number of corrections to the names of locations, collectors’ names, and material identifications, including due to changes in toponymy, administrative division, and taxonomy.

Collectors

Among the collectors who made a significant contribution to the formation of theriological collections with materials from Cherkasy Oblast (collectors of 5 or more specimens), it is important to mention eight researchers, including P. Kryzhov (36 specimens), S. Bezrodnyi (24), I. Pidoplichko (20), B. Popov (17), etc. Also, with smaller series (1–4 specimens), the collectors of theriological collections were such well-known zoologists as (in chronological order): Oleksandr Brauner (w/year), Eugene Zvirozomb-Zubovsky (1911, 1926), Leonid Portenko (1922), Serhii Ivanov (1925), Oleksandr Kryshtal (1925), Andrian Doloshko (1929–1930), Mykola Sharleman (1930–1931), Semen Lubkin (1931), Oleh Yatsenia (1964), Kateryna Solohor (1969–1970), and Liudmyla

Shevchenko (1971–1988). The earliest collections with the designation ‘Kaniv Reserve’ or ‘Kaniv’ date to the following years: 1930–1931 (M. Charlemagne, 3 specimens), 1931 (S. Lubkin, 1 specimen), 1936 (O. Brauner, 1 specimen), 1940 (B. Popov, 16 specimen).

Some of them also had special publications about the region’s fauna, such as ‘On the activity of the polecats in the Kaniv district’ [Podoplichka 1930b], ‘Game fauna in the Humanshechyna’ [Doloshko 1931], and ‘Sketch of the fauna of small animals in the vicinity of the city of Korsun’ [Kryshtal 1932]. The data on Cherkasy Oblast are included in larger reviews, both old and more recent, including those authored by the mentioned collectors, such as ‘Harmful Rodents of Forest-Steppe Zone of Right Bank Ukraine...’ [Pidoplichka 1930a], ‘Geographical distribution of harmful rodents of the Ukrainian SSR’ [Kryzhov 1936], ‘Distribution of dormice (Rodentia, Gliridae) in Ukraine’ [Bezrodnyi 1991], two issues of the ‘Fauna of Ukraine’ 1956 and 1968, with descriptions of the orders of bats, insectivorans, and mustelids [Abelentsev *et al.* 1956; Abelentsev 1968].

General dataset

The specifics of the collections is that their constant accumulation over the years levels out the initially non-random nature of the collections, which is associated with different tasks of researchers and different areas of research requiring selective collection of material. Due to the large volume of collections and the summation of data from different researchers and from different periods, the collections are approaching the status of large non-selective samples that reflect the state of natural complexes². The collections suffered some losses, in particular during WW2 and as a result of uncontrolled transfer of materials for processing. For example, shrews are missing from the collection for no reason (see Table 2).

Table 1. Key specimen collectors (≥ 5 specimens) and data on the number of specimens and collection dates

Таблиця 1. Ключові колектори зразків (≥ 5 екз.) та дані про кількість зразків і дати зборів

Researcher	Specimens	Years of collection	Status in the museum
Ivan Pidoplichko	20	1926, 1927, 1929, 1930, 1936	museum employee
Oleksiy Mygulin	5	1927, 1929, до 1936	visiting specialist
Petro Kryzhov	36	1936	museum employee
Borys Popov	17	1940	museum employee
Ivan Sokur	8	1965	museum employee
Vasyl Abelentsev	9	1965, 1985	museum employee
Anatoliy Volokh	6	1974–1975	graduate student
Serhiy Bezrodnyi	24	1988–1989	museum employee
Total	125	1926–1989	

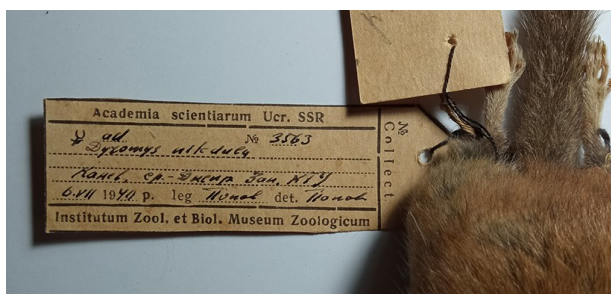
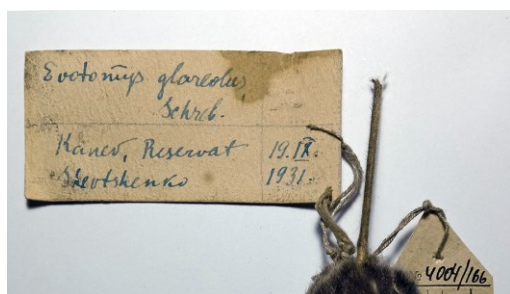


Fig. 1. Old mammal specimens from Cherkasy Oblast: (a) bank vole (*Myodes glareolus*), 19.09.1931, leg. M. Charlemagne, NMNH-z No. 2004; (b) forest dormouse (*Dryomys nitedula*), 6.07.1940, leg. B. Popov, NMNH-z No. 646.

Рис. 1. Давні зразки ссавців з Черкащини: (a) нориця лісова (*Myodes glareolus*), 19.09.1931, leg. М. Шарлемань, ННПМ-з № 2004; (b) соня лісова (*Dryomys nitedula*), 6.07.1940, leg. Б. Попов, ННПМ-з № 646.

² Moreover, it is thanks to large collections that important information about rare species is also accumulated.

Nevertheless, the collections accumulated to date contain important data on the composition and dynamics of the regional fauna and the intensity of its research [Zagorodniuk 2017]. The data on the distribution of collection specimens by families and decades are summarised in Table 2. The family level of generalisation is determined by the general sample size and corresponds to the main ecomorphological types of mammals. Obviously, with an increase of general samples (e.g. when expanding the study to other collections or in case of enlargement of the analysed region), the taxonomic level can be lowered to genera or species.

In general, in the collections from Cherkasy Oblast, the class Mammalia is represented by 12 families, the proportions of which are very different, with a clear dominance of five of them—Arvicolidae, Gliridae, Muridae, Sciuridae, and Vespertilionidae (82% in total). Some families are represented by a clearly lower than expected proportion (based on the common methods of recording and catching practiced at different times, as noted above for the family Soricidae).

Dynamics and results by periods

The motives for selecting specimens to collect and their deposition in a scientific collection are very different, as are the values of the specimens and the levels of concern for their 'fate' (preservation). In particular, early researchers probably paid attention to wild (non-synanthropic) fauna and rarely seen species. Nevertheless, there are periods of greater and lesser activity of collectors. This can be seen when analysing the data by year (in our case, by decade), as shown in Table 2. Moreover, an increase in the volume of samples naturally leads to an increase in the number of identified taxa (Fig. 2), which is generally expected, since the increase in the volume of research increases the likelihood of obtaining samples of rarer taxa. In addition, an increase in research intensity of some groups may lead to the formation of interests in others, which increases the volume of searches.

The relationship between the number of samples and the number of taxa is well known in biodiversity studies, where the use of similar sample sizes is important [Protasov 2002]. In general, this is called 'equality of research effort', i.e. comparisons of samples are only valid if they were created with approximately equal research effort. Furthermore, it is incorrect to compare diversity estimates for samples that are obviously different in size.

In fact, by analogy with diversity estimates, the author uses the concept of 'Research Effort' (RE) in this study. It is clear that a large effort will be directly proportional to the number of samples and the number of taxa recorded. Graphically, this corresponds to the greatest distance of the sample point from the beginning of both axes (Fig. 2). The larger the two values, the larger the generalised result, which can be represented by their product (RE): $RE \sim fa \times sp$. In particular, the intensity of trapping, or research effort, can be represented in different ways, including the following:

- RE1 (geometric mean) = $SQRT(N_{fam} \times N_{sp})$
- RE2 (root mean square) = $SQRT[(N_{fam}^2 + N_{sp}^2) / 2]$
- RE3 (diversity after Simpson) = $1 / \sum (p_i)^2$

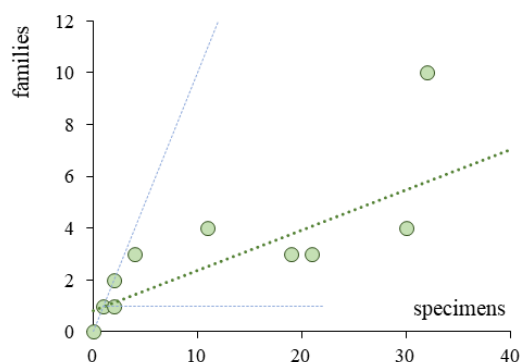


Fig. 2. The relationship between the number of specimens collected per decade and the number of families they represent (based on data from Table 2). The data distribution has two limitations, indicated by the side dashed lines: • isoline-1 (all samples represent only one family), • isoline-2 (each family is represented by one specimen).

Рис. 2. Взаємозв'язок між кількістю зібраних зразків за десятиліття і кількістю родин, які вони представляють (за даними з табл. 2). У розподілі даних є два обмеження, позначені бічними пунктирами: • ізолінія-1 (всі зразки представляють лише одну родину), • ізолінія-2 (кожна родина представлена одним зразком).

The calculations of the three analysed indices are presented in Table 3. As it can be seen, all indicators are similar and highly correlated. The RE1 and RE2 indices are essentially identical, but both of them are highly dependent on sample size and therefore vary widely. The latter imposes a limitation on their use: a significant increase in sample size (including for few species), without changing the understanding of diversity, leads to large values of both indices.

Three interdependent concepts can be assessed using the selected indicators:

- in terms of field work — completeness of trapping (census),
- in terms of the history of research — the intensity of research,
- in terms of museology — the abundance of collections.

The dynamics of research effort indicators (RE1 and RE3) over time is shown in the graph (Fig. 3). In general, the trends are similar. Two trends are clearly visible on both graphs: 1) a distinct periodicity, and 2) the decay of the waves over time. However, there are also differences.

In particular, the Simpson index shows a much flatter distribution and a redistribution (shift) of peaks. The latter is due to the high sensitivity of the diversity index to dominance or evenness. For example, in the RE3 variant, the peak value of the '1930+' class disappears, as this class has a clear dominance of one of the diversity elements (see Table 3), in particular, 37 out of 50 specimens represent two families, and there are three fewer families.

Table 2. Distribution of the total sample by families and decades (families in alphabetical order; period designations: '1910' = 1910...1919, etc.)

Таблиця 2. Розподіл сумарної вибірки за родинami і десятиліттями (родини за абеткою; позначення періодів: «1910» = 1910...1919 і т.д.)

Family	1910	1920	1930	1940	1950	1960	1970	1980	1990	2000	2010	n/d	Total
Arvicolidae	—	11	6	—	1	8	—	4	1	—	—	—	31
Canidae	—	2	—	—	—	—	1	3	1	—	—	—	7
Castoridae	—	—	—	—	—	—	5	—	—	—	—	1	6
Cricetidae (s. str.)	—	5	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	7
Gliridae	—	4	2	16	—	2	—	21	—	—	—	5	50
Leporidae	—	2	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4
Muridae	1	1	18	1	—	—	—	2	—	—	—	—	23
Mustelidae	—	—	2	—	—	—	4	—	—	—	—	—	6
Sciuridae	1	1	19	—	—	—	—	—	—	—	2	3	26
Sminthidae	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Soricidae	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Vespertilionidae	—	4	—	2	—	11	1	—	2	—	—	—	20
Total	2	32	50	19	1	21	11	30	4	0	2	10	182

Table 3. Changes in different estimates of the volume of collections over time: number of specimens and taxa and three integrative indices (period designations: '1910' = 1910...1919, etc.)

Таблиця 3. Зміни різних оцінок обсягу колекцій у часі: число зразків і таксонів і три інтегративних індекси (позначення періодів: «1910» = 1910...1919 і т.д.)

Estimate	1910	1920	1930	1940	1950	1960	1970	1980	1990	2000	2010	n/d	Total
Sums													
• families	2	10	7	3	1	3	4	4	3	0	1	4	12
• specimens	2	32	50	19	1	21	11	30	4	0	2	10	182
Indices													
• RE1	2.0	17.9	18.7	7.5	1.0	7.9	6.6	11.0	3.5	0.0	1.4	6.3	46.7
• RE2	2.0	23.7	35.7	13.6	1.0	15.0	8.3	21.4	3.5	0.0	1.6	7.6	129.0
• RE3	2.0	5.4	3.4	1.4	1.0	2.3	2.8	1.9	2.7	0.0	1.0	2.8	6.3

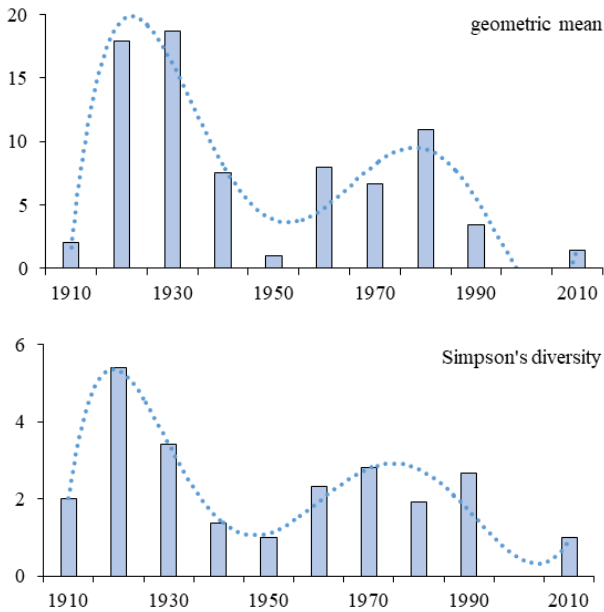


Fig. 3. Dynamics of research effort indicators in the formation of collections: RE1 (geometric mean) and RE3 (diversity, according to Simpson).

