

RED DEER (*CERVUS ELAPHUS*) IN THE CHORNOBYL BIOSPHERE RESERVE: MONITORING, ECOLOGY, AND BEHAVIOUR

Sergiy Zhyla 

Key words

red deer, monitoring, ecology, behaviour, landscape of fear, deer digging waterholes, Chornobyl

doi

<http://doi.org/10.15407/TU2414>

Article info

submitted 19.09.2022

revised 06.12.2022

accepted 30.12.2022

Language

Ukrainian, English summary

Affiliations

Chornobyl Radiation and Ecological Biosphere Reserve (Ivankiv, Ukraine)

Correspondence

Sergiy Zhyla, Chornobyl Radiation and Ecological Biosphere Reserve; 28 Tolochyna Street, Ivankiv, 07201 Ukraine;
Email: drevazila@gmail.com;
orcid: 0000-0002-3471-6790

Abstract

Data on the number, monitoring system, ecology, and behaviour of red deer are presented. The most effective survey methods of the number and spatial distribution of deer turned out to be the survey of the number per roar (during the mating season) and transect survey for piles of faeces. The most significant factors limiting the population were established: wolf predation, the spread of invasive tree species, clonal marten grass, weak recovery of heather on the fires, and changes in behaviour (digging wells-watering holes). Under the conditions of the Chornobyl Biosphere Reserve, the species is an effective ecosystem engineer able to a certain extent to restrain undesirable phenomena of ecosystem development. But this species is not able to independently restore degraded ecosystems, and special projects are needed to restore natural forests and grazing areas for ungulates. Photos of antlers of adult deer makes it possible to reliably identify them. The specific shape of the antlers is preserved in the following year with the possibility of identification. The process of deer reintroduction in the Chornobyl Reserve, after the phase of intensive population growth, entered a state of dynamic equilibrium of the predator-prey system. After the fall in the number of wild boars (*Sus scrofa*) in 2015 the pressure of wolf predation probably increased. The current abundance of deer in the exclusion zone fluctuates around 30% throughout the year and is 2.6–3.8 thousand individuals with a population of about 3.4 thousand individuals during rut. Foraging conditions for deer and other herbivores slowly deteriorate over time due to the overgrowth of fallows with pine (*Pinus sylvestris*), expansion of invasive trees and clonal marten grass (*Calamagrostis epigejos*). Fires on a large area with piles of wood do not contribute to the creation of mosaic productive biotopes for deer. In the future, the number of deer and other herbivores may increase in the case of successful implementation of re-wilding projects, restoration of heather wastelands, natural forests, reduction of the spread of martens, introduction of a system of targeted fires to create patches of early successional vegetation. The creation of a scientific hub in the Chornobyl Exclusion Zone, the involvement of volunteers in monitoring work, and the development of ecotourism will contribute to the strengthening of technical capabilities of conducting fieldwork, attracting volunteers and funding for restoration projects.

Cite as

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

Олень шляхетний (*Cervus elaphus*) в Чорнобильському біосферному заповіднику: моніторинг, екологія, поведінка

Сергій Жила

Резюме. Наведені дані про чисельність, систему моніторингу, екологію, поведінку шляхетного оленя. Найбільш результативними методами обліку чисельності і просторового розподілу оленів виявились облік чисельності на реву (в шлюбний період) та маршрутний облік за купками фекалій. Встановлені найбільш вагомі фактори обмеження чисельності: хижацтво вовка, поширення інвазійних видів дерев, клонального злаку куничника, слабе відновлення вересу на згарищах та зміни у поведінці (викопування криниць-водопоїв). В умовах Чорнобильського біосферного заповідника (ЧБЗ) олень є ефективним екосистемним інженером, котрий здатний стримувати небажані явища розвитку екосистем, проте потрібні спеціальні проекти з відновлення природних лісів і ділянок випасів для копитних. Фото рогів дорослих оленів на риковиськах дає змогу надійно їх ідентифікувати. Специфічна форма рогів зберігається в наступний рік з можливістю ідентифікації. Процес відновлення популяції оленя у ЧБЗ після різкого зростання чисельності вступив у стан динамічної рівноваги системи хижак-жертва. Після падіння чисельності свині (*Sus scrofa*) у 2015 р. ймовірно прес хижацтва вовка посилюється. Сучасна чисельність оленя у зоні відчуження упродовж року коливається у межах близько 30% і складає 2,6–3,8 тис. ос. з чисельністю у період гону близько 3,4 тис. ос. Кормові умови з часом для оленя й інших травоядних повільно погіршуються через заростання сосною (*Pinus sylvestris*) перелогів, експансію інвазійних дерев, клонової трави куничника (*Calamagrostis epigejos*). Пожежі великої площі з завалами деревини не сприяють створенню мозаїчних продуктивних біотопів для оленя. У майбутньому чисельність оленя та інших травоядних може зрости у разі успішного здійснення проектів з ревайлдингу, відновлення вересових пустищ, природних дібров, зменшення поширення куничника, запровадження системи цільових пожеж для створення плям раннесукцесійної рослинності. Створення у Чорнобильській зоні відчуження наукового хабу, залучення волонтерів до моніторингових робіт та розвиток екотуризму сприятимуть зміцненню технічних можливостей проведення польових робіт, залученню волонтерів і коштів для проектів з відновлення.

Ключові слова: олень шляхетний, моніторинг, екологія, поведінка, пейзаж страху, викопування оленем водопоїв, Чорнобиль.

Вступ

В Україні олень шляхетний (далі Олень) є нечисельним видом або відсутнім, але у Чорнобильському радіаційно-екологічному біосферному заповіднику (далі ЧБЗ) відбулось природне розселення з місць реінтродукції виду у прилеглих мисливських господарств і Олень після падіння чисельності кабана у 2015 р. став найбільш важливим видом-інженером екосистем [Muller *et al.* 2017]. Все це вказує на перспективність розселення Оленя в Україні [Volkh 2006]. Для прикладу, олені були інтродуковані у різних регіонах світу і новостворені там популяції пристосувалися до широкого діапазону умов існування. Олені є одними з найбільш успішних видів-інженерів екосистем і навіть інвазійних ссавців, котрі здатні не тільки сприяти відновленню екосистем, але і завдавати значної шкоди сільському господарству та природним екосистемам. Після століть скорочення ареалу багато видів мегафауни у наш час повторно заселяють Європу, у т. ч. Олень. Цей Олень заселив половину території Європи, де він зустрічався на початку XIX ст. [Muller *et al.* 2017].

В ЧБЗ Олень є мало вивченим видом [Gaschak *et al.* 2006]. Судячи з попередніх матеріалів, цей вид здатний буде заселити регіон Полісся, але з іншою щільністю, поведінкою та екологією у порівнянні з ЧБЗ. Олень у районі Поліського природного заповідника веде більш обережний спосіб життя, порівняно рідко подає голос у шлюбний період. У Європі інтенсивне ведення лісового господарства з системою проведення суцільних рубок невеликої площі є важливим інструментом створення високомозаїчних лісів та ділянок з високою концентрацією кормів для лося і Оленя [Muller *et al.* 2017]. Олені створили дикі популяції в Австралії і

демонструють подальший ріст чисельності. Для ЧБЗ запроектовані заходи з відновлення екосистем і великі травоядні мають забезпечити тут трофічне відновлення екосистем. Так, австралійські олені продемонстрували феноменальні можливості поїдання рослинності і їх управління, регулювання чисельності є непростим, коли їм надають статус мисливського чи «шкідливого» виду [Davis *et al.* 2016]. На більшості світового ареалу щодо Оленів стоїть переважно питання регулювання їх чисельності, але для ЧБЗ і України навпаки існує необхідність нарощування чисельності не тільки Оленів, але і всіх видів травоядних.

Чисельність Оленя в Україні станом на 2018 р. складала 12581 ос., сарни — 16114 ос., лося — 6222 ос.¹. Ця статистика у порівнянні з чисельністю Оленя в ЧБЗ (3,4 тис. ос.) свідчить про ключову його роль у плануванні управління й відновленні популяцій цих видів в Поліссі. В Україні відбувається гібридизація плямистого і шляхетного оленів і проводять обліки без диференціації на види [Selyunina 2014]. В ЧБЗ відсутні випадки зустрічі гібридних особин Оленів. В Україні є досить велика площа угідь, землеробське використання яких наразі є неефективним. Раніше такі землі використовували переважно для вівчарства та скотарства, необхідною умовою ефективного управління якими є створення високої щільності травоядних тварин. При цьому має бути рівновага між наявним поголів'ям і можливостями пасовищ [Volokh 2006]. В ЧБЗ і Поліссі є схожа потреба посилення впливу травоядних.

Методика проведення досліджень і регіон досліджень

Для збору польового матеріалу використовувалась сукупність різних методик переважно з англійської наукової літератури. Проводилися традиційні обліки чисельності за слідами, обліки копитних за зимовими екскрементами, візуальні спостереження та фотографування, візуальні вивчення поведінки та соціальної структури. Апробація проведення маршрутних обліків упродовж всього року на проораних мінералізованих смугах чи піщаних ділянках показала подальшу їх перспективність. Маршрутні обліки тварин, як візуальні, так і слухові під час гону чи слідові, є одними з «дешевих» у виконанні, поширених у світі і найбільш доступних для українських теріологів. Зимові маршрутні обліки (далі ЗМО) чисельності за слідами мають давню історію. Початкова методика ЗМО [Zharkov & Teplov 1958] надалі багато разів удосконалювалась [Myrutenko *et al.* 2009], але її необхідно адаптувати до місцевих умов. У роботі брались до уваги рекомендації щодо проведення обліків [Delegan 2012; Khoetskyi 2017]. Найбільш проблемним питанням ЗМО є непостійність добових переходів тварин. Давно відомі з мисливської літератури «мертві пороші» з мінімальними добовими переміщеннями. Для умов ЧБЗ протяжність добових переходів Оленів залежить і від «функціонування» тих чи інших водопоїв. Так після рясних дощів, коли утворюється багато дрібних водопоїв в ЧБЗ, чи при їх замерзанні і призупиненні їх функціонування як водопоїв, протяжність добових переходів Оленів зменшується і відповідно кількість зустрінутих слідів на маршруті. Коли не робити відповідні експертні поправки на ці і інші особливості переміщень Оленів, то можна отримати високу розбіжність показників чисельності.