Рис. 3. Динаміка показників дослідницьких зусиль при формуванні колекцій: варіант RE1 (середнє геометричне) та RE3 (різноманіття за Сімпсоном).

Discussion

The algorithm for estimating population dynamics and proportions of rare species based on collection series of different ages has been used by the author many times, in particular, on the example of bats. Based on the proportions of species in collections of different times, the author made both forecasts of changes in the abundance of individual bat species in Ukraine [Zagorodniuk & Tkach 1996]) and estimates of changes in the number and distribution of such groups as horseshoe and long-eared bats. For example, the analysis of ancient and more modern collections showed the invasive status of *Plecotus austriacus* [Zagorodniuk & Postawa 2007], and 10 years later, in support of this assumption, the author discovered this alien bat species on the estate of the Kaniv Nature Reserve [Zagorodniuk 2018].

Thus, such algorithms, based on the study of collections, are important for the analysis of those groups whose abundance cannot be estimated by standard methods of detection and recording. In addition, it is the most accessible method for estimating faunal structure and changes in species proportions in all cases where other abundance estimates are not available.

The search revealed that a similar concept to the one developed here is described as 'collecting effort' [McCarthy 1998]. In particular, collecting effort as an integral assessment proved to be important for adjusting data in rarity studies based on museum collections. For example, the threat status and its changes over time for a number of species of monotremes and marsupials were determined using museum collections [ibid.]. Similar calculations can be made based on the analysis of the sums of observations and other records, but only collection data are subject to unambiguous verification. There are also studies that consider collecting effort in the context of how adequately collections reflect the actual distribution of taxa [Ponder *et al.* 2001]. Similar studies have been carried out in Ukraine, including by the author, based on the analysis of the total ... and verified by the collections data set (and the boundaries of geographical distribution) for such groups as pine voles, birch mice [Zagorodniuk 2015], and mole rats [Korobchenko *et al.* 2018].

The above example of the analysis of regional collections is only an exploration that should be further expanded to include the collections of other institutions, including the Zoological Museum of Kyiv National University, the collections of the Department of Population Ecology of the Institute of Zoology of the National Academy of Sciences, which holds more than one hundred mammalian specimens from Cherkasy Oblast, especially from the Kaniv Nature Reserve, as well as the collections of the Cherkasy Regional Museum of Local Lore, which probably houses valuable materials.

Such additions can more clearly outline the second wave of research that took place in the 1970s and 1990s. However, they are unlikely to reveal the beginning of the third wave, as it is *de facto* extremely vague and essentially means the end of a 100-year research cycle.

Regarding the latter, it is important to note the following: the decline in interest in collecting and field research in general does not eliminate the need to create a series of voucher specimens that confirm the presence of a species in a particular place at a particular time [Duckworth *et al.* 1993]. This is especially true of the monitoring system in nature reserves [Zagorodniuk & Shydlovskyy 2023]. Such voucher collections are the only source of knowledge available for verification, including by modern alternative methods (e.g. DNA sequence analysis), which are important for correcting and developing our knowledge about current biotic diversity and its changes. Of course, the accumulation of collections requires efforts that are often unproductive in terms of current tasks, but important for the development of future research. In fact, it is with gratitude to the collectors and researchers of the past who created the collections that this report was prepared.

Conclusions

1. The analysis of natural history museum collections allows to estimate the diversity of biota in different periods of its study and to identify changes in species abundance and taxonomic richness of communities, the importance of which is enhanced by the possibility of verifying collection data. In a certain case, such materials are valuable for the identification of little-known taxa.

2. The analysis of collections over time is a valuable source of data on changes in the proportions of species and changes in diversity indicators at the level of supraspecies groups, primarily families, which allows for certain reconstructions and, if clear trends are identified, also for making predictions about changes in the status of certain species and overall diversity indicators.

3. The dynamics of the collections is an assessment of the intensity of research efforts, and these data can be used to identify periods of greatest attention to the study of a group or region, and in some cases provide important information about the history of research and general trends in the development of research interests.

Acknowledgements

At various stages of this research, colleagues Mykola Bilyashivskiy, Vitalii Hryshchenko, Elena Artemieva, Liudmyla Shevchenko, Yevheniia Uliura, and Zoltán Barkaszi provided information and helpful advice. I am sincerely grateful to them. The author received no financial support for the research, authorship, and/or publication of this article. I am grateful to Volodymyr Rizun and Andrei Miljutin for their helpful comments on the manuscript.

References

- Abelentsev, V. I., I. G. Pidoplichko, B. M. Popov. 1956. *General Characteristics of Mammals. Insectivores, Bats*. Acad. Sci. Ukr. RSR Press, Kyiv, 1–448. (Series: Fauna of Ukraine; Vol. 1: Mammals, Is. 1). [In Ukrainian]
- Abelentsev, V. I. 1968. *The Mustelids*. Naukova Dumka Press, Kyiv, 1–280. (Series: Fauna of Ukraine; Vol. 1: Mammals, Is. 3). [In Ukrainian]
- Bezrodnyi, S. V. 1991. Distribution of dormice (Rodentia, Gliridae) in Ukraine. *Vestnik zoologii*, No. 3: 45–50. [In Russian]
- Charleman, E. V. 1915. Mammals of the neighbourhood of Kyiv. *Materials for Knowledge of the Fauna of South-Western Russia. Vol. 1*. Ed. by V. M. Artobolevsky. K. F. Kessler Ornithological Society, Kyiv, 26–92. [In Russian]
- Doloshko, A. 1931. Hunting fauna in the Humanshchyna. *Ukrainian Hunter and Fisherman*, No. 4: 30–31. [In Ukrainian]
- Duckworth, W. D., H. H. Genoways, C. L. Rose, 1993. *Preserving Natural Science Collections: Chronicle of Our Environmental Heritage*. University of Nebraska State Museum. Mammalogy Papers, 271: 1–140. <https://shorturl.at/eorS1>
- Gavriluk, M., I. Mytyai, V. Strihunov. 2022. Serhii Levkovych Samarskyi, head of the school of research into the fauna and ecology of vertebrates of the Middle Dnipro Region. *Novitates Theriologicae*, 14: 279–282. [In Ukrainian]
- Hirenko, L. L., E. F. Litvinenko. 1971. Finding of the garden dormouse (*Eliomys quercinus* L., 1776) in Ukraine. *Vestnik zoologii*, No. 1: 46–51. [In Russian]
- Kessler, K. F. 1880. On a wolverine found in Kaniv uyezd, Kyiv province. *Proceedings of the St. Petersburg Society of Naturalists*, 11 (2): 172. [In Russian]
- Korobchenko, M., I. Zagorodniuk, Yu. Illiukhin. 2018. Distribution of the greater mole rat (*Spalax microphthalmus*) in Ukraine based on materials of zoological collections. *Geod&Bio*, 16: 63–75. [In Ukrainian] CrossRef
- Kryshtal, O. P. 1932. Sketch of the fauna of small animals in the vicinity of the city of Korsun. *Materials for Regional Study of Small Animals and Birds that Feed on Them. Issue 1*. Ukrainian Academy of Sciences, Kyiv, 101–105. [In Ukrainian]
- Kryzhov, P. A. 1936. Geographical distribution of harmful rodents of the Ukrainian SSR. *Collection of works of the Zoological Museum*, 16 (1935): 33–91. [In Ukrainian]
- McCarthy, M. A. 1998. Identifying declining and threatened

- species with museum data. *Biological Conservation*, **83** (1): 9–17. [CrossRef](#)
- Mezhzherin, V. A., O. A. Mykhalevych. 1983. Relation of the density of populations of small rodents with the state of their forage base. *Ecologia*, No. 5: 49–56. [In Russian]
- Myakushko, S. 2021. Shrinkage of body size in rodents as a strategy of populations under anthropogenic conditions (results of 50 years of study of rodent populations). *Theriologia Ukrainica*, **22**: 133–143. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Myakushko, S., S. Semenyuk. 2022. Vitaliy Mezhzherin, a person with a holistic understanding of nature. *Novitates Theriologicae*, **14**: 214–217. [In Ukrainian]
- Pidoplichka, I. G. 1930a. Harmful Rodents of Forest-Steppe Zone of Right Bank Ukraine and Agricultural Importance of certain of their Groups. *Works of Agricultural Stations of USSR*, **63**: 1–107. [In Ukrainian]
- Podoplichka, I. G. 1930b. On the activity of the polecats in the Kaniv district. *Ukrainian Hunter and Fisherman*, No. 1: 15–18. [In Ukrainian]
- Ponder, W. F., G. A. Carter, P. Flemons, R. R. Chapman. 2001. Evaluation of museum collection data for use in biodiversity assessment. *Conservation Biology*, **15** (3): 648–657. [CrossRef](#)
- Protasov, A. A. 2002. *Biodiversity and Its Assessment. Conceptual Diversicology*. Institute of Hydrobiology, Kyiv, 1–105. [In Russian]
- Zagorodniuk, I. V., V. V. Tkach. 1996. The present state of fauna and the historical changes of abundance of the bats (Chiroptera) in the territory of Ukraine. *Reports of the National Academy of Sciences of Ukraine*, No. 5: 136–142. [In Ukrainian] <https://shorturl.at/jyDET>
- Zagorodniuk, I. 1999. The Theriological school-seminar and a development of theriological investigations in Ukraine. *Nature Protection in Ukraine*, **5** (1): 78–81. [In Ukrainian] <https://bit.ly/38AmwYV>
- Zagorodniuk, I., T. Postawa. 2007. Spatial and ecomorphological divergence of *Plecotus* sibling species (Mammalia) in sympatry zone in Eastern Europe. *Proceedings of the State Natural History Museum (Lviv)*, **23**: 215–224. <https://bit.ly/41ppY3H>
- Zagorodniuk, I., I. Emelianov, O. Chervonenko. 2014. Zoological collections and museums as centres of biodiversity investigations. In: Zagorodniuk, I. (ed.). *Zoological Collections and Museums*. National Museum of Natural History, National Academy of Sciences of Ukraine. Kyiv, 6–9. [In Ukrainian] <https://shorturl.at/bePY5>
- Zagorodniuk, I. 2015. Birch mice (*Sicista*) in the fauna of Ukraine: estimates of past and present abundance. *Novitates Theriologicae*, **9**: 135–141. [In Ukrainian] <https://shorturl.at/afrAY>
- Zagorodniuk, I. 2017. Zoological collections as a source of information about the state and changes of fauna, communities, and populations. *Novitates Theriologicae*, **10**: 183–189. [In Ukrainian] <https://shorturl.at/DFKZ9>
- Zagorodniuk, I. 2018. Close bat species in the Ukrainian fauna: differences and position in the structure of communities. *Theriologia Ukrainica*, **16**: 51–76. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Zagorodniuk, I. 2022a. Fifty years of the Theriological Society in Ukraine: key milestones. *Theriologia Ukrainica*, **23**: 136–156. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Zagorodniuk, I. 2022b. Zoological museums and mammal collections in Kyiv for the last two centuries: history, values, and prospects. *Geo&Bio*, **22**: 37–62. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Zagorodniuk, I., I. Shydlovskyy. 2023. Collecting and collections of zoological specimens in nature reserves. *Problems of Conservation Issues of Natural Ecosystems* (Proceedings of the All-Ukrainian Scientific Conference, July 13, 2023). Summary, 15–21. [In Ukrainian]



DZHARYLGACH ISLAND: RESULTS OF GAME MANAGEMENT RESEARCH IN 1991–2022

Ihor Sheihas 

Key words

game management, ungulates, population survey, Dzharylgach Island

doi

<http://doi.org/10.53452/TU2617>

Article info

submitted 01.02.2022
revised 23.02.2022
accepted 30.12.2023

Language

Ukrainian, English summary

Affiliations

Steppe Branch of G. M. Vysotsky Ukrainian Research Institute of Forestry and Forest Melioration (Oleshky, Ukraine)

Correspondence

Ihor M. Sheihas; Steppe Branch of G. M. Vysotsky Ukrainian Research Institute of Forestry and Forest Melioration; 62/26 Sofiivska Street, Oleshky, 75100 Ukraine; Email: shaygas2@ukr.net, orcid: 0000-0003-4018-0133

Abstract

Monitoring and surveys of the fauna in the State Enterprise ‘Skadovsk Experimental Forestry and Hunting Enterprise’ have been carried out on both the mainland and island (Dzharylgach Island) parts during annual expeditions since 1991, including since 2009 in cooperation with the Dzharylgach National Nature Park. One of the goals of these studies was to improve survey methods. The last planned wildlife survey on Dzharylgach Island was carried out on 1 February 2022. The island resembles a narrow sandy spit with a total area of 5.5 thousand hectares, which extends 42 km east of the mainland into the Black Sea. Its territory is covered with dense cereal and sedge grass, and much less often with shrubs (mainly olive). It is the widest island (up to 4 km) in the area of Hlyboka Bay. The current level of hunting intensity on the island, especially in recent years, is low. The main reason for this is the traditional change in the use of the land after the creation of a national park in the territory of the experimental hunting grounds in 2009. At the same time, given the importance of the economic and conservation status of the national park, it is necessary to fundamentally address the issue of increasing the productivity of the common territory by users of the provided lands, based on the long-term positive examples of the work of national parks in the vast majority of countries. The main objects of monitoring are the red deer (*Cervus elaphus*), the fallow deer (*Dama dama*), and the mouflon (*Ovis gmelini*). Over the 32-year period of observation, the number of deer on the island has almost halved, from 385 to 194 individuals. However, this is about 2% of the country’s deer population and 111 times higher than the average density. The situation is further complicated by the imbalanced age and sex structure of the herd. In recent years, the number of adult male deer has decreased from 32.9 to 9.9% due to unsystematic hunting in previous years and limited population regulation in recent years. The situation is similar for the island’s fallow deer population, and especially for mouflon. Thus, the search for realistic ways to regulate the quantitative and qualitative state of wild ungulates populations is the basis of faunal research on the island.

Cite as

Sheihas, I. 2023. Dzharylgach Island: results of game management research in 1991–2022. *Theriologia Ukrainica*, **26**: 176–196. [In Ukrainian, with English summary]

Острів Джарилгач: результати мисливствознавчих досліджень 1991–2022 років

Ігор Шейгас

Резюме. Моніторингові фауністичні спостереження та облікові роботи в ДП «Скадовське досвідне лісомисливське господарство» проводили на материковій та острівній (о. Джарилгач) частинах експедиціями щорічно, починаючи з 1991 р., у т.ч. з 2009 р. спільно з національним природним парком «Джарилгацький». Однією з цілей цих досліджень було вдосконалення облікових методик. Останній плановий облік чисельності диких тварин на острові Джарилгач був виконаний 01.02.2022. Острів має вигляд вузької піщаної коси загальною площею 5,5 тис. га, яка видається на схід від материка у Чорне море на 42 км. Його територія вкрита густою злаковою та осоковою трав'янистою, значно рідше — чагарниковою рослинністю (переважно маслинка). Найширший острів (до 4 км) у районі бухти Глибокої. Сучасний рівень інтенсивності ведення мисливського господарства на острові, особливо у останні роки — низький. Основна причина — традиційна зміна режиму використання угідь після створення у 2009 р. на території досвідного мисливського господарства національного парку. Разом з тим, зважаючи на важливе значення господарчого та охоронного статусу НПП, необхідно кардинально вирішувати питання підвищення продуктивності спільної території користувачами наданих угідь на багаторічних позитивних прикладах роботи національних Парків переважної більшості країн світу. Основні об'єкти моніторингу — олень благородний (*Cervus elaphus*), лань звичайна (*Dama dama*) та муфлон (*Ovis gmelini*). За 32-річний термін спостережень чисельність оленя на острові знизилася майже удвічі — з 385 до 194 особин. Та це складає біля 2% відсотків оленячого поголів'я в країні та у 111 разів переважає середню її щільність. Ускладнює ситуацію розбалансований стан статеві-вікової структури стада. За останні роки кількість дорослих самців оленя впала від 32,9 до 9,9% через безсистемні відстріли у минулі роки та обмежену регуляцію чисельності останніх років. Подібна картина склалася у острівній популяції лані та, особливо — муфлону. Таким чином, пошук реальних шляхів регулювання чисельного та якісного стану у популяціях диких ратичних тварин становить основу фауністичних досліджень на острові.

Ключові слова: мисливське господарство, копитні, обліки чисельності; острів Джарилгач.

Вступ

Практикам природокористування відомо, що основою стабільної життєдіяльності популяцій переважного числа видів мисливських звірів та птахів¹ на територіях стацій їх проживання є забезпечення оптимальних кормових та захисних умов. Гарантом такої стабільності, як правило, виступають природні якості мисливських угідь (місць, територій), де дикі тварини виводять своє потомство, харчуються, відпочивають, тобто — мають можливість нормально проживати. Але для нормалізації умов проживання, здебільшого, природних можливостей угідь (що класифікуються за різними типами) буває недостатньо.

Така обставина, у першу чергу, викликається низкою негативних чинників впливу, що зводять нанівещь високі природні якості мисливських угідь. Ситуація значно ускладнюється в критичних природних умовах, що притаманні великим намівним островам типу Бірючого [Polzyk 2020] та Джарилгача, які знаходяться у межах морських акваторій. Як приклад, типи мисливських угідь, що переважають на острові Джарилгач Скадовського ДЛМГ, мають дуже низький клас бонітету. Це, зокрема — рідколісся, заболочені луки та піски. Але попри це, такій високій щільності проживання різноманітних диких ратичних тварин на Джарилгачі, важко знайти аналоги не лише в Україні, а й у Європі.

Одна з основних причин такого феномену — природна ізоляція острова від материка широкою Джарилгацькою затокою. Внаслідок цього, практично унеможливаються міграції ратичних (як виняток — вихід взимку на материк одиничних особин по льоду затоки) [Sheigas & Sheigas 2005]. Окрім того — добре налагоджена охорона мінімалізує браконьєрський прес. Хижаки, що можуть представляти загрозу для популяцій ратичних, на острові не проживають. Але у останній час, після організації Національного природного парку «Джарилгаць-

¹ За: Закон України «Про мисливське господарство та полювання», 22.02.2000, із змінами (10.03.2017).

кий», змінився режим природокористування, значно збільшився антропогенний прес туризму, а також зросла небезпека перевипасу на піщаних ґрунтах, що може призвести до вибивання трав'янистої рослинності, зникнення окремих видів рослин, а також їх угруповань. Але, за умови оптимальної регуляції чисельності диких ратичних, дія трофічного та механічного впливу тварин на рослинні угруповання острова не є руйнівною. Встановлено, що навіть у періоди посухи не відбувається зоогенних сукцесій рослинності острова, попри досить високу щільність заселення острівних угідь тваринами-фітофагами. Захисні умови острова та існуюча кормова база дозволяють зберегти місцеві мікропопуляції інтродукованих диких ратичних за умови постійного селекційного контролю чисельності тварин.

Ценотичні комплекси диких жуйних тварин-фітофагів — один з найважливіших елементів природних світових екосистем. Вважається, що існування аридних рослинних співтовариств (у тому числі — трав'янистих біомів степів, напівпустель, пустель і т.п.) у історичному минулому зобов'язане саме життєдіяльності фітофагів, в першу чергу — крупним наземним рослиноїдним ссавцям. За своїми масштабами та роллю в природі випасання може відноситися до найважливіших глобальних факторів, що впливають на формування та стійкість наземних екосистем.

Дослідницькі екосистемні роботи на о. Джарилгач в умовах сухих псамофітових степів, які слугують основними пасовищами для місцевих диких ратичних, раніше не проводилися. Вивчення кормової бази острова, особливостей харчування оленячих та муфлону забезпечило науково-обґрунтовану організацію проведення дослідних та господарських робіт з акліматизації основних видів тварин в острівну екосистему, а також гарантувало мінімум непередбачуваних негативних практичних результатів. В східній частині острова ми організували стаціонарні спостереження за кормодобувною поведінкою диких тварин на постійній пробній площі. Про це піде мова пізніше — шляхом механічної ізоляції (огорожування) частини площі проби, розміщеній на найбільш репрезентативній ділянці острова, отримана можливість порівняльного вивчення результатів впливу випасу диких ратичних-фітофагів на структуру та стан рослинних асоціацій. Окрім того, з'явилася реальна можливість встановлення оптимального навантаження на острівну екосистему.

Мета цієї роботи — проаналізувати та узагальнити регулярні щорічні спостереження за фауністичним комплексом Джарилгача протягом 1991–2022 рр., описати зміни у острівних екосистемах та охарактеризувати динаміку угруповань «мисливських» звірів².

1. Нарис історії досліджень

З історії тематики досліджень Степового філіалу УкрНДІЛГА

Мисливськогосподарська тематика у Степовому філіалі Українського НДІ лісового господарства та агролісомеліорації (СФ УкрНДІЛГА, Олешки, Херсонська обл., Україна) почала опрацьовуватися у 1991 році за перехідною з Поліської АЛДС (агролісомеліоративної дослідної станції) науково-дослідною темою №20 «Допустимые плотности копытных в различных зонах Украинской ССР» (1989–1993 рр.). Згодом (1994–1996 рр.) у СФ УкрНДІЛГА виконувалася тема № 20 «Управление популяциями основных видов охотничье-промысловых животных в условиях лесохозяйственного производства Украины». Згідно результатів досліджень, авторським колективом розроблені Рекомендації 1993 та 1996 рр., які пройшли дослідно-виробничу перевірку. 25-річним (1997–2022) етапом мисливськогосподарських досліджень Степового філіалу стали шість різнопланових науково-дослідних робіт у мисливських угіддях України, список яких наведено у додатку.

Попри періодичну зміну тематики мисливськогосподарських досліджень у СФ УкрНДІЛГА, острів Джарилгач, «золота перлина у блакитній оправі», як прозвучало у одній із наших робіт, щорічно фігурував об'єктом спільного фауністичного пошуку Степового філіалу, а також творчих команд дослідників з різних наукових установ України.

² Рукопис отримано від автора перед війною, і доводку тексту зроблено силами редакції. — Прим. ред.

Науково-дослідні роботи з вивчення, у першу чергу — популяції оленя благородного (шляхетного) на острові Джарилгач (Скадовське лісомисливське господарство виробничого об'єднання «Херсонліс») почали проводитися згідно зі спільною мисливською тематикою СФ УкрНДЛГА-УкрНДІГіріліс з 1991 р [Sheigas 2000a].

2. Характеристику об'єктів досліджень

2.1. Острів та його біотопи

Острів Джарилгач має вигляд довгої (42 км) вузької піщаної намівної коси типу Бірючого, яка видається у східному напрямку далеко в море (рис. 1, *a–b*). Висота над рівнем моря — 0–1 м. Територія острова вкрита густою злаковою та осоковою трав'янистою, значно рідше — чагарниковою (в основному — маслинка) рослинністю. Найширший острів (біля 4 км) у районі бухти Глибокої. Загальна його площа складає 5,5 тис. га. Острівні ландшафти острова, у своїй переважній більшості, зберегли і донині історичні обриси.

Виробничо-господарський комплекс території, де знаходиться державне підприємство «Скадовське досвідне лісомисливське господарство», знаходиться у степовій лісомисливській області України та функціонує у межах одного, Скадовського адміністративного району Херсонської області. Сучасний народногосподарський профіль регіону сформувався на базі місцевих природно-сировинних ресурсів. У цілому регіон має розріджену мережу поселень. Зважаючи на кліматичні та географічні умови, значну роль у балансі матеріального виробництва мисливського господарства та острова — зокрема, все більшу роль відіграє високий рівень рекреаційного фактору території, особливо використання її для відпочинку. Значення цього фактору постійно підвищується. Одним із головних стратегічних чинників позитиву виступає широкий вихід морської акваторії парку, а також острівної території досвідного мисливського господарства до Азово-Чорноморського басейну. Важливе значення для мисливських звірів, надто ратичних, мають як пасовища, так і штучні водопої. Останні, нещодавно детально досліджені на Бірючому [Polzyk 2020], відіграють ключову роль у розподілі тварин.

2.2. Склад мисливської теріофауни

Згідно з класифікацією вищих таксонів ссавців сучасної фауни України та наукових назв їх видів, затверджених Українським теріологічним товариством НАН України [Zagorodniuk & Emelyanov 2012], фоновими видами фауністичних комплексів Національного природного парку (НПП) «Джарилгацький» та досвідного господарства виступають представники п'яти родин. Це родини оленевих (Cervidae), бикових (Bovidae), свиневих (Suidae), псових (Canidae) та Зайцевих (Leporidae), що представляють три ряди ссавців — оленеподібних (Cerviformes), псоподібних (Caniformes) та Зайцеподібних (Leporiformes). Значна частина представлених на острові їхніх видів — інтродуценти (рис. 2).