Територія ЧБЗ вляють собою соснові та широколистяні ліси, згарища, полишені людиною населені пункти, луки, заплави, котрі через відсутність витопування заросли деревною рослинністю і у т. ч. інвазійними кленом ясенелистим (*Acer negundo* L.) та робінією (*Robinia pseudoacacia* L.). Обидва ці види майже не поїдаються копитними і бобром і є проблемними для ЧБЗ. Перелоги і згарища мають надмірну заселеність злаком куничником наземним (*Calamagrostis epigejos* (L.) Roth), котрий не тільки знижує відновлення, біорізноманіття, але й кормову цінність травостоїв. Тому куничник має бути пріоритетною темою не тільки для ботанічних і зоологічних досліджень, але й для управління ЧБЗ в цілому.

У ЧБЗ проводили роботи з визначення біомаси гілкового корму у безлистяний період, сухої та зеленої трав'янистої рослинності у кінці періоду вегетації. На пробних площадках радіусом 1,26 м (5 м²) у різних типах лісорослинних умов, лісових порід, на згарищах, у заплавах річок встановлювалися запаси гілкового корму, деревні запаси підросту і підліску, для чого

¹ Чисельність мисливських тварин в Україні. Вікіпедія. <https://uk.m.wikipedia.org>

проводився суцільний облік підросту та підліску висотою до 3 м з визначенням деревних порід, висот і діаметрів на висоті 10 см над поверхнею землі. Технологічно такі роботи зручно проводити, описуючи коло палицею довжиною 1,26 м. При цьому палицю фіксували, поставивши її кінець на іншу палицю для фіксації. Запаси гілкового корму встановлювали шляхом множення кількості гілок підросту та підліску на середню вагу одного висушеного деревного пагона. Середню вагу деревного пагона визначали в сирому та висушеному стані, як середню з 10 відібраних пагонів. Запаси трав'яної рослинності визначали шляхом її зрізання на поверхні землі на площадках 0,5 x 0,5 м з подальшим зважуванням та розподілом на три складові — зелена, суха торішня трава, підстилка (старник або суха трава віком понад 2 роки). Хімічний аналіз на вміст лігніну, білків, вуглеводнів, жирів у відповідності до пори року, фенофази, раннесукцесійної чи пізньосукцесійної стадії не проводився.

Проведено аналіз вмісту шлунків чотирьох загиблих Оленів у 2019–2021 р. за загальновідомими методиками [Nichols *et al.* 2016], але недостатній об'єм спостережень не дає змоги зробити повноцінний аналіз. Рубець розрізали, вміст перемішували, щоб зменшити вплив структурованого розподілу у ньому фрагментів рослин. Відбиралась проба об'ємом 1 літр. Далі відбирали пробу 250 мл і промивали її водою через сито 4 мм. Після чого проводили макроскопічну ідентифікацію. Фрагменти, утримані ситом, визначались до можливо найбільш точного таксономічного рівня за допомогою зібраних колекцій рослин. Потім матеріал сушили і кожен ідентифікований таксон зважували з точністю до 0,01 г.

Найбільш перспективною виявився маршрутний облік Оленів за купками екскрементів, котрий дає змогу не тільки вести моніторинг чисельності, але і просторовий розподіл виду та можливість встановлювати угруповання копитних у певних біотопах. Апробація інших методик обліку засвідчила доцільність їх проведення. Так, проведення обліків на реву з використанням автомобіля і ГІС-картування давало змогу за короткий час охопити великі території, що вкрай важливо для умов ЧБЗ з недостатньою кількістю обліковців та великими площами. Облік чисельності за слідами у літній період дозволяє порівнювати літню і зимову чисельність і рухову активність. Для встановлення загальної чисельності і більш високої точності потрібно використовувати всі можливості обліків і в т. ч. обліки з використанням фотопасток. З бюрократичних причин Олень ЧБЗ, як і інших природоохоронних територій, ймовірно не потрапляє в мисливську статистичну звітність України (форма 2-ТП-мисливство), що суттєво спотворює дані по чисельності не тільки на регіональному і на національному рівні. Тому необхідно внести зміни до порядку надання статистичної звітності

Облік чисельності шляхом прогону та інші методики, котрі ймовірно найбільш поширені в Україні, з досвіду автора є ненадійними, бо неможливо уникнути подвійного підрахунку і дані чисельності копитних будуть миттєвими, а не протяжними у часі. Облік прогоном нині мало використовується у Європі, хоча вважається, що облік чисельності методом прогону у закритому біотопі буде більш точним у порівнянні з відкритими ландшафтами [Cederlund *et al.* 1998]. Фекалії використовуються для моніторингу багатьох видів наземних ссавців [Lonsinger *et al.* 2015] і в т. ч. для копитних [Cromsigt *et al.* 2009]. Тому метод підрахунку екскрементів-гранул є найбільш поширеним при обліку чисельності копитних, котрий має високу точність завдяки високій кореляції між гранулами і копитними [Putman 1984; Campbell *et al.* 2004]. Для Європи і Північної Америки існує проблема помилкової ідентифікації екскрементів і науковці весь час пропонували свої критерії розрізнення морфологічно ідентичних гранул і у т. ч. встановленням рівня кислотності чи ДНК-маркерів. Надмірна довіра до морфології посліду може привести до помилкових результатів [Spitcer *et al.* 2019]. В ЧБЗ фекалії інших копитних, схожі за формою і розміром на фекалії Оленів, відсутні.

Управління вимагає упровадження моніторингу. Обліки оленя під час гону у Франції не корелюють з обліком з-під прожекторів. Тому не можна покладатися на достовірність даних, отриманих при обліках одним способом, у т. ч. на реву [Douhard *et al.* 2013]. Підрахунок купок гранул екскрементів вважається непрямим методом обліку, що використовується для оцінки щільності популяції. Факторами, котрі впливають на точність цього методу, є швидкість дефекації, швидкість розпаду та можливість виявлення посліду [Lioy *et al.* 2014].

Матеріали щодо розширення ареалу Оленя у Поліссі в околицях ЧБЗ збиралися шляхом опитувань, обліком слідів і фекалій. Найбільш часто сліди перебування і фекалії цього виду можна знайти у місцях годування.

Облік чисельності на основі підрахунку фекальних груп є достовірним і добре встановленим методом, котрий нині широко використовується [Patterson *et al.* 2002]. Виявлення гранул оленя були максимально достовірними (0,99), для сарни відповідно — 0,93, для зайця — 0,21 [Lioy *et al.* 2014]. Цей метод початково був розроблений для білохвостого оленя (*Odocoileus virginianus*) і далі змінювався різними авторами [Mayle *et al.* 1999; Krebs *et al.* 2001]. При цьому існують дві основні методики: підрахунок з очищенням (CC) та звичайний підрахунок фекальних груп (FSCC). При використанні першої методики потрібно зробити два візити на облікову ділянку, у другому — один. У першому випадку враховується тільки швидкість дефекації, а у другому — швидкість дефекації та час розпаду [Mayle *et al.* 1999]. Швидкість дефекації — це кількість груп гранул, які тварина виробляє за добу, а час розпаду вказує на кількість діб, щоби вони розклалися [Mayle *et al.* 1999]. Група гранул визначається як скупчення шести або більше гранул, що утворюється під час однієї дефекації [Mayle *et al.* 1999]. Ці показники можуть змінюватись у залежності від виду тварин, погодних умов (опадів, температури), середовища проживання та фауни безхребетних [Mayle *et al.* 1999; Prugh & Krebs 2004]. Дані щодо швидкості дефекації Оленів відомі [Mayle *et al.* 1999; Laing *et al.* 2003]. Особливість виділення екскрементів зайцем-русаком, коли маємо менше кульок з великим їх розсіюванням за спостереження необхідно брати знахідку навіть однієї гранули [Krebs *et al.* 2001] і однієї групи гранул для оленя і сарни [Mayle *et al.* 1999]. В Україні безперечно доцільно проводити комплексні видові обліки копитних і зайця за купками екскрементів у весняний період. З причини порівняно невисокої щільності копитних і зайця в регіоні ЧБЗ обліки на пробних площах не проводили, а використовували маршрутні обліки.

Огляд місця добування жертви хижакими проводився з використанням власного досвіду автора та існуючих методик [Cristescu *et al.* 2022]. Рештки браконьєрського полювання чи видоспецифічне поведіння хижаків на трупах є відмінним і сталим. Біля водопоїв і на снігу за можливості фіксувались сліди нападу хижака, втечі чи загибелі жертви, ознак перетягування туші. Проводився опис середовища в місці добування для оцінки вразливості жертви. Залучення волонтерів здатне покращити якість проведення обліків [Buesching *et al.* 2014].

Моніторинг чисельності

Моніторинг і стає управління травоядними має бути пріоритетним завданням, але воно стає все складнішим [Apollonio *et al.* 2010].

До 35-річчя аварії на ЧАЕС була спроба обговорення на онлайн-форумі концепції управління Чорнобильською зоною з зазначенням того, що тут є сприятливі умови і велика територія для впровадження ревайлдингу¹ у Європі та унікальний простір світової історичної спадщини. Питання відновлення ЧБЗ як нової екосистеми з використанням ревайлдингу вважається перспективним у англійській науковій літературі, а вплив копитних на дику природу позитивним [Mc Cartan 2019]. У загородженому природному заповіднику в форматі експерименту Оленів використовували, як інженерів екосистем для збереження ландшафтів [Floigaard *et al.* 2017]. В ЧБЗ видовий склад фітофагів є достатнім, щоб вивчати їх вплив на екосистеми (рис. 1). З причини відсутності полювання і високої активності Оленя обліки чисельності в ЧБЗ є порівняно прості у виконанні.

Екологія

Олень впливає на рослинність через випас, вибіркковість поїдання рослинності (у англійській версії «перегляд») та витогування, перенесення насіння [Murray *et al.* 2013]. Олені в умовах ЧБЗ ведуть поодинокий і груповий спосіб життя.

¹ Ревайлдинг — відновлення характерних для регіону екосистем шляхом повернення аборигенних видів.

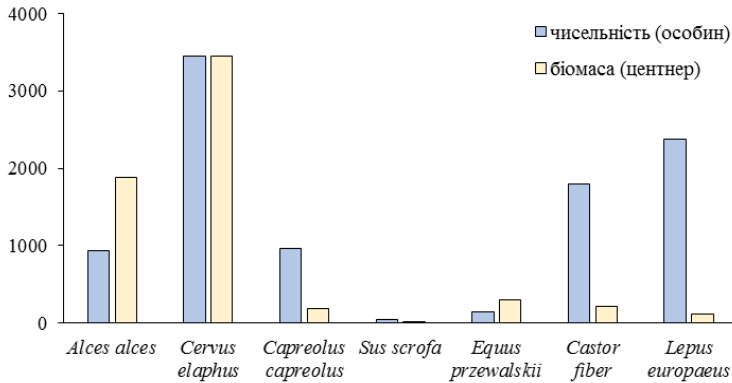


Рис. 1. Чисельність (особин) та біомаса (центнерів) великих трав'яїдних ссавців ЧБЗ станом на січень 2021 року. Олень за чисельністю і біомасою має ключовий вплив на ландшафти ЧБЗ і є безперечним видом «інженером екосистем».