Ключовий і найпримітніший вид мисливських звірів на Джарилгачі — олені благородні. Крім оленя, на острові проживають також лань європейська та муфлон. З аборигенних крупних диких ратичних зрідка зустрічається свиня дика. З хижаків звичайними видами є лисиця руда та єнот уссурійський. Стисли характеристика видів така (табл. 1)³:

1) оленеподібні, або парнопали (Cerviformes):

а) олень «благородний» (*Cervus elaphus* Linnaeus, 1758) — перші 20 особин оленів благородних (асканійських), зі слів учасника тих подій бувшого директора Скадовського лісгоспу В. І. Омелюха, були доставлені на Джарилгач з півострова Бірючого у 1973 р. У наступні роки, з його ж слів, було проведено ще декілька випусків оленя [Шейгас 2000b]. Наразі це фоновий вид острова, його фауністична візитівка. Чисельність оленя за час спостережень поступово планомірно знижується, але ще у 1,6 рази перевищує оптимальну, визначену «Проектом організації та розвитку мисливського господарства»;

³ По тексту на позначення мисливських звірів для зручності часто вжито родовидову назву — олень, лань, муфлон, свиня, лисиця, єнот, тобто без видових означень).



Рис. 1. Острів Джарилгач та його біотопи: (а) схема острова, за google.map; (b) коса (wikimedia, автор Vadym Yunnyk), (c) рослинність на захід від маяків восени; (d) солончак з солонцями (*Salicornia*); (e) гінна ямка оленів у заболоченій місцевості; (f) штучна водойма як привабливе місце для копитних.

Fig. 1. Dzharylgach Island and its habitats: (a) map of the island, from google.map; (b) spit (Wikimedia, by Vadym Yunnyk), (c) vegetation west of the lighthouses in autumn, (d) salt marsh with *Salicornia*; (e) deer rutting pit in a marshy area, and (f) artificial pond as an attractive place for ungulates.



Рис. 2. Типові види ссавців у складі мисливської фауни острова Джалиргача: (а) обліки на реву, «ранок у гаремі», (b) Зустріч групи молодих самців муфлону на маршруті, (c) олені особливо обережні у період росту пантів; (d) баран у час «шлюбних перегонів», (e) самка муфлону з малям; червень 2014 року.

Fig. 2. Typical mammal species in the game fauna of Dzharylgach Island: (a) roar counts, 'morning in the harem', (b) meeting a group of young mouflon males on the route, (c) deers are especially cautious during the period of antler growth, (d) ram during the 'mating race', (e) female mouflon with a calf; June 2014.

- б) лань європейська (*Dama dama* (Linnaeus, 1758)) — на острові з 1989 р.; перевищення величини оптимальної чисельності — у 1,9 рази;
- в) муфлон, або баран дикий (*Ovis gmelini* Blyth, 1841) — на острові з 1993 р.; перевищення величини оптимальної чисельності — у 4,1 рази;
- г) свиня дика (*Sus scrofa* L.) — аборигенний вид, чисельність останніми роками знизилася до декількох особин невеликого гурту тварин. У мисливському господарстві були невдалі спроби повністю позбутися свині дикої на острові, але поодинокі особини пристосувалися до пресу рекреації та успішно «співпроживають» з відпочиваючими;

2) псоподібні, або хижі (Caniformes):

Не зважаючи на наявність в острівних угіддях доволі чисельної популяції хижаків — лисиці та єнота, цей факт викликає, скоріше всього, санітарно-епідеміологічну стурбованість відносно існування джерела сказу, бо класична схема харчових зв'язків «хижак-жертва» на острові не діє через відсутність тут крупних хижих ссавців (вовків та собак-волоцюг).

На материковій же частині НПП та господарства (табл. 2) вони є стихійним лімітуючим фактором зменшення чисельності диких крупних рослинних ратичних тварин, в першу чергу — сарни європейської (*Capreolus capreolus* L. 1758).

- д) лис рудий, або лисиця звичайна (*Vulpes vulpes* (Linnaeus, 1758)). Вид підлягає обов'язковому контролю чисельності;
- є) єнот уссурійський, або єнотивий пес (*Nyctereutes procyonoides* (Gray, 1834)) — своєрідний «рекордсмен» за результатами акліматизації, що заселив практично всі рівнинні мисливські угіддя України, за винятком окремих гірських районів. Цінний хутровий звір, але часто виступає активним хижаком, особливо в районах вирощування та розселення мисливських птахів, крім того, являється стійким джерелом рабічної інфекції.

3) Зайцеподібні (Leporiformes):

- ж) заєць сірий, або заєць русак (*Lepus europaeus* Pallas 1788) регулярно зустрічається на острові.

Функції регулювання та формування фауністичного комплексу на острові повністю лежать на користувачах угідь: в даному випадку — на працівниках НПП «Джарилгацький» та ДП «Скадовське досвідне лісомисливське господарство», що ведуть спільне господарство.

Хронологія основних результатів експедиційних робіт

Тут наведено результати облікових років, проведених на острові протягом 1991–2022 років. Ключові дані зведено в таблиці 1. У період 2007–2022 рр. обліки чисельності ратичних тварин традиційно відбувалися за наступною схемою: щорічний зимовий облік прогоном за допомогою високоплатформного всюдихода доповнювався обов'язковими осінніми обліками оленів під час гону та маршрутними обліками.

- 1991–1992 рр. — загальна післяпромислова чисельність оленя знаходиться в межах 320–340 особин. Структура популяції (самці : самки : цьогорічки) складає співвідношення 1.0 : 2.1 : 0.5, що близько до норми. Проведені обліки чисельності оленів протягом сезону трьома методами: за дефекаціями, під час гону, шляхом візуального обліку за допомогою 7-кратної оптики на маршруті.

- 1994 рік — проведені стандартні обліки різними методами. У порівнянні з останнім обліковим роком збільшилася чисельність дорослих самців (32,9% поголів'я). Разом з тим, знизився приріст поголів'я поточного року (до 10,5%) та кількість молодих особин 2–3 річного віку. Цей факт пов'язаний зі значним відпадом молодняку оленів пізніх окотів холодною осінню та ранньою зимою. Як приклад, у 1993 році загинули 62 оленята — фактично весь цілорічний приплід. Пізнароджені оленята ослабленими входять в зиму і гинуть.

- 1997 рік — облікові роботи на острові проведено тричі. Значно інформативнішими були результати з використанням 20–45 кратної оптики під час гону та на маршрутах.

Таблиця 1. Види копитних острова Джарилгач та дані їх обліку різного часу

Table 1. Species of ungulates on Dzharylgach Island and their survey data for different periods

Вид	1991–1992	1997	1999	2001	2005	2013	2014	2015	2016	2021	2022
<i>Cervus elaphus</i>	320–340	385	310*	301	307	194	217	227	208	188	194
<i>Cervus dama</i>	?	99	?	105	110	148	168	184	191	154	148
<i>Ovis gmelini</i>	?	109	124	140	168	221	253	374	394	251	314
<i>Sus scrofa</i>	?	?	?	?	?	15	13	14	20	15	10

* післяпромислова оцінка (березень).

Таблиця 2. Види хижих в угіддях Скадовського досвідного лісомисливського господарства та дані їх обліку різного часу

Table 2. Carnivoran species in the lands of the Skadovsk Experimental Forestry and Hunting Range and their survey data for different periods

Вид	1991–1992	1997	1999	2001	2005	2013	2014	2015	2016	2021	2022
<i>Vulpes vulpes</i>	?	?	?	17	17	60	55	65	72	46	39
<i>Nyctereutes procyonoides</i>	?	?	?	36	19	90	86	91	99	78	85

Загальна чисельність оленів склала 385 особин. Виконано обміри 32-х трофеїв селекційних самців, відстріляних на острові у зимовий період 1996–1997 рр. Серед них 14 шт. (43,8%) — перевірені приклади селекції; 8 черепів (25,0%) — олені відстріляні невірно, а 10 відстріляних самців (31,2%) — середні представники популяції, візуальна оцінка перспектив яких ускладнена через малий вік особин, що ставить під питання доцільність вилучення особин. Весняно-літні візуальні обліки диких ратичних 1997–1998, (а також 2003) років значно ускладнилися через екстремально вологі природні умови, а саме — через нехарактерно високий та густий травостан на острові.

• 1999 рік — обліки проведено двічі. Післяпромислова чисельність — 310 особин (березень місяць). Згідно результатів весняних обліків, відсоток самців складає 15,5%, в т.ч. 9,7% — трофейні рогаці. Згідно літніх обліків (перша половина липня) ці відсотки, відповідно, складають 9,9 і 9,2%. З 152 облікованих оленів (частина популяції), 119 особин (78,3%) — самиці, 92 з яких (60,5% загальної чисельності), знаходяться у репродуктивному віці (3 роки та більше). Але, поряд з цими 92-ма дорослими самками, зустрінuto лише 18 цьогорічних оленят: на 5 самок — 1 теля, тобто, за попередніми розрахунками, 3–4 з п'яти самок — ялові.

• 2000 рік — обліки проведено у березні місяці методом прогону. Загальна чисельність поголов'я склала 300 особин, в тому числі 28 дорослих самців-рогаців різного віку. Але у зв'язку з тим, що стать оленів визначалася візуально за наявністю рогів, цей показник слід вважати дещо заниженим, бо у кінці січня-лютому місяці поточного року на острові сгерями зафіксовані випадки скидання рогів найбільш перспективними самцями.

2003 рік — станом на початок року чисельність оленя, згідно опосередкованим даним за результатами обліків, виконаних різними методами, склала від 300 до 350 особин. Лань — 110 особин, муфлон — не менше 200 особин. Щорічні дані про чисельність диких ратичних уточнювалися за рахунок характеристик розміру весняного приплоду, фактів загибелі молодняка від різноманітних факторів, а також інтенсивності полювань.

• Холодна зима 2005–2006 рр. призвела до падіжу восьми голів оленя благородного (молодняку у віці 7–10 місяців). Тварини загинули від переохолодження, викликаного сильними січневими морозами, про що складений акт за участі ветеринарного фельдшера дільничої лікарні ветеринарної медицини.

• Станом на 2015 р. (середина облікового періоду) характеристика кількісного, видового та статеві-вікового складу острівних мікропопуляцій диких ссавців була наступна: олень благородний (шляхетний, асканійський) — чисельність до 220–230 особин, переважають ялові

самки та молоді олені (до 60% поголів'я); перевищення величини оптимальної чисельності, визначеної «Проектом організації та розвитку мисливського господарства» — у 1,6 рази; лань європейська — до 200 особин, серед поголів'я багато меланістів та альбіносів; перевищення оптимальної чисельності — у 1,9 рази; муфлон — до 400-530 особин, існуюча статевікова структура стада дозволяє підтримувати щорічне зростання загальної чисельності; перевищення оптимальної чисельності — у 4,1 рази.

- 2021. Передостанній облік проведено авторами під час планових облікових робіт господарства 11.02.2021. Візуальні результати: олень — 188 особин; лань — 154 особини, муфлон — 251 особина (без обліку заболоченої прилиманної території під назвою «Пиндики»).

- 2022. Останній облік проведено 01 лютого 2022 р. Візуальні результати: олень — 194 особини; лань — 148 особин, муфлон — 314 особин (без обліку заболоченої прилиманної території під назвою «Пиндики»), лис — 39 особин, єнот — 85 особин⁴.

Етапи формування фауністичних особливостей острова

Декілька історичних довідок, що характеризують певні етапи формування фауністичних характеристик острова. За перші 10 років досліджень чисельність оленя тут знизилася з 320–340 особин у 1991–1992 рр. до 300 — у 2000 році. Ми вважаємо це зниження загальної чисельності позитивним явищем, бо щільність оленя на Джарилгачі переважає відомі регіональні аналоги. Ускладнив ситуацію розбалансований стан статевікової структури стада. За 5 років кількість дорослих самців оленя впала від 32,9 до 9,9%. Причина — проведення безсистемних відстрілів, в результаті чого 25% оленів добувалися неправильно.

Крім того, переважне добування в останні роки облікового 10-річчя оленів-рогачів та, відповідно — зменшення поголів'я кращих плідників у стаді, призвело до 80-відсоткової яловості самиць оленя, що в недалекій перспективі могло загрожувати безповоротною деградацією стада. Як результат, за 31-річний термін облікових спостережень чисельність оленя асканійського на острові знизилася у 2,03 рази — з 385 до 190 особин. Навіть за умови такого позитивного процесу, щільність оленя переважає відомі регіональні аналоги. 0,018% мисливських угідь України, що складає це південно-степове острівне господарство, утримує на своїй території біля 2% відсотків оленячого стада країни. Тобто, щільність населення оленя у досвідному господарстві у 111 разів переважає середню в угіддях держави.