Fig. 1. Abundance (individuals) and biomass (hundredweight) of large herbivorous mammals of the Chornobyl Biosphere Reserve and Exclusion Zone as of January 2021. The deer by its abundance and biomass has a key influence on the landscapes of the Chornobyl Biosphere Reserve and is an indisputable ecosystem engineer species.

Чисельний склад груп, як правило, не перевищує 12 ос., у середньому становив 4,9. На 2–7 рік після пожежі очікується зростання запасів гілкової їжі для оленів і лося [Borsuk & Zhyla 2020]. У ЧБЗ запроєктовані амбітні плани зі створення наукового ХАБу, з викошування перелогів, луків, вирубування молодшої порості кущів і дерев, програми з реінтродукції та реабілітації видів диких тварин, біотехнічні заходи, створення вільноживучого угруповання зубра європейського (*Bison bonasus* L.), вивчення запасів деревно-гілкових кормів, кормової продуктивності угідь, розробка туристичних маршрутів для спостереження за ратичними та участі волонтерів в обліках в рамках розвитку екотуризму, відновлення корінних лучних ландшафтів. Олень в ЧБЗ один з перспективних видів для розвитку екотуризму.

Олень в умовах багатосніжних зим демонструє свою більш високу вразливість до хижацтва вовка, у порівнянні з лосем. Разом з тим у холоди олені не схильні втрачати вагу і виходити весною виснаженим. Олені, як і інші види помірної і північної зони взимку перебувають в суворих кліматичних умовах та нестачі їжі. Олень, як і інші копитні, здатний змінювати швидкість метаболізму, у т. ч. частоту серцевих скорочень до 60 % у зимовий період та нічний гіпометаболізм, котрий спрацьовує як периферійне охолодження тіла [Arnold 2020].

Гон починається в останніх числах серпня і до середини вересня наростає. Пік — 16–23 вересня, спад до 10 жовтня. Саміці і молоді самці тримаються групами з 4–20 особин, зазвичай до 10. Взимку групи більш чисельні. Взимку харчується переважно — чагарниковою рослинністю. Пагони дуба і ясеня з'їдають повністю. Багато споживає жолудів. Чисельність Оленя у Білорусі у 2014 р. складала 13,6 тис. особин, у 2021 р., згідно з даними Мінлісгоспу, — 36480 ос., з яких добуто 4213 ос. Тому Олень навіть на північ від ЧБЗ у більш екстремальних умовах здатний створювати продуктивні популяції.

Олені і сарни з високою поведінковою реакцією (обережні), з високими відстанями стрибків, більш пильні під час годівлі, повинні менше використовувати відкриті ландшафти. Це позитивно корелює з індексами реактивності при захопленні чи індексами реактивності під час пошуку їжі у відкритому біотопі. Існує значна індивідуальна мінливість у тому, як окремі особини себе поведуть у ризикованих ситуаціях, що накладає обмеження на використання середовища з високим ризиком хижацтва [Bonnot *et al.* 2015]. Після реінтродукції вовка в Йеллоустонський національний парк передбачалося, що Олень та бізон змушені будуть покинути ризиковані до хижацтва луки та переміститись у більш безпечні ліси. Через прес хижацтва вовка Олені можуть змінити кормові угіддя, знизивши якість живлення [Hernandez *et al.* 2005], і подібні випадки мають місце в ЧБЗ. Сарна і Олень мають високі щоденні потреби в енергії і кормах, і тому вони є особливо чутливими до ризиків, котрі мають вплив на їх доступ до ресурсів. Види є добрими модельними об'єктами для вивчення мінливості екології і поведінки щодо ризиків хижацтва і непокоєння.



Рис. 2. Олені активно копитять глибокий сніг і продовжують харчуватись сухою трав'яною рослинністю.

Fig. 2. Deer are actively digging the deep snow and continue to feed on dry grassy vegetation.

Дієта і проблема клонового злаку куничника

За привабливістю для трав'яних рослин ЧБЗ можна поділити на бобові, злаки, осоки, зонтичні й ін. Такий поділ до певної міри є умовним, бо у ЧБЗ такі масові види злаків, як пирій (*Elytrigia repens*) та куничник наземний (*Calamagrostis epigejos*) поїдаються у різній мірі. Завдяки здатності копитити (розгрібати) сніг, дієта Оленя ЧБЗ переважно злаково-осокова (рис. 2). Велика питома вага зеленої рослинності навіть у зимовий період, коли цей вид добуває з-під снігу зелений барвінок. Після посушливого літа, після осінніх дощів з'являються зелені пагони рослинності, котрі у подальшому лишаються під снігом. Ранньою весною Олені і коні теж відшукують зелень. У харчуванні значне місце посідають яблука у полишених садках. Відмічене поїдання лишайників (кладонія м'яка — *Cladonia mitis*). У спектрі живлення скандинавських лєнів чорниця є основним кормом [Melis *et al.* 2006]. За можливості олень взимку охоче поїдає верес і до весни зменшує питому вагу вересу у чорничниках, де верес домінує на початку літа [Melis *et al.* 2006]. Однак через невеликі площі верес у спектрі живлення Оленів ЧБЗ посідає незначне місце.

Пожежа впливає на трав'яні спільноти та змінює інтенсивність і систему випасу. Ці два чинники складно взаємодіють і мають вплив на консументів (споживачів), на їх розподіл у просторі та чисельність [Fuhlendorf *et al.* 2009]. Бізони спеціалізуються на поїданні злаків і переважне споживання цих конкурентоспроможних панівних видів збільшує різноманіття рослин та забезпечує вплив на інші трофічні рівні [Moran 2014]. Поведінка валяння зубра і бізона і полишені після цього ями здійснює вплив на навколишнє середовище і функціонування екосистем [Hartnett *et al.* 1997]. Практика управління копитними з надмірною зимовою підгодівлею може перешкоджати природному функціонуванню екосистеми. Турбота людини про тварин у формі організації підгодівлі чи проведення полювання є масовою.

Проте підгодівля сприяє одомашненню тварин та змінює природні моделі випасу [Mysterud 2010]. У ЧБЗ мали місце спроби волонтерів організувати після пожеж підгодівлю копитних незвичними для них соковитими кормами і особливо шкідливими для них кормами через ускладнення травлення. Зважаючи на чисельність копитних і розміри територій ЧБЗ такі заходи не здатні якимось вплинути в цілому на копитних. Але страхові запаси сіна в ЧБЗ необхідно створювати і масово їх вивозити під час тривалої ожеледиці у кормові біотопи і розкидувати дуже маленькими купками по всій території, імітуючи природні травостої.

В ЧБЗ, коли пріоритетним в управлінні копитними є посилення їх впливу на екосистеми, збільшення споживання трав, гілок і забезпечення збереження біорізноманіття і посилення стійкості екосистем, то щорічна їх підгодівля недоцільна. Здичавіла велика рогата худоба в ЧБЗ — це ключовий вид, котрий з малою вибірковістю здатний утилізувати ростучу траву, зберігати мозаїчність лісів, протистояти заростанню перелоків деревами. На індивідуальній території великої рогатої худоби інтенсивність заростання куничником мінімальна. У Поліссі, де ведеться інтенсивне лісове господарство навпаки потрібна відволікаюча підгодівля і зменшення споживання гілкового корму. Коли споживання корму зосереджене на окремих видах

дерев, то в умовах лісового господарства можуть бути свої підходи до цього питання і у тому числі така міра, як відволікаюча підгодівля, може бути бажаною [Palmer & Truscott 2003]. Зважаючи на складнощі з відновленням дібров, це є вкрай проблемне завдання. Мозаїчність лісових ландшафтів і запасів гілкових кормів ЧБЗ через відсутність суцільних лісосік в цілому невисока, що змушує Оленів концентруватись у висококормних біотопах. В густих соснових лісах корми для Оленя відсутні. У деяких місцях згарищ, під ЛЕП, на окремих ділянках перелогів локальна щільність Оленів може бути у кілька разів вищою і сягати 50 ос./1000 га при наявних запасах травино-чагарникової рослинності 70–300 кг/га. Відсутність запасів кормів тут пояснюється інтенсивним їх поїданням. Навпаки максимальні об'єми кормів до 10 т/га характерні для куничника, котрого травоядні не поїдають.

Проведення обліків запасів трав'яної рослинності для травоядних в ЧБЗ спростувало уявлення, що чисельність диких копитних лімітують запаси зимових кормів і екстремальні погодні умови зими. Насправді максимальні запаси трав характерні для моновидових травостоїв куничника (6–10 т/га). Високі травостої цього злаку мають високі захисні властивості для Оленя, але роги самців при цьому добре помітні, що дає змогу легко їх ідентифікувати за фотографіями (рис. 3). Разом із тим привабливі літні й осінні корми дають змогу копитним накопичувати достатню кількість жирових запасів, а молодим тваринам інтенсивно пастися та наростити достатні вагові показники, щоби активно протидіяти хижацтву і успішно пережити зиму (рис. 4). Для прикладу, велика рогата худоба разом з Оленем, лосем і сарною створює дуже високі концентрації біомаси копитних і на деяких ділянках випасів з постійно зеленим соковитим травостоєм. Такі ділянки ботаніки трактували як ознаку надмірного пасовищного навантаження. Насправді для забезпечення продуктивного перетравлювання сухої зимової рослинності Олені потребують якоїсь частки зеленої рослинності.



Рис. 3. Олень у високому травостої куничника (*Calamagrostis epigejos* (L.) Roth.).

Fig. 3. A deer in the field of tall clonal grass (*Calamagrostis epigejos* (L.) Roth.).



Рис. 4. У осінній період з настанням холодів особливо інтенсивно добувають корм олені з телятами, чергуючи годівлю з перетравлюванням їжі у лежачому положенні. У цей час телята ще продовжують вживати молоко.

Fig. 4. In the autumn period, with the onset of cold weather, hinds with calves forage especially intensively, alternating between feeding and digesting food in a lying position. At this time, calves continue to consume milk.

В ЧБЗ Олені упродовж року вживають зелену рослинність, і тут є гарні умови для вивчення конкурентних взаємовідносин між окремими видами трав'янистих та їхнім сумарним впливом на формування рослинності. Для ЧБЗ трофічне відновлення дикої природи і роль при цьому великих трав'янистих ссавців має особливий інтерес, бо тут відсутні корми антропогенного походження та штучна підгодівля тварин.

При вивченні поведінки Оленя у ЧБЗ доцільно використовувати широко поширені в англійській літературі терміни «ландшафт страху» і екологія страху, котрі зовсім не зустрічаються в українсько-російській термінології. Великі рослиноїдні перебувають під потужним хижацьким пресом вовка і рисі і змушені багато енергії, часу витратити на антихижацьку поведінку у «ландшафті страху». За запасами сухого паливного матеріалу, кормів для трав'янистих і щільністю копитних (за результатами маршрутних обліків купок екскрементів) екосистеми ЧБЗ чітко поділяються на екосистеми детритного типу (зімкнуті деревостани та суничникові перелogi) та пасовищного типу (заплавні, трав'яні перелogi, свіжі згарища та післяпожежні екосистеми).

Попередні результати вказують на те, що дорослі самці Оленів більш гілкоїдні, більш поширені у лісових масивах, менше реєструються при візуальних зустрічах, за винятком шлюбного періоду. Кормова діяльність Оленя в ЧБЗ не спричинює негативний вплив на рослинність, хоча і зустрічаються окремі молоді дубки та яблуні у пригніченому стані від надмірного об'їдання гілок і листя. Навпаки для відновлення природної рослинності на перелогів і в лісах ЧБЗ необхідно посилити вплив ратичних. Масове поширення проблемного кунічника ймовірно було наслідком дуже низького пасовищного навантаження диких ратичних після аварії на Чорнобильській АЕС у 1986 р.

Перевипас визначається в залежності від цілей управління. Існує базовий рівень в «екології пасовищ», коли кормові види не здатні підтримувати себе з часом через надлишок трав'янистих чи пов'язаних з ними процесів. Трав'янисті види можуть регулюватись хижаками, природним шляхом на рівні ємкості середовища або «недовипасу» випас може бути на рівнях менших від ємкості середовища [Mysterud 2006]. Для ЧБЗ, як і для решти України, як правило, відсутні проблеми перевипасу. Недостатній вплив копитних у ЧБЗ створює проблеми надмірного накопичення сухого палива, посилення пожежної небезпеки. За таких умов передбачено проведення відновлювальних заходів, котрі і заплановані у проєктній документації ЧБЗ (Наказ Міндовкілля 2021)¹.

За даними зимового стежкування Олені за межами лісового острова і перелогів є менш трав'янистими і більше споживають чорницю, верес та окремі зимовозелені види. Характеризуючи різні типи і категорії лісу у різних лісорослинних умовах ЧБЗ (незалежно від загальних запасів фітомаси, котру створює переважно кунічник) було встановлено, що найбільш продуктивними у кормовому відношенні для оленя є перелogi.

Роль Оленя в ЧБЗ у відновленні покинутих сільськогосподарських угідь, перелогів, заростаючих деревною рослинністю території сіл на відміну від широколистяного, хвойного борального лісу чи природних луків є невисокою. Тому роль Оленя і копитних як інженерів екосистем проявляється передусім у природному середовищі.

Вивчення дієти та візуальні спостереження Оленя в ЧБЗ засвідчили відсутність поїдання кунічника наземного (*Calamaqrostis epiqejos* L.) та тривалого перебування (відсутності екскрементів) цього виду в його травостоях.

Олень в ЧБЗ ефективно розносить насіння кунічника, котре причіплюється до його шерсті. Чисельність Оленя в ЧБЗ обмежує ще і надмірне домінування у травостоях аборигенного кунічника, поширення чужорідних клена ясенелистого (*Acer negundo* L.), робінії (*Robinia pseudoacacia* L.)² та аморфи кущової (*Amorpha fruticosa* L.). Інвазивна здатність і стійкість цих видів до пожеж в умовах ЧБЗ високі. Найбільш інтенсивно у межах населених пунктів і їх

¹ Наказ Міндовкілля України «Про затвердження Проєкту організації території Чорнобильського радіаційно-екологічного біосферного заповідника та охорони його природних комплексів», 9.11.2021 р., № 737.

² Є інформація про поїдання Оленями в ЧБЗ молодих пагонів робінії (С. Гащак, особ. повід.).

околицях поширюється клен. Цей вид швидкорослий невибагливий до умов місцезростання, інвазивний вид інтродукований і натуралізований у Європі. У доаварійний період у селах нижньої території ЧБЗ був поширений зрідка як декоративне паркове дерево. Необхідні спеціальні заходи боротьби з переліченими інвазійними видами, щоби забезпечити відновлення дібров і дуба як ключового кормового виду для Оленя і інших травоядних.

Куничник — багаторічна злакова рослина, але на відміну від більшості злаків вона майже не поїдається копитними. Високе поширення куничника у ЧБЗ на згарищах і перелогах відбувалось поступово після припинення сільськогосподарського використання та відсутності достатнього випасу. У Європі і Поліссі вид широко поширений і вважається здебільшого синантропним. Вид завезений на інші континенти і проблемний щодо збереження різноманітних рослинних угруповань, котрий викликає деградацію луків. Особливо проблемний на покинутих луках Європи чи як інвазійний вид у Північній Америці. Характерне клонове розростання, коли стерильні пагони утворюють щільну дернину і мертву підстилку (вітош). Куничник має пригнічувальний вплив на інші види рослин. Фахівці рекомендують проводити спеціальні заходи впливу (придушення), випас та сінокосіння. Вид-трансформер, котрий витісняє інші види, утворює товстий шар сухої пожежонебезпечної підстилки, котра вкрай повільно розкладається. В останні десятиліття у науковій літературі широко обговорюється проблема спонтанного розселення куничника на луках після припинення сільськогосподарського використання [Somodi *et al.* 2008; Rebele & Lehmann 2001]. Відомі успішні експерименти з видалення куничникових травостоїв з луків та відновлення природних луків [Hazi *et al.* 2011]. В умовах ЧБЗ цей вид масово оселяється на різних типах перелогів, на згарищах у т. ч. на бідних піщаних ґрунтах і в тих в умовах, де у Поліссі має масово має зростати ключові кормові види для Оленя — верес (*Calluna vulgaris*) і пирій. У ЧБЗ куничник не просто проблемний конкурент, але вид-трансформер, котрий змінює всю структуру екосистем, різко знижує запаси кормів травоядним і по суті перетворює екосистеми з пасовищного типу на вогнево-детритні. Цей злак становить загрозу фіторізноманітності заповідника, створює проблеми для відновлення природної рослинності, покращення біопродуктивності оселищ всіх видів травоядних та необхідності зниження рівня пожежної безпеки. Для боротьби з цим видом рекомендується щорічне дворазове скошування упродовж 10 років, котре дає змогу виснажити кореневища та створити негативний бюджет поживних речовин [Hazi *et al.*, 2022]. Для ЧБЗ потрібні ботанічні та комплексні довгострокові польові дослідження куничника.

Поведінка і ландшафт страху

Оленю в умовах дикої природи властива поведінка обережності (пильності) через непокоєння людиною і хижакими переважно вовком. Останнім часом стала загальновизнаною концепція «ландшафту страху» [Schmidt *et al.* 2015]. При цьому поведінка видів жертв має враховувати різні рівні хижацтва у межах індивідуальних територій та у різних ландшафтах, що часто призводить до негативного просторового співвідношення між хижаким і жертвою та уникнення жертвою найбільш ризикованих місць у ландшафті. Розуміння взаємодії великих хижих і копитних часто є упередженим з причини вибору дослідниками різних ландшафтів для вивчення [Schmidt *et al.* 2015]. У неоднорідних ландшафтах Європи чи Полісся з інтенсивним веденням лісового господарства, або у Йеллоустонському національному парку чи у ЧБЗ будуть свої особливості ландшафту страху. Тут буде інший перелік кормових біотопів, притулків-схованок. За таких умов жертва буде вибирати дещо різні форми поведінки для зменшення ризику хижацтва та змінювати оселища перебування. Так, в умовах антропогенного середовища Полісся з масовим поширенням браконьєрства на вибір оселища Оленями має домінуючий вплив антропогенний фактор (непокоєння та полювання людини) і хижацтво вовка, що вкрай звужує можливості оптимального вибору середовища існування. У ЧБЗ у більш однорідних ландшафтах Олені поширені розпорошено. Хижацтво змушує травоядних переходити до менш ризикованих угідь, бо при цьому не може бути чітко окреслених притулків для жертв через однакову доступність їх для хижаків, тоді як концентровані ресурси роблять розподіл здобичі більш передбачуваним для хижаків [Schmidt *et al.* 2015].

У ЧБЗ місця високої концентрації решток вовчих жертв знаходяться переважно вздовж водойм, поблизу від них та у місцях високої концентрації кормів.

Сарни як жертви рисі навпаки часто розміщені у місцях відпочинку і майже відсутні поблизу водойм. У Біловезькій Пущі смертельні пастки від хижацтва рисі і вовка розміщувались на багатих на корми невеликих лісових прогалинах [Schmidt *et al.* 2015], що в умовах ЧБЗ і Полісся не підтверджується. Для прикладу, у Поліському заповіднику для різних видів копитних найбільш висока смертність копитних від хижацтва мала місце у різних біотопах. Для лося це були екотони боліт, канали, для сарни — звірині стежки у лісових біотопах. В заповідниках з причини наявності боліт і завалів деревини вибір шляхів пересування або втечі від переслідування для копитних є обмеженим і цим часто користуються вовки, перехоплюючи втікаючих копитних на звіриних переходах. В умовах ЧБЗ відмічений факт загибелі оленів від зіткнення з металеві-бетонними конструкціями, котрий ймовірно трапився при втечі від переслідування вовками. Відомі схожі факти загибелі сарн від удару в дерева, сітчасті металеві огорожі, при втечі автодорогами чи поодинокі випадки «незрозумілої» появи копитних у населених пунктах.