Як попередній висновок, можна стверджувати — за наявності значної кількості крупних рослиноїдних тварин на острові, деградація всього рослинного покриву (через трофічний вплив оленячих) в минулі роки не спостерігалася взагалі, а відносно «червонокнижних» видів рослин *Chrysopogon gryllus* (L.), *Stipa borysthena* Klok ex Prokud. та *Cladium mariscus* (L.) Pohl вона майже не виявлялася, зокрема. Разом з тим, «кормовій» ситуації острова притаманна певна циклічність. Як приклад — у листопаді 2012 та серпні 2013 років зафіксовано, порівняно з минулими роками, збіднення загального стану трав'янистого покриву острова Джарилгач. В першу чергу, на нашу думку, це явище пов'язане з періодичністю несприятливих кліматичних умов весни–літа, а також з обмеженням мисливськогосподарської діяльності на острові у останні роки, що за умови відсутності природних ворогів безумовно призводить до збільшення поголів'я популяцій диких ратичних рослиноїдних тварин-інтродуцентів.

Без ознак драматизації ситуації необхідно зауважити, що деградацію острівної мікропопуляції оленя у виробничому режимі можна припинити шляхом тимчасової (на декілька років за умови проведення постійного нагляду) заборони нерегульованого вилучення особин. Крім того, потрібно виконати систему заходів з ремонту генофонду стада, що включав би принаймні такі три складові:

- 1) проведення інтенсивного селекційного відстрілу,
- 2) підлиття «свіжої» крові,
- 3) позбавлення від небажаних кормових конкурентів.

⁴ Обліковано також птахів: фазан — 423 особини, куріпка сіра — 72 особини, ворона сіра — 39 особин.

Останній з вказаних негативних факторів набирає в останні роки все більшої ваги. Попри відсутність явних ознак деградації рослинних комплексів острова за вини диких травоядних парнокопитних, трофічне навантаження на степові екосистеми острова, де, окрім оленів, проживають до 150 ланей та значно більше 300 муфлонів, почало складати серйозну кормову конкуренцію між різними видами парнокопитних.

Особливо негативну кормову роль відіграє муфлон. Він являє собою сильну, оригінальну у виборі методів пошуку кормів, питної води, боротьбі з комахами-кровососами, потайну у відношенні до людини, тварину. Цей баран чудово прижився на острові і володіє відмінними репродуктивними показниками популяції. Хоча питання про знищення його, як мисливського виду на острові, не стоїть, період інтенсивного контролю за його чисельністю набрав певної актуальності — муфлон потребує значного зменшення щільності населення. Шляхом відстрілу, чи відселення — це питання повинні вирішити практики-мисливствознавці в результаті аналізу біологічних, виробничих та економічних причин ситуації, що склалася.

2. Методичний погляд на обліки і ведення господарства

Обліки чисельності диких тварин

Мисливське господарство як галузь та сфера суспільного виробництва, одним з основних завдань якого є науково-обгрунтоване використання державного мисливського фонду шляхом регулювання чисельності диких тварин, не може функціонувати без встановлення кількісних та якісних показників фахової регуляторної діяльності. Державний облік чисельності теріофауни взагалі, мисливських тварин — зокрема, забезпечує основу природоохоронного функціонування мисливського господарства, а також інформаційний (кількісний та якісний) фундамент ведення відповідної частини державного кадастру тваринного світу.

Крім загально-ресурсної кількісної орієнтації, результати обліків чисельності мисливських тварин дозволяють практикам-мисливствознавцям розраховувати обгрунтовані повидові річні ліміти майбутнього користування на територіях конкретних мисливських господарств в залежності від виду тварин та розміру їх оптимальної чисельності. Важливе моніторингове значення має також детальний структурний облік вилученої та залишеної в угіддях господарства частини фауністичного ресурсу.

Особливе значення у організації та плануванні раціонального мисливського господарства, як одного з видів безперервного природокористування у системі традиційного, а також у перспективі — нетрадиційного ведення (у національних або ландшафтних парках), набуває інформація про статеву-вікову структуру аборигенних популяцій диких тварин взагалі, і крупних ратичних рослиноїдних, зокрема. Значення такої достовірної інформації зростає в екстремальних умовах обмежених морською акваторією біоценозах острівних систем, екологічно більш хитких та вразливих до небажаних змін у оптимальній статеву-віковій структурі стад. Якщо у випадках з визначенням статі та віку елімінованої (вилученої) частини поголів'я (добутих під час селекційного відстрілу чи відловлених особин), як правило, особливих проблем не виникає, то обліки оленів, що залишаються жити в острівних угіддях, мають характерні особливості та створюють певні складнощі під час вибору облікових методик.

Більш ніж 30-річний моніторинг місцевої популяції оленя благородного на острові Джарилгач засвідчив, як позитивний факт, зменшення його загальної чисельності. Проміжні (періодичні) межі коливань склали від 320–340 особин у 1991–1992 рр., 385 — у 1997 р. і до 227 особин станом на 26.02.2015. Таке зниження чисельності оленів, повторюємо, ми вважаємо явищем позитивним, бо воно відбувається на фоні значного зростання поголів'я ланей та, особливо — муфлона. Відповідно, зростає об'єм інформації не лише про загальне число, а й про статеву-вікову структуру оленячих та інших стад на острові.

Визначення загальної чисельності проживаючих на острові угруповань, а також структури місцевої популяції оленя благородного (асканійського) виконувалося шляхом поєднання декількох облікових методик: пішого маршрутного обліку; обліку з автомобіля; інших облі-

ків: у період гону, за видовим та віковим складом дефекацій, за станом цементу «кілець старіння» зубів тварин, за добовими слідами та деяких інших, менше вживаних. Під час маршрутних обліків виконувалася відео-та-фото зйомка груп тварин з наступним дешифруванням знятого матеріалу, що значно збагачувало інформативність облікових робіт.

Від деяких загальноприйнятих в Україні та за кордоном (Європі) методик облікових робіт ми змушені були відмовитися. Зокрема, від зручного для використання у «одновидових» угрупованнях ратичних обліку чисельності тварин шляхом підрахунку дефекаційних купок. Тривалий досвід проведення облікових робіт (в першу чергу — крупних рослиноїдних ссавців) у досвідному господарстві на острові Джарилгач (нині — НПП «Джарилгацький») дав можливість зробити деякі методичні висновки, по-перше, щодо безпосереднього виконання обліків, по-друге, відносно підвищення достовірності їх результатів, як у конкретному господарстві, так і по методиці обліку взагалі.

Острів Джарилгач, як об'єкт та науково-дослідний полігон, володіє унікальними особливостями. З одного боку, це відносно велика за розмірами територія (степова рівнина довжиною біля 50 км, «порізана» безліччю заболочених, чистих та у різній мірі порослих очеретами, низин та озер). З іншого боку — конкретна, «закрита» для міграцій крупних ссавців острівна територія, обмежена морською акваторією. Автор мав можливість порівняти особливості виконання обліків оленевих (лось, олені шляхетний та плямистий, лань, сарна) у «відкритих» угіддях різних природних зон України з острівними. На Джарилгачі були апробовані загальноприйняті (облік на маршрутній стрічці, метод прогону, обліки на риковиську, за дефекаційними купками, перелік числа «свіжих» переходів) та деякі специфічні місцеві методи обліку тварин. Таким методом, зокрема, виступив облік ратичних нагоном з використанням автомобіля, обладнаного високою платформою для спостереження, паралельне застосування оптики, проведення відео-та-фото зйомки груп тварин за допомогою квадрокоптера з наступним дешифруванням знятого матеріалу. З іншого боку, автори відмовились від обліку тварин шляхом підрахунку дефекаційних купок та визначення «свіжих» переходів, що застосовувався нами у минулі роки, як від ненадійних в умовах багаточисельних популяцій. Ми переконалися, що гарантованою можливістю визначити «свіжість» сліду може бути лише облік малочисельних популяцій ратичних на обмежених територіях кварталних просік після «понови», якою в умовах острова бувають нечасті опади у вигляді снігу або дощу.

Найбільш прийнятним обліковим методом було застосування обліків на пішому маршруті, які можна проводити протягом цілого року. Такі обліки дають можливість (без турбування тварин) отримати, як абсолютну (особин на одиницю площі), так і відносну (на одиницю довжини маршруту) кількість тварин. Під час обліку ведеться журнал, де фіксуються зустрічі всіх груп тварин за загальною градацією: самці, самки, прибулий молодняк. Вікова структура: старші особини (більше 6 років), дорослі (4–5) років, молодняк (2–3 роки), цьогорічки. На маршруті використовується оптика змінної кратності, яка дозволяє вести спостереження та фіксацію зустрінутих груп тварин з наступним дешифруванням матеріалу. Статеві-вікова структура стад визначається під час проведення маршрутних обліків у період гону.

Термін найбільш інформативного та перспективного обліку оленів — у «піковий» період гону: кінець вересня та початок жовтня місяців.

Режим природокористування

Згідно з «Проектом організації та розвитку мисливського господарства», клас бонітету умов проживання місцевих диких ратичних склав: олень — 3,4; лань — 3,5; муфлон — 2,5. Тобто, за таксаційними розрахунками оптимальної чисельності, на острові можуть проживати: 151 олень, 104 лані та 130 муфлонів (табл. 3).

Це навіть дещо завищений ступінь оптимуму, який орієнтований на рівень ведення сучасного європейського мисливського господарства: застосування інтенсивної біотехніки (регулярної підгодівлі, грамотного селекційного відстрілу з «підливом свіжої крові», активної боротьби з хижаками), а також на високий фаховий рівень експлуатації популяцій ратичних.

Таблиц 3. Оціночні та розрахункові показники чисельності ратичних для умов острова Джарилгач

Table 3. Estimated and calculated indices of the number of ungulates under conditions of Dzharylgach Island

Вид (без <i>Sus scrofa</i>)	Клас бонітету умов проживання*	Таксаційні розрахун- ки оптимальної чи- сельності	Мінімальна чисель- ність без шкоди біо- ценозам	Максимально мож- лива чисельність
<i>Cervus elaphus</i>	3,4	151	46	114
<i>Cervus dama</i>	3,5	104	57	200
<i>Ovis gmelini</i>	2,5	130	86	131

* Згідно з «Проектом організації та розвитку мисливського господарства».

Фактично ж, враховуючи лише клас природного бонітету угідь, острів може прогодувати мінімально, без абсолютної шкоди місцевим біоценозам, удвічі меншу названої чисельності — 46 оленів, 57 ланей та 86 муфлонів. Максимально, на межі кризи, ці цифри становитимуть 114 особин оленя, 200 ланей та 131 муфлон (див. табл. 3). За даними візуального обліку з рухомої платформи нами обліковано 184 та 191 лань у 2015–2016 рр.

Режим існування «Скадовського досвідного лісомисливського господарства» значною мірою змінився у 2009–2011 роках. Головною причиною змін стало те, що у межах його території та частини акваторії Чорного моря 2009 р.⁵ створено НПП «Джарилгацький» [Sheigas 2013]. До території НПП включено 10000 гектарів земель державної власності, в тому числі 805 га земель державного підприємства «Скадовське досвідне лісомисливське господарство», що вилучаються в установленому порядку та надаються національному природному парку в постійне користування, і 6726 га земель державного підприємства «Скадовське досвідне лісомисливське господарство» та 2469 га акваторії Джарилгацької затоки Чорного моря, що включаються до складу національного природного парку без вилучення. 12 грудня 2011 року Міністерством екології та природних ресурсів України (Наказ № 516) прийняте «Положення про національний природний парк «Джарилгацький».

Раніше, з 1960 р., початку організації, згідно режиму мисливського користування у відповідності до законодавства, мисливське господарство використовувало та відновлювало поголів'я чисельності тварин, в основному крупних рослиноїдних — оленя асканійського, муфлона та лань. Паралельно вівся контроль за чисельністю хижаків. За термін 2001–2009 років працівники господарства щорічно відстрілювали 5–21 ос. лисиці та 4–38 ос. єнота уссурийського при чисельності цих хижаків 17–17 та 19–36 відповідно. При цьому особливого зростання чисельності хижаків не спостерігалось. Але, починаючи з 2010 року, прес відстрілу хижаків на материк послабшав, а на острові, у виконання вимог нового режиму природокористування в НПП, взагалі був заборонений.