В ЧБЗ спеціально вивчався ландшафт страху високої інтенсивності у місцях масового відвідування Оленями водойм. Вовки здатні змінювати поведінку Оленів і збільшувати час на пильність, що може привести до каскадного ефекту по всьому харчовому ланцюгу. Травоїдні можуть уникати територій з високим ризиком хижацтва, посилюючи рівень пильності в зонах високого ризику. Мисливці часто упереджено ставляться до дорослих самців Оленів як трофеїв і ймовірно з цієї причини дорослі рогачі найбільш обережні щодо непокоєння людиною. Мисливці і вовки найбільш важливий фактор ландшафту страху, причин смертності і розуміння екологічної ролі цих факторів [Proudman 2018]. У ландшафті страху ЧБЗ використання угідь. Оленями різняться залежно від ступеня ризику і часу після останньої зустрічі зі слідами перебування чи візуального контакту з вовками. Безпосередні візуальні зустрічі жертв з хижакми рідкісні і вони використовують переважно запахову інформацію. Упродовж трьох-чотирьох діб після зустрічі з вовками копитні поведуться особливо обережно і це є мабуть основною причиною того, що вовки покидають місця невдалої атаки і не продовжують нових спроб нападів на жертв. Олені використовують відкрите середовище перелогів з більшою кількістю кормів переважно в нічний час, на відміну від коня Пржевальського. Уздовж ділянок автошляху с. Черевач — м. Прип'ять та поблизу м. Чорнобиль відстань втечі — мінімальна, і частота зустрічей найбільша. Закриті лісові ділянки чи окремі кущики є прихистком копитних удень. Існують міжвидові та міжіндивідуальні варіації у використанні ділянок і навіть легкі протистояння за використання високоякісних ресурсів перелогів під час гону між Оленем і конем Пржевальського та використання середовищ високого ризику нападів вовків біля водойм. Найбільше візуальних спостережень з фотофіксацією поведінки Оленів проведено на середній ділянці р. Уж.

У Оленів є істотні відмінності у поведінці між періодами року та статтю. Найменш обережні Олені стосовно вовка у період гону. Найбільш пильні і лякливі на риковиськах при наявності непокоєння людиною. Деякі більш агресивні особини, переважно дорослі самці йдуть на високий ризик у період гону і навпаки упродовж решти року вони найбільш обережні. Такі відмінності між індивідами пояснюються віріантами в темпераменті, відмінностями у поведінці і наборі поведінкових реакцій в часі чи у різних контекстах [Dingemanse *et al.* 2012]. Як відомо, варіації у поведінці і фізіологічній реакції на порушення-стресор є ключовим моментом на визначення поведінкових типів особини. Стрес впливає на багато компонентів поведінки — частоту серцебиття, підвищення температури тіла. Це типова реакція на стрес. Збільшення частоти і тривалості пильності як елементу антихижацької поведінки є типовою реакцією на стрес. Низький вміст і активність тестостерону характерно для особин «сором'язливих», з низькою активністю, які неохоче сприймають ризики. Окремі особини у своїй поведінковій реакції на зміни середовища існування мають контрастні тактики поведінки залежно від фенотипових рис і чутливості до стресорів [Martin & Reale 2008]. Тому як агресивна, так і «сором'язлива» поведінка Оленів ЧБЗ є природною і досконально відпрацьованою.

Ризик хижацтва вовка є суттєвим у виборі середовища проживання Оленя, але визначальним є наявність кормів та водопоїв у теплу бездошову пору року. Олені на водопоях швидко входять у воду, де почувають себе безпечно від нападів вовків. Певний час стоять і обережно оглядаються і прислуховуються. У кормових місцях змушені скорочувати час свого перебування оскільки вони є ризикованими щодо хижацтва вовка.

Система хижак-жертва з різними причинами смертності і передусім загибель від полювання, на автошляхах, від хижацтва має спонукати до появи усталеної стратегії компромісної поведінки між потребами у кормах та у безпеці [Brown 1999]. Вважається, що хижаки змушують своїх жертв змінювати поведінку і вибирати більш безпечні місця замість більш забезпечених кормами. Перевірка цієї гіпотези в умовах ЧБЗ і Поліського заповідника підтвердила, що на просторове розміщення копитних визначальний вплив має кормовий фактор за умов його дефіцитності і концентрованого розміщення. Оленіці при народженні і з молодняком виявилися більш чутливими до хижацтва і обирають найбільш важкодоступні для хижаків місця. Розпорошене розміщення при народженні молодняка, як і групове у інший час є найбільш оптимальною антихижацькою поведінкою оленіць і молодих самців.

Значні ушкодження Оленями деревостанів у вигляді здирання кори у ЧБЗ не спостерігаються, за винятком широколистяних порід переважно дуба, ясена та плодкових особливо яблуні. В умовах ЧБЗ система Олень-великий хижак знаходиться у динамічній рівновазі, але щорічно за межі заповідника виселяється близько 30 вовків-перейарків переважно у віці 1 рік 9 місяців. Навпаки потік розселення Оленів мізерний, хоча окремі особини чи групи починають реєструватись вже навіть поблизу східної границі Поліського заповідника.

Екологія, поведінка і у т. ч. реакція Оленя на великого хижака у ЧБЗ за умов відсутності антропогенних сільськогосподарських кормів, мінімального антропогенного впливу, інтенсивного ведення лісового господарства є рідкісним явищем у Європі і перспективною науковою темою. Суцільні зруби і сільськогосподарські угіддя дають для Оленя багато кормів, котрі відсутні у дикій природі. Вздовж доріг Олень має велику відстань втечі при наближенні автівки і втікає при її виявленні. З ссавців тільки лисиця демонструє ознаки синантропної поведінки, що вказує на відсутність для неї небезпеки з боку людини. У ЧБЗ вовки присутні на всій території і тут є ідеальні умови для вивчення системи хижак-жертва і «ландшафту страху» Оленів. У ЧБЗ Олені згідно з даними слідової активності і візуальних спостережень мають чітку антивовчю поведінку, але майже не реагують на присутність рисі. Згідно з даними спостережень за слідами по снігу, на появу вовків у Оленів є відпрацьована зміна поведінки і територіальної структури індивідуальної території упродовж чотирьох діб у формі обережної поведінки, зміни переміщень, відвідування водопоїв, місць відпочинку і випасів. У поведінці Оленів ЧБЗ зберігається боязнь людини і автомобілів. Поодинокі дорослі самці Оленів найбільш безпечно себе почувають у закритому біотопі: у лісі, на частково заліснених перелогах, порослих верболозами, очеретами заплавах, як наприклад у долині р.Уж. Навпаки групи Оленів, котрі потребують більш інтенсивного годування частіше змушені виходити на відкриті ділянки і при цьому не проявляють ознак боязні вовків. Поведінка у формі ландшафту страху у Оленя добре представлена на водопоях (рис. 5).



Рис. 5. Типова поведінка Оленів на водопої у ландшафті страху. Олені швидко заходять у воду, де почувають себе відносно захищеними від нападу вовка.

Fig. 5. Typical behaviour of deer at waterholes in a landscape of fear. Deer quickly enter the water, where they feel relatively protected from a wolf attack.

Тут у Оленя проявляється стрес і у порівнянні з конем Пржевальського, лосем Олень поводить найбільш обережно. Тварини, як правило, приходять на водопій групами, за винятком дорослих самців, у різний час доби, швидко заходять у воду, ведуть спостереження навколо. Йдуть на водопій і повертаються назад іншими шляхами. У період гону риковиська Оленів є безпечними місцями і, попри високу концентрацію тварин, наявність цьоголітків та їхню високу рухову активність, знахідки добутих вовками Оленів тут не реєстрували (рис. 6). У сарни у порівнянні з Оленем антихижацька поведінка ще більш розвинена у формі завчасного виявлення хижака і втечі. У шлюбний період на риковиськах Олені ймовірно переходять до колективного захисту. За весь період спостережень у шлюбний період не реєструвались випадки нападів вовків на Оленів чи знахідок решток жертв.

Відкритість ландшафту для копитних у стосунках з хижакками не є особливо проблемною в умовах Полісся. Як відомо, хижак обирає місця полювання з огляду на її чисельність, доступність чи можливість добування своїх жертв [Hopcraft *et al.* 2005].

Концентрація оленів на водопоях робить їх вразливими до хижацтва вовка і навпаки у межах риковиськ всі Олені почуваються безпечно. У разі браконьєрського відстрілу поведінка і структура риковиська різко змінюється: знижується інтенсивність шлюбної поведінки. Більша частина оленів полишає територію риковиська, всі Олені остерегаються виходити на відкритий простір. При цьому погіршується достовірність обліків на реву.

На неляканому людиною риковиську з набуттям практики і урахуванням вимог маскування можна сфотографувати всіх активних самців і створити базу даних фотопортретів всіх найбільш активних рогачів. Враховуючи різноманітність форм і несиметричність рогів, можна за фотографіями достовірно визначати всіх дорослих самців Оленів (рис. 7–8). Молоді самці за рогами не можуть бути ідентифіковані, але вони рідкісні на риковиськах (рис. 9).

Існує відбір і за поведінковими ознаками, котрі можуть посилити виживання особини під тиском полювання. Використання середовища з щільними укриттями як схованки звичайна стратегія уникнення ризику, котрий надає більш високі шанси на виживання як винагороду за погіршення якості життя і погіршення можливостей пошуку їжі. Так самці Оленя з початком відкриття полювання переміщались у більш захищені лісисті середовища [Lone *et al.* 2015]. В ЧБЗ при переслідуванні Оленів вовками у особливо небезпечних умовах останні можуть використовувати втечу лісовими шляхами, бруківкою.

Періодично на автошляхах ЧБЗ реєструються випадки загибелі оленів від зіткнення з автотранспортом. У ЧБЗ масове відвідування полишених людиною будівель і відпочинок характерні для коней Пржевальського та здичавілої великої рогатої худоби. Олені можуть відвідувати будівлі для мінеральної підгодівлі (див. рис. 10). Олені на відміну від коней Пржевальського і здичавілої худоби не використовують полишені будівлі для відпочинку і захисту від негоди. Зважаючи загальну чисельність Оленів і частоту відвідування будівель, це явище не можна розглядати як масове.



Рис. 6. Олениця з телятами вперше приходять на риковисько і її зустрічає домінуючий олень переможець турнірних поєдинків. На час появи самок на риковиську турнірні бої між самцями припиняються і право зустрічі самок належить переможцю.

Fig. 6. A hind with calves arrives for the first time at the rutting ground and is met by a dominant stag, the winner of the tournament. When the females appear on the rutting ground, the tournament fights between the males stop and the right to meet the females belongs to the winner.



Рис. 7. Самець-домінант на риковиську у Чорнобильському заповіднику переслідує самицю. На фото добре помітна готовність самця до копуляції. Асиметрія рогів у оленів з ЧБЗ — надійна ознака для ідентифікації окремих биків за фото.

Fig. 7. A dominant male at the rutting ground in the Chernobyl Reserve pursuing a female. The photo clearly shows the male's readiness for copulation. The asymmetry of antlers of Chernobyl deer is probably the result of hybridisation, but it is a reliable sign of photo-based identification of individual stags.



Рис. 8. Великого розміру роги дають змогу легко ідентифікувати биків в наступні роки. Рідкісна форма рогів.

Fig. 8. Large antlers make it easy to identify stags in subsequent years. A rare form of antlers.



Рис. 9. Молоді самці з невеличкими ріжками у ЧБЗ на риковиськах з'являються на початку гону. У подальшому вони відсутні навіть на окраїнах оленьчих риковиськ. У молодому віці Олені мають, як правило, симетричні роги, у дорослому навпаки — несиметричні.

Fig. 9. Young males with small antlers in the Chernobyl Reserve appear on rutting grounds at the beginning of the rut. Later they are absent even on the outskirts of rutting grounds. At a young age, deer have, as a rule, symmetrical antlers, which in adults, on the contrary, are asymmetrical.



Рис. 10. Сліди заходів Оленів у полишену будівлю ферми, де з 1986 р. залишилися солонці. Навіть коні Пржевальського і здичавіла ВРХ неохоче заходять у приміщення з невеликим входом, але наявність мінеральної підгодівлі змінює поведінку Оленів.

Fig. 10. Traces of deer activity in an abandoned farm building, where since 1986 salt pans have remained. Even Przewalski's horses and feral cattle are reluctant to enter spaces with a small entrance, but the presence of mineral feeding changes the deer's behaviour.

Простежується функціональна реакція на використання менш бажаного середовища існування, як кормового, так і відпочинкового, що створює потужну основу для варіацій ризику хижацтва та вироблення упродовж певного часу відповідних поведінкових компромісів [Atuo & O'Connell 2017]. Страх перед людиною як перед суперхижаком існує як для великих хижаків, так і для копитних [Crawford *et al.* 2022]. В ЧБЗ є рідкісні випадки взаємодії у ландшафті страху Оленів, котрі зміщують нічну активність Оленів ближче до людини, передусім як до своєрідного щита від вовка. Люди є хижаками для копитних і великих хижаків і страх вовків перед людиною можна використовувати для власного порятунку [Berger 2007].

Лосі мають більш примітивну антихижацьку поведінку у порівнянні з Оленями і не завжди уникають найнебезпечніших місць хижацтва [Kauffman *et al.* 2007]. Ділянки з високою концентрацією копитних і відповідно більш високим очікуванням результативності хижацтва — це передбачувані особливості поведінки хижаків у цій системі, що зрозумілі на рівні інтуїції, та відповідають теорії оптимального пошуку їжі [MacArthur & Pianca 1966; Schmidt *et al.* 2015]. Вовки, лосі й Олені в ЧБЗ цілком підтверджують наведені особливості поведінки і за умов змін клімату, малої заболоченості території Олень у порівнянні з лосем стає більш конкурентоздатним щодо хижацтва вовка і більш впливовим видом інженером екосистем.

Викопування Оленем водопоїв та створення глиняних «лизунів»

У ЧБЗ вперше для Оленя встановлено облаштування глиняних «лизунів» та водопоїв на глинистих (лесових) виходах мінералів на місцевості, де відсутні болота чи пересохлі русла річок (рис. 11). Як відомо, доступ до ресурсів формує фізіологію та поведінку оленів. Геофагія — це навмисна практика поїдання землі або ґрунту і передусім таких речовин, як глина, крейда або термітники. Це поведінкова адаптація, яка спостерігається у багатьох тварин і була задокументована у понад 100 видів приматів. [Fack *et al.* 2020; Pebsworth *et al.* 2019]. У світі бага-то тварин регулярно відвідують мінеральні лизуни, щоб споживати глину, доповнюючи свій раціон поживними речовинами та мінералами: кальцієм, магнієм, сіркою, калієм, натрієм [Black *et al.* 2011]. Для прикладу, слон і бородавочник викопують вміст лизуна за допомогою своїх бивнів і пі-днімають великі об'єми ґрунту, щоби їх лизати хоботом, тоді як павіан використовував свої кінцівки, щоби підбирати маленькі шматочки та кидати їх до рота. Олені злизують порошкоподібний матеріал лизуна язиком [Lameed & Adetola 2012].



Рис. 11. Неглибокі криниці-водопої строго округлої форми створені Оленями у ЧБЗ. Найближчий на фото водопій вже майже не використовується, а другий навпаки — найбільш інтенсивно. Останні два водопої повністю покинуті, хоча вода у них тримається. На фото добре видно, що олені приходять на водопій з низького берегу, п'ють воду і поїдають глину-лес з-під високого берегу.

Fig. 11. Shallow wells-waterholes of strictly rounded shape created by red deer in the Chernobyl Biosphere Reserve. The nearest waterhole in the photo is hardly used anymore, whereas the second one is the most intensively used. The last two waterholes are completely abandoned, although they still hold water. In the photo, it is clearly visible that the deer come to the waterhole from the low bank, drink water and eat clay-loess from the high bank.

Перші згадки заповідної, інстинктивної геофагії на штучно засолених ґрунтах у російській науко-вій літературі стосувалися Кавказького заповідника. Лизуни були описані у вигляді природних «солонців-кудурів». Термін «кудур» запозичений з мови тюркських скотарів-кочівників і означав «звіровий солонець» та зручне для мисливців місце підстерігання (відстрілу) копитних. У 1960-х рр. на приваблювання копитних у Кавказький заповідник доставлялися тони хлориду натрію і тому подальші публікації стосовно кавказьких солонців-кудурів частково небхідно відносити до напівприродних лизунів [Panichev *et al.* 2012]. У Європі, зважаючи на давній час інтенсивного ведення мисливського господарства, навряд чи десь збереглися регіони з відсутністю штучних солонців і відповідно знахідки, схожі на глиняні лизуни ЧБЗ відсутні.

Спочатку пояснення щодо відвідування лизунів зводилися до адаптивних фізіологічних та поведінкових реакцій тварин для збереження водно-соляного гомеостазу організму. З середини 1950-х р. геофагія копитних тематично досліджувалась досить вузько і, переважно, в контексті натрієвого гомеостазу. Пізніше, коли ця гіпотеза не змогла пояснити накопичені в науці факти щодо геофагії, з'явилися альтернативні пояснення цього явища:

- поглинання токсинів, що споживаються з кормом або утворюються як вторинні метаболіти;
- регулювання рН кишково-шлункового тракту;
- позбавлення організмів від паразитів і боротьба з токсикозом та ендопаразитами;
- забезпечення організмів мікроелементами [Panichev *et al.* 2012].

Поглинання ґрунту на лизунах великими травоядними є звичайним явищем у певний час року [Klaus & Schmidt 1998]. Дослідження використання облизування в екосистемах помірного клімату показують, що пік відвідуваності зазвичай припадає на весну та літо. При цьому самки лосів (*Alces alces*) використовують облизування раніше, ніж самці [Tankersley & Gasaway 1983]. Після тривалих зим копитні повинні перейти від стану зниженого метаболізму на низькоякісних дієтах з високим вмістом клітковини до підвищених фізіологічних потреб лактації, росту, відновлення ваги або поєднання цих процесів, котрі збігаються з відносно коротким періодом переходу споживання зеленого корму. Різкий перехід на весняний корм змінює хімічні властивості середовища рубця [Kreulen 1985]. Потенційні фізіологічні обмеження протягом цього перехідного періоду включають хімічні властивості весняного корму, які знижують ефективність травлення та погіршують поглинання та утримання елементів. Лікувальний ґрунт може забезпечити додаткові елементи та буферні сполуки у процесі перетравлювання їжі [Ayotte *et al.* 2006].

Для ЧБЗ потрібні додаткові дослідження щодо вивчення змін у інтенсивності відвідування копитними глиняних лизунів, котрі можуть відбуватися сезонно упродовж року та у відповідь на потенційну загрозу хижацтва на час народження телят і наявності новонароджених малого віку. Різниця в інтенсивності поведінки лизання у різних видів, ймовірно, означає різні вимоги до складу присутніх мінералів у місцях лизання в рамках стратегій пошуку кормів. Охарактеризувати відносну важливість облизування для кожного виду в ЧБЗ було би корисно за допомогою додаткових досліджень, передусім з використання фотопасток.

Вода у Поліссі не вважається обмежувальним ресурсом для диких тварин. Однак Олень у ЧБЗ сформував поведінкові адаптації до обмеженої кількості водопоїв і високого рівня на них хижацтва вовка на зразок тих видів, котрі проживають у пустельних регіонах. Факт копання колодязів Оленем може слугувати доказом не тільки впливу змін клімату чи дефіциту водойм в ЧБЗ, але і високого рівня адаптивності та пластичності поведінки цього виду. Наразі встановлені два водопої облаштовані Оленем.

Видається дивним, що вода у незаболоченій місцевості ЧБЗ може бути присутня так близько до поверхні і доступ до неї може бути забезпечений дикими тваринами. Разом з водою Олені на цих водопоях поїдають і глину ймовірно як джерело мінеральних елементів. Очевидно, що така форма екосистемної інженерії Оленів в ЧБЗ здатна підвищити стійкість екосистем до змін клімату і може стати після набуття масовості важливою видовою поведінковою

адаптацією. У пустелях Північної Америки здичавілі коні здатні викопувати колодязі глибиною до 2 м [Lundgren *et al.* 2021]. В ЧБЗ копання водопоїв кіньми не встановлене.

Аналіз наукової літератури щодо копання водопоїв Оленями не дав позитивних результатів. Навпаки коні Пржевальського здатні своїми копитами відкопувати водопої [Przewalski's... 2021]. Слони, рівнинні зебри, павіани теж риють водопої. Здичавілі коні й осли на Заході Америки копитами передніх кінцівок копають водопої у сезонних руслах річок, котрими надалі користуються й інші тварини. Копання колодязів поширене переважно в пустельних ландшафтах з сипучим піском або гравієм, де вода похована на відносно невеликій глибині, але нещодавно це відмічено навіть у групі шимпанзе (*Pan troglodytes schweinfurthii*) у середовищі тропічного лісу [Peter *et al.* 2022].

Обговорення й висновки

В умовах ЧБЗ Олені здатні діяти як інженери екосистем і до певної міри стримувати небажані явища розвитку екосистем. Але цей вид не може самостійно відновлювати деградовані екосистеми. Після падіння чисельності кабана (*Sus scrofa*) у 2015 р. ймовірно прес хижацтва вовка на Оленя посилюється і встановилась динамічна рівновага в системі вовк-Олень з сучасною чисельністю Оленя у зоні відчуження близько 3,4 тис. ос. Кормові умови для Оленя в ЧБЗ з часом повільно погіршуються через заростання сосною перелогів, експансію інвазійних дерев, клонової трави куничника. Пожежі великої площі з завалами деревини не сприяють створенню мозаїчних продуктивних біотопів для Оленя. У майбутньому чисельність Оленя та інших трав'яних у ЧБЗ може зрости у разі успішного здійснення проєктів з відновлення природних екосистем (ревайлдингу), відновлення вересових пустищ, природних дібров, зменшення поширення куничника, запровадження системи цільових пожеж для створення плям раннесукцесійної рослинності. Створення у Чорнобильській зоні відчуження наукового хабу, залучення проєктних коштів, волонтерів та розвиток екотуризму сприятимуть покращенню наукових робіт та створенню сучасної системи моніторингу з використанням телеметрії, генетичних досліджень.