Ситуація почала виходити з-під контролю в кінці 2012 року, коли, згідно з Актом обліків мисливської фауни, виконаних на острові єгерською службою в жовтні місяці 2012 року, на острівній частині Парку нараховували порядку 140 особин лисиці при нормі 0,7 на 1 тис. га (4 особини на всю територію острова). Санітарна норма перевищена у 35,5 рази. Крім того, згідно даних того ж Акту, на Джарилгачі проживали, поряд з лисицями, додатково, 180 єнотів уссурийських. Контрольний маршрутний облік спеціалістів сектору мисливствознавства ДП «СФ УкрНДІЛГА» на початку листопада 2012 року підтвердив дані про надзвичайно високу чисельність хижаків. Приймаючи до уваги надмірну чисельність хижих м'ясоїдних ссавців на о. Джарилгач, реєстрацію випадку сказу на материковій частині Парку, прийняте рішення для подачі інформації до Науково-технічної ради Парку: терміново виконати додаткові обліки для визначення норми вилучення; провести відстріл; виконати пероральну вакцинацію нір та угідь якісною антирабічною вакциною; продовжити моніторинговий контроль за чисельністю лисиці та єнота уссурийського на острові.

⁵ НПП «Джарилгацький» створено Указом Президента України за № 1045/2009 11 грудня 2009 р.

Зважаючи на серйозність ситуації, одностайним рішенням адміністрації Парку, спеціалістів Науково-технічної ради, мисливствознавців господарства та представників спеціально уповноваженого органу виконавчої влади з питань лісового та мисливського господарства було прийнято та виконано рішення про необхідність контролю за чисельністю хижаків [Sheigas 2013].

На відміну від одного із заповідних догматів минулого, згідно з яким абсолютна заповідність вважалася основою збереження дикої природи, в сучасній Україні активізувався процес створення національних парків — природоохоронних територій категорії «2» (згідно з визначенням МСОП [Sheigas 2013]). Відмінність національних парків від біосферних та природних заповідників полягає в тому, що регламент Положення про НПП дозволяє на частині земель, переданих парком без вилучення, здійснювати, крім наукової, ще й традиційну господарську діяльність відповідно до вимог «Проекту організації території парку» за умови погодження рекреаційних та господарських заходів з науково-технічною радою парку. Дотримання такого режиму природокористування показало позитивні результати в умовах природоохоронної діяльності України і багатьох країн світу, а також проявило себе як більш привабливий та відповідний сучасності варіант заповідності.

Для рівнинних лісів України, які характеризуються «розірваним» ареалом оленя благородного, вплив негативної дії клімату завдяки відносно «м'яким» зимам та відсутності високого снігового покриву відмічався лише фрагментарно. У випадках, коли статеві-вікова структура оленячого стада близька до норми (самці : самки $\approx 1:1$), терміни гону (відповідно і окотів) дозволяють новонародженим оленятам набрати вагу до початку зимового періоду та успішно пережити зиму. Коли ж вікова чи статеві структура мікропопуляції порушена, період гону затягується через участь у ньому молодих самців, відповідно затягується і період народження молодняка, який ще недостатньо сформованим входить у зиму.

Дослідження мисливськогосподарської тематики Степового філіалу УкрНДЛГА передбачає всебічне вивчення загальних питань сучасного стану, проблем та перспектив розвитку вітчизняних Національних природних парків. Позитивний та негативний досвід якісної оцінки відношення фахівців різних категорій до філософського та екологічного поняття «дика природа» взагалі, а також і до теоретичних основ розуміння «заповідність» (інформаційному терміну і способу природокористування), зокрема, сягає у далекі роки минулого століття, у роки існування колишньої необмеженої за територією держави та значно далі. Хоча вітчизняний досвід більш молодий та формується у складний період сучасного господарчого та природоохоронного реформування, йому притаманна низка характерних часу ознак.

Наприклад, у Степовій (південній) природній лісомисливській зоні на площі біля 140 тис. га високобонітетних мисливських угідь на межі двох адміністративних областей — Миколаївської та Херсонської — у 2009–2011 роках році створена та продовжується формуватися низка Національних природних парків («Білобережжя Святослава», «Олешківські піски», «Джарилгацький» та, зокрема — «Нижньодніпровський», у якому здійснюються заходи щодо його утворення) [Sheigas 2013]. Ці Парки знаходилися у стадії становлення та є важливими структурними підрозділами однієї з найвищих категорій природно-заповідного фонду регіону та країни. Входження до числа 69-ти (станом на 18.01.2010 згідно зі Списком з програми URFF) національних природних парків України трьох функціонуючих та одного створюваного НПП фактично змінює режим охорони та використання природних ресурсів (в тому числі рекреаційної діяльності) на значній за обсягом та важливій у народногосподарському комплексі території. Ці вагомі і часом кардинальні зміни порядку користування ресурсом безпосередньо стосуються долі місцевих мешканців — власників та орендарів господарств, які працювали та нині продовжують свою діяльність на території новостворених Парків.

Здавалося б, конфлікти неминучі. Але це може і має бути не так, враховуючи природоохоронну важливість цього заходу.

Ілюструємо ситуацію на прикладі вирішення проблем у НПП «Джарилгацький». Навіть короткий час активної діяльності новоствореного Парку, короткий період заборони регулю-

вання чисельності мисливських звірів на обмеженій території дався взнаки. На території НПП, де більше 50-ти років (на час створення) ведеться інтенсивне розведення оленя асканійського, більше 20-ти років — лані європейської та муфлона, збільшилася чисельність крупних рослиноїдних тварин. Більше того, заборона традиційної регуляції чисельності хижих м'ясоїдних: лисиці рудої та єнота уссурійського у Досвідному лісомисливському господарстві призвела до загрози виникнення осередку сказу на острові за умови реєстрації випадків наявності рабічної інфекції в угіддях материкової частини Парку.

Тривожне питання було оперативно зняте шляхом професійного обстеження території острова Джарилгач силами «команди спільних інтересів» — «досвідне лісомисливське господарство — науково-технічна Рада Парку», яка дала єдине вірне позитивне рішення про продовження регуляції щільності населення місцевих популяцій диких тварин. Виникла надія на своєчасність проведених заходів.

Наведені приклади вказують на доцільність оперативного використання законодавчих можливостей НПП для зняття конфліктності під час виникнення проблемної ситуації на заповідній території. З іншого боку, проведення будь-яких регуляторних заходів у заповідних природних комплексах є заходом крайнім, який по суті виступає порушенням заповідного режиму природоохоронної установи такої високої категорії режимності, якою є НПП. Особливо, якщо ці заходи стосуються природних співтовариств, що знаходяться у клімаксовому (стійкому) стані. Тому рішення про доцільність проведення регулювання стану порушених природних комплексів Парку повинно прийматися дуже зважено.

Обґрунтування та винесення експертного висновку має бути всебічним та експериментально підтвердженим. Особливу вагу зваженість під час здійснення відновлювальних робіт у корінних заповідних комплексах має у антропогенно порушених біогеоценозах півдня України. Тому конкретний позитив від збереження, відтворення цінних природних та історико-культурних комплексів, а також відродження місцевих традицій природокористування на територіях з режимом НПП можливий лише за умов безкомпромісного додержання порядку охорони заповідних комплексів та об'єктів, безумовного дотримання режиму заповідності.

3. Вивчення особливостей кормової бази диких ратичних

Дослідження проведено на постійній пробній площі (ППП) на острові Джарилгач ДП «Скадовського досвідного лісомисливського господарства».

У 2010 р. співробітниками сектору мисливствознавства у кв. № 126 (єгерський обхід № 2, острів Джарилгач ДП «Скадовське досвідне лісомисливське господарство», р-н мисливської бази та єгерського кордону) була закладена 2-секційною (одна секція огорожена металевою сіткою) постійна пробна площа (ППП) розміром 0,02 га. Мета закладання пробної площі — вивчення стану кормової бази крупних диких рослиноїдних тварин на острові та розробка рекомендацій щодо її оптимізації. Був складений та завірений сторонами (відповідальними співробітниками ДП «СФ УкрНДЛГА» та «Скадовське досвідне лісомисливське господарство») АКТ здачі-приймання ППП під охорону.

Після обробки матеріалів польових досліджень (гербарних зборів та обстежень) на двохстах 1 м^2 стаціонарних пробних ділянках в межах секцій А (незагороджена частина постійної пробної площі — 100 м^2) та В (загороджена частина — 100 м^2) 6–9 липня 2011 р., 9–12 листопада 2012 р. та 10–13 липня 2014 р. визначений стан основних трав'янистих видів кормів та проективне вкриття ботанічним видом *Chrysopogon gryllus* (L.) Trin (Золотобородником цикадовим), що підлягає охороні, у 2011 році за допомогою палетки на загальному планшеті, а у 2014 році — на фото-планшеті (рис. 3 а–б).

Найбільш масовими у ефемерово-різнотравно-золотобородниковому співтоваристві пробної площі виступають не більше 10 видів вищих квіткових рослин. Зменшення ценотичного різноманіття співтовариства на ППП, порівняно з острівним, відбулося через незначну територію проби, а також є свідченням певного пасовищного навантаження на рослинність. Масові види складають фітомасу фітоценозів, кормові рослини з цього списку — біля 30%. Особ-

ливо слід відмітити маслинку вузьколисту, яка слугує кормом для оленячих протягом всього року: спочатку це — гілки та листя, а пізніше, в кінці вегетаційного періоду — плоди.

Золотобородник цикадовий, *Chrysopogon gryllus* (L.) (рис. 4), — основна кормова рослина на пробній площі, але найбільш активно він поїдається у весняно-літній період (до того, як загубляють тканини). *Chrysopogon gryllus*, хоча й займає певну площу в угрупованні, утворює доволі бідну не лише у кормовому, але й в ценотичному плані асоціацію, бо щільна, що розростається по поверхні, дернина виду часто перешкоджає проникненню нових видів.

У випадку ж відмирання стовбурів у старих та старіючих особин, а також об'їдання їх тваринами, в дернині проростають багато видів багаторічних рослин: комиш, свинорий (цинодон пальчастий), молочай та інші. Ці явища, спрямовані на видове збідніння та захаращення відмерлою дерниною, особливо характерні для загородженої території ППП. Хоча чотири сезони проведення обміру ступеню об'їдання та проективного покриття — незначний термін для висновків, але в умовах постійного помірного об'їдання представники *Chrysopogon gryllus* на незагородженій частині проби виглядають значно краще (рис. 4 б).

Назви типових рослинних асоціацій та їх основних видів, характерних для обох (загородженої та вікритої) частин ППП, а також їх % на території проби вказано в Додатку 2.

Золотобородник є фоновією рослиною, що входить до кормової бази оленевих на острові, а одночасно є «червонокнижним» видом, які охороняються у ботанічному заказнику «Джарилгачський», розміщеному за 3 км від проби.

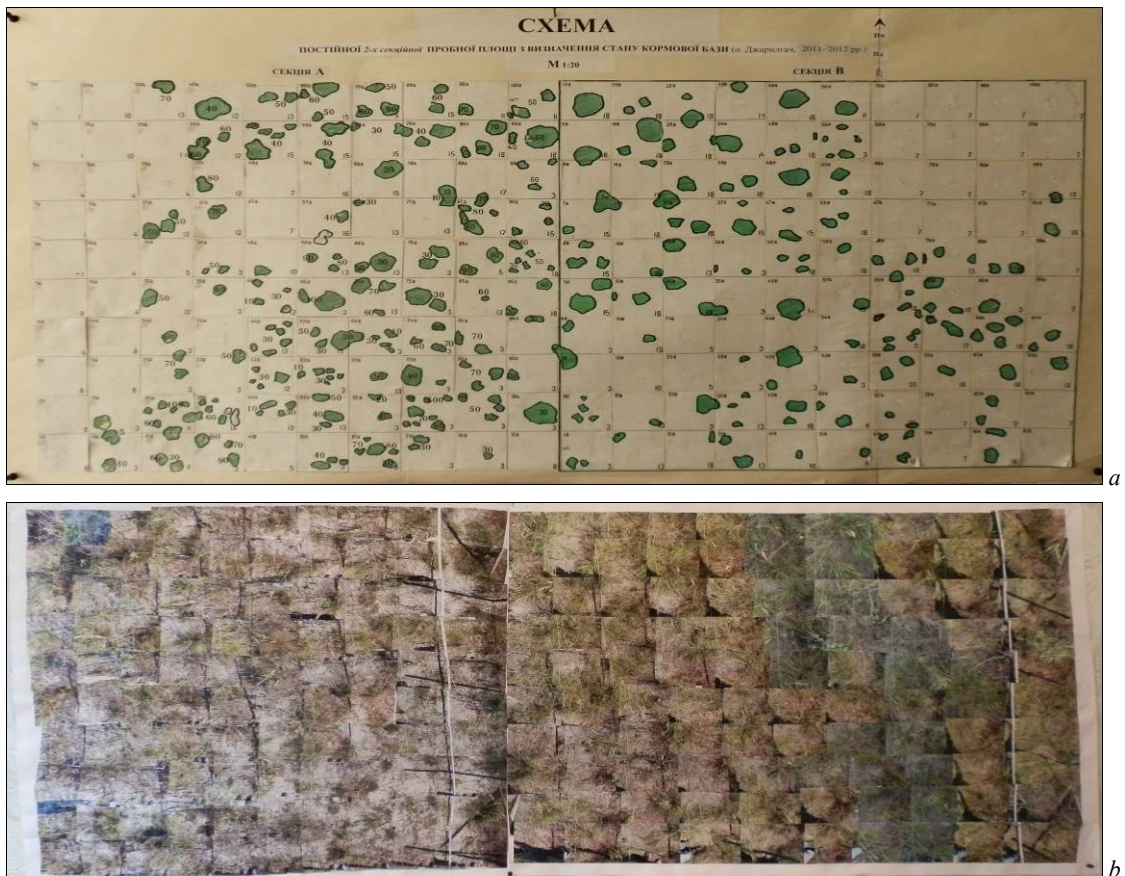


Рис. 3. Розміщення *Chrysopogon gryllus* (L.) на постійній пробній площадці на о. Джарилгач: (а) рисунок 2010 р., (б) фото-планшет розміщення цього ж виду на ППП у 2014 р. Кожна секція (ліва та права) — 0,01 га (10 x 10 м).