Негативна кореляція між просторовим розміщенням вовків і Оленів простежується мало. На водопоях спостерігається особливо високий прес хижацтва вовка і тут більш часто реєструються рештки добутих вовками жертв. Місця відпочинку Оленів часто знаходяться на певній відстані від кормових ділянок або в укриттях з гарним круговим оглядом. Деякі висококорміні ділянки Олені не можуть освоювати через хижацтво вовка. Вовки для пересування часто користуються лісовими шляхами, а на денний відпочинок зупиняються у віддалених важкодоступних для людини місцях.

Руйнівні пожежі на великих площах у ЧБЗ, котрі зменшили лісистість, запаси вуглецю у лісових екосистемах, збільшили викиди парникових газів, змінили мозаїчність ландшафту, разом з тим збільшили запаси гілкового і трав'яного корму. Однак пожежі зменшили для Оленів захисну здатність ландшафтів ЧБЗ щодо хижацтва і непокоєння. Руйнівні пожежі на великих площах у ЧБЗ необхідно змінити на велику кількість дрібних за площею пожеж низької інтенсивності контрольованих людиною (цільових палів), що дасть змогу посилити стійкість екосистем і забезпечити вплив вогню для формування природних ландшафтів. Роль Оленя, як екосистемного інженера, його екологія, поведінка у ЧБЗ за відсутності антропогенного впливу, здатність разом з іншими трав'яними знижувати ризики виникнення великих пожеж є вкрай важливою для планів управління та для наукового вивчення.

У ЧБЗ через порівняно невисоку загальну щільність копитних у порівнянні з Європою останні не здатні виступати інженерами екосистем повною мірою, але локальний вплив у місцях інтенсивної годівлі може здійснювати. У ЧБЗ копитні мають чотири типи ландшафту страху — на водопоях, у місцях жирювок, на відпочинку, під час пересування. Просторовий розподіл Оленя визначається передусім наявністю кормів, а вже потім фактором непокоєння і хижацтвом вовка. Вовки здатні на короткий час викликати інтенсивний перерозподіл копитних після своїх відвідувань і нападів на окремих ділянках індивідуальної території зграї.

Для ЧБЗ потрібні додаткові дослідження щодо вивчення змін у інтенсивності відвідування копитними глиняних лизунів, котрі можуть відбуватися сезонно упродовж року та у відповідь на потенційну загрозу хижацтва на час народження телят і наявності новонароджених малого віку. Різниця в інтенсивності поведінки лизання, яка характерна для видів, ймовірно, означає різні вимоги до ґрунту у місцях лизання в рамках стратегій пошуку їжі. Охарактеризувати відносну важливість облизування для кожного виду в ЧБЗ було б корисно за допомогою додаткових досліджень передусім з використання фотопасток.

Олень в ЧБЗ переважно травоядний вид, основу харчування якого складають злаки, за винятком куничника. Згідно з результатами обліків копитних за купками екскрементів найбільше перекриття кормових біотопів у Оленя з конем Пржевальського та здичавілою худобою, а не з сарною і лосем. Однак Олень, кінь Пржевальського і здичавіла худоба у межах ЧБЗ разом поширені на частині території у межах лісового острова й околицях с. Луб'янка. Олень витісняє сарну з якісних у кормовому відношенні травостоїв. Це дало би змогу забезпечити високу ємкість біотопів для Оленя.

Після аварії на ЧАЕС у 1986 р. частину поголів'я великої рогатої худоби доцільно було б залишити для здичавіння і забезпечення природного перебігу сукцесійних змін рослинності на полишених сільськогосподарських землях, городах і у населених пунктах і у кінцевому варіанті для відновлення природних екосистем. У зимовий період, навіть за умови снігового покриву і морозів Олень продовжує поїдати суху трав'янисту рослинність, для чого активно розгрібає сніг копитами.

У ЧБЗ вперше для Оленя встановлено самостійне облаштування глиняних «лизунів» та водопоїв на глинистих (лісових) виходах мінералів на місцевості, де відсутні болота чи пересохлі русла річок. Потреба у споживанні (лизанні) глини, для поповнення мінералами, стабілізації процесів травлення, стресовий стан і боязливість відвідування водопоїв з причини хижацтва вовка очевидно змушують Оленів викопувати водопої та створювати глиняні лизуни.

Для ЧБЗ потрібні додаткові дослідження щодо вивчення змін у інтенсивності відвідування копитними глиняних лизунів, котрі можуть відбуватися сезонно упродовж року та у відповідь на потенційну загрозу хижацтва на час народження телят і годування новонароджених. Різниця в інтенсивності поведінки лизання, яка характерна для видів, ймовірно, означає різні вимоги до складу мінералів у місцях лизання в рамках стратегій пошуку кормів. Охарактеризувати відносну важливість облизування для кожного виду в ЧБЗ було б корисно за допомогою додаткових досліджень і передусім з використання фотопасток.

References

- Apollonio, M., R. Andersen, R. Putman. 2010. Present status and future challenges for European ungulate management. In: Apollonio, M., R. Andersen, R. Putman (eds). *European Ungulates and Their Management in the 21st Century*. Cambridge University Press, Cambridge, 578–604.
- Arnold, W. 2020. Review: Seasonal differences in the physiology of wild northern ruminants. *Animal*, **14** (Suppl. 1): s124–s132. [CrossRef](#)
- Atuo, F. A., T. J. O'Connell. 2017. The landscape of fear as an emergent property of heterogeneity: contrasting patterns of predation risk in grassland ecosystems. *Ecology and Evolution*, **7**: 4782–4793. [CrossRef](#)
- Ayotte, J. B., K. L. Parker, J. M. Arocena, M. P. Gillingham. 2006. Chemical composition of lick soils: functions of soil ingestion by four ungulate species *Journal of Mammalogy*, **87**: 878–888. [CrossRef](#)
- Berger, J. 2007. Fear, human shields and the redistribution of prey and predators in protected areas. *Biology Letters*, **3**: 620–623. [CrossRef](#)
- Black, J. G., D. Mosquera, J. Guerra, B. A. Loiselle, D. Romo, K. Swing. 2011. Mineral licks as diversity hotspots in lowland forest of eastern Ecuador. *Diversity*, **3** (2): 217–234. [CrossRef](#)
- Bonnot, N., H. Verheyden, P. Blanchard, J. Cote, L. Debeffe, [et al.]. 2015. Interindividual variability in habitat use: evidence for a risk management syndrome in roe deer? *Behavioral Ecology*, **26** (1): 105–114. [CrossRef](#)
- Borsuk, O., S. Zhyla. 2020. Consequences of natural fires for the Chernobyl radiation-ecological biosphere reserve. *Chernobyl science HUB*, **1**: 11–16. [In Ukrainian]
- Brown, J. S. 1999. Vigilance, patch use and habitat selection: foraging under predation risk. *Evolutionary Ecology Research*, **1**: 49–71.
- Buesching, C. D., C. Newman, D. W. Macdonald. 2014. How dear are deer volunteers: the efficiency of monitoring deer using teams of volunteers to conduct pellet group counts. *Oryx*, **48** (4): 593–601. [CrossRef](#)
- Campbell, D., G. Swanson, J. Sales. 2004. Comparing the precision and cost-effectiveness of fecal pellet group count methods. *Journal of Applied Ecology*, **41** (6): 1185–1196. [CrossRef](#)
- Cederlund, G., J. Bergqvist, P. Kiellander, R. Gill, J. M. Gailard, B. Boisaubert, B. Ballon, P. Duncan. 1998. Managing roe deer and their impact on the environment: maximizing the net benefits to society. In: Duncan, P. & J. D. C. Linell (eds). *The European Roe Deer: the Biology of Success*.