Fig. 3. Location of *Chrysopogon gryllus* (L.) at the permanent experimental site on Dzharilgach Island: (a) picture from 2010, (b) photo-plot of the same species at the PES in 2014. Each section (left and right) is 0.01 ha (10 x 10 m).



Рис. 4. *Chrysopogon gryllus* (L.): (a) окремі рослини, (b) погризи копитними у весняно-літній період.
 Fig. 4. *Chrysopogon gryllus* (L.): (a) separate plants, (b) signs of grazing by ungulates in spring and summer.

Угрупування золотобородника разом зі *Stipa borysthenea* (ковилою дніпровською) в Україні знайдене тільки на о. Джарилгач, а найближче спільне їх зростання знаходиться на ділянках надморських кіс румунської частини Дунаю. Проективне вкриття золотобородником на ППП таке: секція А — 9,22%, на секції В — 8,07%, в середньому на пробній площі — 8,64%. Це свідчить про те, що ця рослина, попри віддаленість ППП від згаданого заказника, на острові не є рідкісною, і ця рослина є одним із типових кормів оленя й лані, хоча ступінь її споживання незначна (секція проби А).

2012 рік. Після обробки матеріалів польових досліджень (гербарних зборів та обстежень) на ста 1 м² стаціонарних пробних ділянок секції А (незагороджена частина постійної пробної площі у кв. № 126 острова Джарилгач) 09–12 листопада 2012 р., визначений стан поїдання основних трав'янистих видів кормів та проективне вкриття острівних мисливських угідь видом *Chrysopogon gryllus*, що підлягає охороні на території республіканського заказника. На секції А визначалася кількість молодих рослин, що з'явилися протягом року. Ступінь споживання *C. gryllus* тваринами станом на липень 2011 року (секція проби А) визначена, як незначна. Згідно наших спостережень, проведених у липні місяці, коли відбувався початок загущення рослинних кормів цієї групи рослин, приблизно в таких же межах *C. gryllus* об'їдається крупними рослинотними тваринами на всій території острова.

Дослідні роботи 2014 року. Влітку 2014 року (10–13.06) була визначена репродуктивна здатність *Chrysopogon gryllus* на секціях А та В ППП (див. рис. 3). Характеристика рослинного угрупування та стан об'їдання *C. gryllus* (L.) визначилася окомірною, а репродуктивна здатність — в результаті обліку динаміки кількості окремих рослин (багаторічних кущів та відокремлених молодих рослин) на пробі протягом 2011–2014 років (табл. 3). Обліковували лише молоді рослини, що з'явилися в рік обліку. Зміни числа загиблих та деградованих старих кущів *C. gryllus* на секціях не фіксували. Кожна з двохсот 1 м² ділянок була сфотографована та оформлена у планшет (див. рис. 2 а–б).

Результати обліків 2011–2014 років. Секція А (негороджена, тобто доступна рослинотним тваринам): за обліковий період з'явилося 142 молоді рослини (75,5% оновлення); секція В (огорожена): з'явилося 80 молодих рослин (46,8% оновлення).

Як попередній висновок, можна стверджувати, що, за наявної чисельності крупних мисливських рослинотних тварин на острові Джарилгач, деградація загального рослинного покриття (через трофічний вплив оленевих) в минулі роки не спостерігалася взагалі, а відносно «червонокнижних» *Stipa borysthenea* та *Cladium mariscus* вона не виявлялася, зокрема.

Таблиця 3. Репродуктивна здатність *Chrysopogon gryllus* (L.)Table 3. Reproductive capacity of *Chrysopogon gryllus* (L.)

Роки обліків	Секція А (відкрита)		Секція В (загороджена)	
	Загальна кількість рослин	Загальна кількість молодих рослин /%	Загальна кількість рослин	Загальна кількість молодих рослин /%
2011	188	—	171	—
2012	—	77/ 40,9	—	—
2014	—	65/34,6	—	80/46,8
2011–2014	—	142/75,5	—	80/46,8

Разом з тим, починаючи з 2012 р. зафіксовано, порівняно з минулими роками, зменшення запасу трав'янистого покриву острова Джарилгач (загальний вихід сіна у місцевих рослинних моно співтовариствах невисокий та складав у 2010 р. 5,4–9,5 ц/га). У першу чергу, на нашу думку, це явище пов'язане з несприятливими кліматичними умовами весни-літа 2012–2013 років, а також з обмеженістю господарської діяльності (не проводиться належним чином регуляція чисельності крупних рослинодних ссавців) на острові у два останні роки. Під час облікових робіт 2014 р. (у січні і особливо у липні) спостерігалися окремі ділянки *C. gryllus* на території заказнику та поза нею, де золотобородник був повністю об'їдений тваринами.

Висока ступінь використання зеленої маси молодих рослин спостерігалася, зокрема, на секції А проби (див. рис. 3). Разом з тим, репродуктивна здатність «червонокнижного» *C. gryllus* на пробній площі виявилася значною: 46,8% на загородженій та 75,5% — на доступній тваринам секції. Незначного терміну спостереження не досить для кардинального висновку, але можливе припущення відносно прояви реакції компенсаторного росту пошкоджених тваринами рослин, відомого у рослинництві. На користь даного припущення свідчить відмінний багаторічний стан «червонокнижних» рослин острова за умови значних чисельностей острівної популяції крупних рослинодних тварин.

2013-й рік для ДП «Скадовське досвідне ЛМГ» видався складним: 19 місяців на острові відсутнє будь-яке, навіть мінімальне селекційне вилучення тварин і, як результат, чисельність тварин зашкалює. Врятувала лише волога весна, яка забезпечила середній за запасом травостій. Мисливська оцінка кормової та захисної якості угідь острову — IV–V бонітети, найнижчі за якістю в регіоні. 1000 гектарів цієї південної напівпустелі теоретично можуть прогодувати 5 оленів, 15 сарн, 5 муфлонів. Але кожна тисяча гектарів Джарилгача годує 39 оленів, 30 ланей та 45 муфлонів. Це за даними січневих обліків 2014 року. Зважаючи на хороші умови для відновлення поголів'я, чисельність ратичних на острові значно зросла. Маємо критично високу щільність населення муфлонів, оленів, ланей (серед них безліч альбіносів та меланістів) без виконання зоотехнічних заходів з профілактики хвороб та загального моніторингу стану популяцій. Особливе занепокоєння визиває різке, неконтрольоване зростання чисельності муфлона європейського на острові (рис. 5 а).

Обліки муфлонів 2014 року. Обліки чисельності проведені 17 січня 2014 р. спільно співробітниками мисливського господарства, національного парку, сектору мисливствознавства та за участі старшого державного інспектора ДЕІ Північно-Західного регіону Чорного моря, зафіксували 253 муфлони на острівній частині господарства (Парку).

Згідно з нормативами, вони можуть дати приріст від 40 до 95 ягнят. Волога весна та початок літа забезпечили хорошу кормову базу в першій половині 2014 року. Окоти самок муфлона пройшли успішно. Під час обліків 12.06.2014 були одночасно зафіксовані різними обліковцями у різних частинах острова різні групи та одиночні самки муфлона з ягнятами. В одній з груп одночасно обліковано 240 муфлонів різної статі та віку. Таким чином, загальна чисельність муфлона у 2014 р. складала понад 300 особин. Тварини абсолютно спокійні, мало бояться людини, бо другий рік не проводяться полювання, і постійно, практично без перерви, пасуться. Стан трав'янистого покриву, як видно на фото (рис. 5 а), у доброму стані.



Рис. 5. Муфлони о. Джарилгач: (а) стадо на випасі, (б) пошкодження кінчиків рогів у дорослих особин.
 Fig. 5. Mouflon on Dzharylgach Island: (a) a grazing herd, (b) damage to horn tips in adults.

Розрахунки оптимальної чисельності диких тварин, згідно з «Проектом організації та розвитку Скадовського досвідного лісомисливського господарства», встановили орієнтовні межі допуску: стан кормової бази «дозволяє» проживати на острові 151 оленю, 104 ланям та 130 муфлону (див. табл. 2). Таке рівне співвідношення чисельності видів може бути пояснено формуванням стабільної гільдії, до складу якої вони входять. Аналіз гільдії великих фітофагів є у відповідних статтях щодо фауни України: [Vyshnevsky 2002; Zagoodniuk 2007]. Як слідує з описів видів [Korneev 1965], розмірне співвідношення суміжних видів наявної гільдії складає: сарна — 100–130 см, лань — 130–140, свиня — 150–180, олень — 200–250 см, що цілком відповідає очікуваним значенням за сталою Хатчінсона ($HR = 1,27$).

На жаль, 31-й рік авторських спостережень констатує небезпечну тенденцію збільшення погोलів'я диких ратичних. Фактична чисельність тварин, особливо муфлона, виду з потужним репродуктивним потенціалом, значно перевищує оптимум. Ситуація ускладнюється на фоні періодичного ослаблення кормової бази острова, зафіксованого на двохсекційній постійній пробній площі, а також відсутності необхідного консенсусу та стратегії спільного природокористування НПП «Джарилгацький» та ДП «Скадовське ДЛМГ».

Певну занепокоєність визивають результати епізоотичних обстежень території острова та клінічних спостережень 2011–2012 років, виконаних спеціалістами Скадовського управління ветеринарної медицини. Аналіз патологічного матеріалу виявив анатомічні дефекти та хвороби кінцівок, очей, а також рогових утворень, генетичні аномалії, паразитарні захворювання у муфлонів та деяких особин ланей, що можуть призводити до відставання в рості та кахексії. На жаль, майже десятиліття подібна серйозна діагностика не проводилась, що значно підвищує ризики існування безконтрольно покинутого складного фауністичного комплексу в умовах закритої напівпустельної острівної системи півдня України. Термінове діагностування санітарного стану популяцій диких ратичних тварин — єдина запорука та гарантія збереження життєздатності унікального (не лише для України) природного об'єкту.

Утримання у стабільному стані, в жорстких напівпустельних степових біоценозах острівної території, переушільнених популяцій крупних рослинних ратичних потребують, по-перше — усвідомлення складності та серйозності фактичної ситуації на острові, по-друге — концентрації спільних наукових та господарчих зусиль для безкомпромісного вирішення проблеми [Sheihas 2021]. Зокрема, перевищення величини оптимальної чисельності, визначеної «Проектом організації та розвитку мисливського господарства», становить для оленя — 1,6 рази; лані — 1,9 рази; муфлона — 4,1 рази. Це буде проблематична ситуація, яка вимагає постійного контролю та значних господарських зусиль. Шляхом для зниження пресу ратичних на острівні ценози, альтернативним мисливству, може стати переселення тварин на огорожену частину материкової території Парку.

Деякі ризики переселення

Не факт, що екологічно збалансовані в минулому природним відбором популяції сайгаків, верблюдів, куланів, оленів чи бабаків з шакалами та корсаками в зоні досліджень будуть оптимальними на теперішній час. Потрібно зважити на неминучу похибку, пов'язану з доволі різкими змінами клімату у регіоні, що призвело до змін кормової бази тварин та умов їх проживання. Першочергової уваги, як вид з найбільшим індексом загрози, потребує муфлон. Для цього агресивного виду з потужним репродуктивним потенціалом, характерні амплітудні перепади чисельності: за історичною довідкою, на сусідньому Бірючому його чисельність у 1976 році складала 10 особин. Згодом був пік росту у 987 (1992 р.) голів, а потім різке скорочення поголів'я до 27 особин узимку 1997–1998 рр., тобто за 20 років стадо зросло з одиничних особин до тисячі і знову скоротилося до одиниць [Domnich 2003].

Можливими кандидатами на переселення мають бути степові (лісостепові) види антилоп, в тому числі — сайга татарська, *Saiga tatarica* (Linnaeus, 1766). Але слід пам'ятати про деякі її видові фізіологічні особливості, зокрема схильність до епізоотій. Таким переселенцем, імовірно, може виступити кулан (*Eguus hemionus* Pallas, 1775), як аналог диких коней, древнім нащадком яких був тарпан (*Eguus ferus* або *E. gmelini*) — останнього дикого тарпана убили на території сучасної Херсонщини близько 100 років тому [Sokur 1991].

Для мінімізації ризиків стратегія переселення ратичних повинна виконуватися за наступними етапами: обстеження фактичного стану тварин на острові; підбір та апробація життєздатності майбутніх видів-вселенців у материковому вольєрі; вибір методів виселення ссавців з острова та вселення «переселенців» на материк.

Подяки

Автор висловлює щирі подяки своїм колегам Ігорю Загороднюку (Національний науково-природничий музей НАН України, Київ) та Ігорю Гулику (Поліський філіал НДІ лісового господарства та агролісомеліорації, м. Житомир) за підтримку дослідження. Протягом всього часу дослідження проводилися відповідно до планових тем сектору мисливствознавства НДІ лісового господарства та агролісомеліорації (Олешки).

References

- Domnich, V. I. 2003. Comparative assessment of the forage availability of the European mouflon on the spit Biryuchy Island and in the zoological park 'Tavria'. *Bulletin of Dnipropetrovsk University: Biology. Ecology*, **11** (1): 121–125. [In Russian]
- Korneev, O. P. 1965. *Key to Mammals of Ukrainian SSR. Second Edition*. Soviet School Press, Kyiv, 1–236. [In Ukrainian]
- Polzyk, M. 2020. Large herbivores in restricted ecosystems: assessment of water sources value by high-usage movement pathways at Byriuchy Island spit. *Theriologia Ukrainica*, **20**: 39–45. [CrossRef](#)
- Sheigas, I. N. 2000a. Study of the population of wild ungulates. In: Kotenko, T. I., Y. R. Sheliag-Sosonko (eds). *Biodiversity of Dzharlygach: Current State and Ways of Conservation*. Institute of Zoology, NAS of Ukraine, Kyiv, 93–94. (Supplement 16 to 'Vestnik zoologii'). [In Russian] <https://shorturl.at/kJR04>
- Sheigas, I. N. 2000b. Impact of introduced ungulates on island ecosystems. In: Kotenko, T. I., Y. R. Sheliag-Sosonko (eds). *Biodiversity of Dzharlygach: Current State and Ways of Conservation*. Institute of Zoology, NAS of Ukraine, Kyiv, 101–102. (Supplement 16 to 'Vestnik zoologii'). [In Russian] <https://shorturl.at/kJR04>
- Sheigas, I. M., M. I. Sheigas. 2005. Types of hunting grounds that maximally provide forage and protective conditions for wild animals-phytophages in the conditions of the Southern Steppe of Ukraine. *Scientific Bulletin of the Ukrainian State Forestry University*, **15** (1): 102–107. [In Ukrainian]
- Sheigas, I. M. 2013. Dzharlygach Island. The impact of nature management regime on the status and abundance of certain game species. In: *Innovative Agrotechnologies in the Context of Climate Change. Issue 2*. Materials of the International Conference. Publishing house of Tavria State Agrotechnological University, Melitopol, 190–193. [In Russian]
- Sheihas, I. M. 2021. Characteristics of limiting factors affecting the state of hunting resources of Ukraine. *Theriologia Ukrainica*, **21**: 141–151. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Sokur, I. T. 1991. *Historical Changes and Exploitation of The Mammalian Fauna of Ukraine*. Publishing house of the Academy of Sciences of the Ukrainian SSR, Kyiv, 1–84. [In Ukrainian]
- Vyshnevsky, D. O. 2002. Analysis of the ungulate communities in Ukraine from the position of Hutchinson's constant. *Bulletin of Luhansk Pedagogical University. Biological Sciences*, No. 1 (45): 195–197. [In Ukrainian] <https://shorturl.at/cflQV>
- Zagorodniuk, I. 2008. Mammal diversity and species richness of guilds. *Scientific Bulletin of Uzhhorod University. Series Biology*, **24**: 11–23. [In Ukrainian] <https://shorturl.at/ivE04>
- Zagorodniuk, I. V., I. G. Emelyanov. 2012. Taxonomy and nomenclature of mammals of Ukraine. *Proceedings of the National Museum of Natural History*, **10**: 5–30. [In Ukrainian] https://u.to/hyg_IA

Додаток 1

Список тематики науково-дослідних робіт 1997–2022 років, які велися в Державному підприємстві «Степовий філіал Українського науково-дослідного Інституту лісівництва та агролісомеліорації» (ДП «СФ УкрНДІЛГА») і включали аналіз динаміки мисливської фауни державного підприємства «Скадовське досвідне лісомисливське господарство» та острова Джарилгач, як складової його територіальної частини.

- 1) І. Шейгас, М. Гунчак, Т. Вовк, В. Задійко, М. Лушак. 1997–2000. Звіт про науково-дослідну роботу з теми № 20 «Факторний аналіз умов формування стійких популяцій основних видів мисливської фауни України». Підтеми I та II. Заклучний. № держреєстрації 0193U027118. КП 00994070. Керівник теми І. Шейгас. Цюрупинськ, 2000. 1–106.
- 2) І. М. Шейгас, М. С. Гунчак, Т. П. Вовк, М. В. Банік, Є. В. Скоробогатов, В. В. Задійко, М. І. Гудзь, Д. І. Шейгас. 2001–2004. Звіт про науково-дослідну роботу з теми №16 «Вивчити закономірності формування популяцій основних видів великих хижих звірів України (ведмідь, вовк, лисиця, єнот уссурійський) та розробити заходи щодо попередження їх негативного впливу на продуктивність мисливського господарства». Підтеми I та II. Заклучний. № держреєстрації 0101U005118. КП 00994070. Керівник теми І. М. Шейгас. 2004. 1–148.
- 3) І. М. Шейгас, Г.О. Базова, М. І. Гудзь. 2005–2009. Звіт про науково-дослідну роботу з теми № 12 «Дослідити динаміку популяцій, живлення, міграційну поведінку реінтродукованих та інтродукованих мисливських тварин в Україні». Заклучний. № держреєстрації 0105U005118. КП 00994070. Керівник теми І. М. Шейгас. 2009. 1–170.
- 4) І. Шейгас, В. Шевчук, І. Гулик, С. Семенюк, Г. Базова. 2010–2014. Звіт про науково-дослідну роботу за темою № 17 «Дослідити особливості організації та ведення мисливського господарства в Україні в сучасних умовах». Заклучний. № держреєстрації 0110U001921. КП 00994070. Керівник теми Шейгас І. 2014. 1–356.
- 5) І. Т. Гулик, І. М. Шейгас. 2015–2019. Звіт про науково-дослідну роботу за темою № 09 «Удосконалити методи обліку чисельності мисливських тварин». Заклучний. № держреєстрації 0115U001194. КП 00994070. Керівник теми І.Т. Гулик. 2019. 1–127.
- 6) І. М. Шейгас, І. Т. Гулик. 2020–2022. Проміжні звіти про науково-дослідну роботу за темою № 14 «Дослідити фактичну та визначити оптимальну чисельність основних ратичних мисливських тварин (лось, олень благородний, козуля, кабан, олень плямистий, муфлон, лань) в розрізі природних лісомисливських областей України. 2020–2022 рр.» Виконані дослідження у Поліській, Лісостеповій, Степовій та у Карпатській природних зонах.

Додаток 2

Типові для острова рослинні асоціації та їх основні видові представники, характерні для обох (загородженої та вікритої) частин ППП, а також їх % на території проби.

1. Маслинкова: *Elaeagnus angustifolia* L. (Маслинка вузьколиста); 2,0.
2. Тамариксово-золотобородникова: *Tamarix ramosissima* Ledeb. (Тамарикс галузистий), *Chrysopogon gryllus* (L.) Trin (Золотобородник цикадовий), *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. (Очерет звичайний, південний), *Carex colchica* J. Gay (Осока колхідська); 1,0.
3. Золотобородниково-молочайна: *Chrysopogon gryllus* (L.) Trin (Золотобородник цикадовий), *Euphobia seguierana* Neck. (Молочай Сегієрів), *Carex colchica* J. Gay (Осока колхідська); 21,5.
4. Молочайно-осокова: *Euphobia segueiriana* Neck. (Молочай Сегієра), *Carex colchica* J. Gay (Осока колхідська), *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. (Очерет звичайний, південний); 3,5.
5. Очеретяно-осокова: *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. (Очерет звичайний, південний), *Carex colchica* J. Gay (Осока колхідська), *Euphobia segueiriana* Neck. (Молочай Сегієра); 2,0.
6. Солонцево-метлюгова: *Salicornia europaea* L. (*S. herbacea* (L.) L.) (Солонець європейський, трав'янистий), *Apera spica-venti* (L.) Beauv. (Метлюг звичайний), *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. (Очерет звичайний та південний); 0,0.

7. Ситниково-очеретяна: *Juncus maritimus* Lam. (Ситник приморський), *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. (Очерет звичайний, південний), *Carex colchica* J. Gay (Осока колхідська); 10,5.
8. Молочайно-пирійна: *Euphobia seguierana* Neck. (Молочай Сергієв), *Elytrigia elongata* (Host) Nevski (Пирій видовжений), *Apera spica-venti* (L.) Beauv. (Метлюг звичайний); 3,0.
9. Молочайно-метлюгова: *Euphobia seguierana* Neck. (Молочай Сергієв), *Apera spica-venti* (L.) Beauv. (Метлюг звичайний), *Dianthus bessarabicus* Klok. (Гвоздика бесарабська); 0,5.
10. Маслинково-очеретяна: *Elaeagnus angustifolia* L. (Маслинка вузьколиста), *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. (Очерет звичайний, південний), *Carex colchica* J. Gay (Осока колхідська); 2,5.
11. Золотобородниково-ситникова: *Chrysopogon gryllus* (L.) Trin (Золотобородник цикадовий), *Juncus maritimus* Lam. (Ситник приморський), *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. (Очерет звичайний, південний); 4,0.
12. Золотобородниково-осокова: *Chrysopogon gryllus* (L.) Trin (Золотобородник цикадовий), *Carex colchica* J. Gay (Осока колхідська), *Euphobia seguierana* Neck. (Молочай Сергієв), *Festuca beckeri* (Hack.) Trautv. (Костриця Беккера); 5,5.
13. Маслинково-осокова: *Elaeagnus angustifolia* L. (Маслинка вузьколиста), *Carex colchica* J. Gay (Осока колхідська), *Chrysopogon gryllus* (L.) Trin (Золотобородник цикадовий); 9,0.
14. Золотобородниково-кострична: *Chrysopogon gryllus* (L.) Trin (Золотобородник цикадовий), *Festuca beckeri* (Hack.) Trautv. (Костриця Беккера), *Elaeagnus angustifolia* L. (Маслинка вузьколиста); 1,0.
15. Золотобородниково-очеретяна: *Chrysopogon gryllus* (L.) Trin (Золотобородник цикадовий), *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. (Очерет звичайний, південний), *Carex colchica* J. Gay (Осока колхідська), *Euphobia seguierana* Neck. (Молочай Сергієв); 9,0.
16. Маслинково-ситникова: *Elaeagnus angustifolia* L. (Маслинка вузьколиста), *Juncus maritimus* Lam. (Ситник приморський), *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. (Очерет звичайний, південний), *Carex colchica* J. Gay (Осока колхідська), *Chrysopogon gryllus* (L.) Trin (Золотобородник цикадовий); 1,5.
17. Золотобородниково-гвоздична: *Chrysopogon gryllus* (L.) Trin (Золотобородник цикадовий), *Dianthus bessarabicus* Klok. (Гвоздика бесарабська), *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. (Очерет звичайний, південний), *Carex colchica* J. Gay (Осока колхідська); 1,5.
18. Золотобородниково-очеретяно-осокова: *Chrysopogon gryllus* (L.) Trin (Золотобородник цикадовий), *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. (Очерет звичайний, південний), *Carex colchica* J. Gay (Осока колхідська); 20,0.
19. Золотобородниково-очеретяно-маслинкова: *Chrysopogon gryllus* (L.) Trin (Золотобородник цикадовий), *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. (Очерет звичайний, південний), *Elaeagnus angustifolia* L. (Маслинка вузьколиста), *Carex colchica* J. Gay (Осока колхідська); 1,0.
20. Золотобородниково-ситниково-осокова: *Chrysopogon gryllus* (L.) Trin (Золотобородник цикадовий), *Juncus maritimus* Lam. (Ситник приморський), *Carex colchica* J. Gay (Осока колхідська); 1,0.