- Scandinavian University Press, Oslo, 337–372.
- Crawford, D. A., L. M. Conner, M. Clinchy, L. Y. Zanette, M. J. Cherry. 2022. Prey tells, large herbivores fear the human 'super predator'. *Oecologia*, **198** (1): 91–98. [CrossRef](#)
- Cristescu B., L. M. Elbroch, T. D. Forrester, M. L. Allen, D. B. Spitz, [et al.], 2022. Standardizing protocols for determining the cause of mortality in wildlife studies. *Ecology and Evolution*, **12** (6): 9034. [CrossRef](#)
- Cromsigt, J., S. Rensburg, R. Etienne, H. Olff. 2009. Monitoring large herbivore diversity at different scales: comparing direct and indirect methods. *Biodiversity and Conservation*, **18**: 1219–1231. [CrossRef](#)
- Davis, N. E., A. Bennet, D. M. Forsyth, J. S. Bowman, E. C. Lefroy, [et al.], 2016. A systematic review of the impacts and management of introduced deer (family Cervidae) in Australia. *Wildlife Research*, **43** (6): 515–532. [CrossRef](#)
- Delegan, I. 2012. Peculiarities of determining the age of individual deer species in the process of their registration. *Proceedings of the Theological School*, **11**: 6–12. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Dingemans, N., N. A. Dochtermann, S. Nacagawa. 2012. Defining behavioural syndromes and the role of 'syndrome deviation' in understanding their evolution. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **66**: 1543–1548. [CrossRef](#)
- Douhard M., J.-M., Gaillard, D. Delorme, G. Capron, P. Duncan, [et al.], 2013. Variation in adult body mass of roe deer: early environmental conditions influence early and late body growth of females. *Ecology*, **94** (8): 1805–1814. [CrossRef](#)
- Fack, V., S. Shane, M. Vercauteren, H. Meunier. 2020. Geophagy in the yellow-tailed woolly monkey (*Lagothrix flavicauda*) at La Esperanza, Peru: site characterization and soil composition. *Primates*, **61** (3): 507–518. [CrossRef](#)
- Floigaard, C., M. De Barba, P. Taberlet, R. Eirnaes. 2017. Body condition, diet and ecosystem function of red deer (*Cervus elaphus*) in a fenced nature reserve. *Global Ecology and Conservation*, **11**: 312–323. [CrossRef](#)
- Fuhlendorf, S. D., D. M. Engle, J. A. Y. Kerby, R. Hamilton. 2009. Pyric Herbivory: rewilding landscapes through the recoupling of fire and grazing. *Conservation Biology*, **23**: 588–597. [CrossRef](#)
- Gaschak, S. P., D. O. Vishnevskiy, D. O. Zaliskyi. 2006. *Vertebrate fauna of the Chernobyl exclusion zone (Ukraine)*. Slavutych, 1–100. [In Ukrainian]
- Hartnett, D.C., A. A. Steuter, K. R. Hickman. 1997. Comparative ecology of native versus introduced ungulates. *Ecology and Conservation of Great Plains Vertebrates*. Springer-Verlag, New-York, USA, 72–101. [CrossRef](#)
- Hazi, J., S. Bartha, S. Scentes, B. Wichmann. 2011. Seminat-ural grassland management by mowing of *Calamagrostis epigejos* in Hungary. *Plant Biosystems*, **145** (3): 699–707. [CrossRef](#)
- Hazi, J., K. Pencsza, A. Barczy, S. Scentes, G. Papaj. 2022. Effects of Long-Term Mowing on Biomass Composition in Pannonian Dry Grasslands. Academic Editor: Hongliang Wang *Agronomy* **12** (5), 1107. [CrossRef](#)
- Hernandez, L., J. W. Laundre. 2005. Foraging in the 'landscape of fear' and its implications for habitat use and diet quality of elk *Cervus elaphus* and bison *Bison bison*. *Wildlife Biology*, **11** (3): 215–220. [CrossRef](#)
- Hopcraft, J. G., A. R. Sinclair, C. Packer. 2005. Planning for success: Serengeti lions seek prey accessibility rather than abundance. *Journal of Animal Ecology*, **73** (4): 559–566. [CrossRef](#)
- Kauffman, M.J., V. N. Smith, D. V. Stahler, D. R. MacNulty, M. S. Boyce. 2007. Landscape heterogeneity shapes predation in a newly restored predator-prey system. *Ecology Letters*, **10**: 690–700. [CrossRef](#)
- Klaus G., B. Schmid. 1998. Geophagy at natural licks and mammal ecology: a review. *Mammalia*, **2**: 481–497.
- Khoetskiy, P. 2017. Accounting for hunting fauna in the "2-tp-hunting" statistical reporting format: features, advantages, disadvantages. *Novitates Theriologicae*, **10**: 206–216. [In Ukrainian]
- Krebs, J., R. Boonstra, V. Nams, M. O'Donoghue, K. E. Hodges, C. Boutin. 2001. Estimating snowshoe hare population density from pellet plots: A further evaluation. *Canadian Journal of Zoology*, **79**: 1–4. [CrossRef](#)
- Kreulen, D. A. 1985. Lick use by large herbivores: a review of benefits and banes of soil consumption. *Mammal Review*, **15**: 107–123. [CrossRef](#)
- Lameed, A. G., J.-O. Adetola. 2012. Species-Diversity Utilization of Salt Lick Sites at Borgu Sector of Kainji Lake National Park, Nigeria. In: G. A. Lameed (ed.). *Biodiversity Enrichment in a Diverse World*. Online. [CrossRef](#)
- Laing, S. E., S. T. Buckland, R. W. Burn, D. Lambie, A. Amphlett. 2003. Dung and nest surveys: Estimating decay rates. *Journal of Applied Ecology*, **40**: 1102–1111. [CrossRef](#)
- Lioy, S., S. Braghiroli, A. Dematteis, P. G. Meneguz, P. Tizani. 2014. Faecal pellet count method: some evaluations of dropping detectability for *Capreolus capreolus* Linnaeus, 1758 (Mammalia: Cervidae) and *Lepus europaeus pallas*, 1778 (Mammalia: Leporidae). *Italian Journal of Zoology*, **82** (2): 231–237. [CrossRef](#)
- Lone, K., L. E. Loe, E. L. Meisingset, I. Stamnes, A. Mysterud. 2015. An adaptive behavioural response to hunting: male red deer shift habitat at the onset of the hunting season. *Animal Behavior*, **102**: 127–138. [CrossRef](#)
- Lonsinger, R.C., E. M. Gese, L. P. Waits. 2015. Evaluating the reliability of field identification and morphometric classifications for carnivore scats confirmed with genetic analysis. *Wildlife Society Bulletin*, **39**: 593–602. [CrossRef](#)
- MacArthur, R. H., E. R. Pianca. 1966. On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist*, **100**: 603–609. [CrossRef](#)
- Martin, J. G., D. Reale. 2008. Animal temperament and human disturbance: implications for the response of wildlife to tourism. *Behavioural Processes*, **77**: 66–72. [CrossRef](#)
- Mayle, B. A., A. J. Peace, R. M. A. Gill. 1999. *How Many Deer? A Field Guide to Estimating Deer Population Size*. Forestry Commission, Edinburgh, 1–96.
- Mc Cartan, N. 2019. *Critical Analysis of Rewilding Chernobyl as a Novel Ecosystem*. *Researchgate*, 1–12. [CrossRef](#)
- Melis, C., A. Buset, P. A. Aarrestad, O. Hanssen, E. L. Meisingset, [et al.], 2006. Impact of Deer *Cervus elaphus* Grazing on Bilberry *Vaccinium myrtillus* and Composition of Ground Beetle (Coleoptera, Carabidae) Assemblage. *Biodiversity & Conservation*, **15**: 2049–2059. [CrossRef](#)
- Moran, V. D. 2014. Bison grazing increases arthropod community caused by a generalist arthropod predator. *Oecologia*, **113**: 126–132. [CrossRef](#)
- Muller, A., M. Dahm, P. K. Bocher, M. Root-Bernstein, J.-C. Svenning. 2017. Large herbivores in novel ecosystems- Habitat selection by red deer (*Cervus elaphus*) in a former brown-coal mining area. *PLoS ONE*, **12** (5): e0177431. [CrossRef](#)
- Murray B. D., C. R. Webster, J. K. Bump. 2013. Broadening the ecological context of ungulate — ecosystem interactions: the importance of space, seasonality, and nitrogen. *Ecology*, **94** (6): 1317–1326. [CrossRef](#)
- Myrutenko, V. S., N. V. Lomanova, A. E. Bersenev, N. A. Morgunov, O. A. Volodina, [et al.], 2009. *Methodological Recommendations for the Organization, Implementation and Processing of Winter Route Registration of Hunting Animals in Russia*. Rosinformagrotech, Moskva, 1–56. [In Russian]
- Mysterud, A. 2006. The concept of overgrazing and its role in management of large herbivores. *Wildlife Biology*, **12** (2): 129–141. [CrossRef](#)
- Mysterud, A. 2010. Still walking on the wild side? Manage-

- ment actions as steps towards 'semi-domestication' of hunted ungulates. *Journal of Applied Ecology*, **47**: 920–925. [CrossRef](#)
- Lundgren, E. J., D. Ramp, A. D. Wallach. 2021. Eguids engineer desert water availability. *Science*, **372** (6541): 49–495. [CrossRef](#)
- Nichols, R. V., M. Akesson, P. Kiellaander. 2016. Diet Assessment Based on Rumen Contents: A Comparison between DNA Metabarcoding and Macroscopy. *PLoS One*, **11** (6): e0157977. [CrossRef](#)
- Nickell, Z., S. Varriano, E. Plemmons, M. D. Moran. 2018. Ecosystem engineering by bison (*Bison bison*) wallowing increases arthropod community heterogeneity in space and time. *Ecosphere*, **9** (9): e02436 [CrossRef](#)
- Palmer, S., A.-M. Truscott. 2003. Browsing by deer on naturally regenerating Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and its effects on sapling growth. For. *Forest Ecology and Management*, **182** (1-3): 31–47. [CrossRef](#)
- Panichev A. M., V. K. Popov, I. Y. Chekryzhov, K. S. Golokhvast, I. V. Seredkin. 2012. Kudurs of solonetspaleo volcanoes in Taezhnaya river basin, eastern Sikhote-Alin *Achievements in the Life Sciences*, **5**: 7–29.
- Patterson, B. R., B. A. MacDonald, B. A. Lock, G. G. Anderson, L. K. Benjamin. 2002. Proximate factors limiting population growth of white-tailed deer in Nova Scotia. *The Journal of Wildlife Management*, **66**: 511–521. [CrossRef](#)
- Pebsworth P. A., A. Paula, M. A. Huffman, A. Michael, J. E. Lambert, S. L. Young. 2019. Geophagy among nonhuman primates: A systematic review of current knowledge and suggestions for future directions. *American Journal of Physical Anthropology*, **168** (S67): 164–194. [CrossRef](#)
- Peter, H., K. Zuberbuhler, C. Hobaiter. 2022. Well-digging in a community of forest-living wild East African chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*). *Primates*, **63**: 355–364. [CrossRef](#)
- Proudman, V. 2018. A landscape of fear: behavioural responses in red deer (*Cervus elaphus*) to risk effects posed by wolves (*Canis lupus*) and human hunters in a European primeval forest. *BIO M01 20171 Degree Projects in Biology*. <https://lup.lub.lu.se>
- Prugh, L. R., C. J. Krebs. 2004. Snowshoe hare pellet-decay rates and aging in different habitats. *Wildlife Society Bulletin*, **32**: 386–393. [CrossRef](#)
- Przewalski's... 2021. Przewalski's Horse (*Eguus ferus przewalskii*) Fact Sheet: Diet & Feeding. *Website: International Environment Library Consortium*. <https://ielc.libguides.com>
- Putman, R. J. 1984. Facts from faces. *Mammal Review*, **14**: 79–97. [CrossRef](#)
- Rebele, F., C. Lehmann. 2001. Biological Flora of Central Europe: *Calamagrostis epigejos* (L.) Roth. *Flora — Morphology. Distribution Functional Ecology of Plants*, **196** (5): 325–344. [CrossRef](#)
- Schmidt, K., P. J. Dries, D. Kuijper. 2015. A “death trap” in the landscape of fear. *Mammal Research*, **60**: 275–284. [CrossRef](#)
- Selyunina, Z. 2014. Changes in the theriofauna composition of the Black Sea Reserve region as a result of species invasion (history of the study of mammals and economic development of the region). *Proceedings of the Teriological School*, **12**: 69–80. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Somodi, I., K. Viragh, J. Podani. 2008. The effect of the expansion of the clonal grass *Calamagrostis epigejos* the species turnover of a semi-arid grassland. *Applied Vegetation Science*, **11** (2): 187–192. [CrossRef](#)
- Spitcer, R., M. Churski, J. P. C. Crowsigt. 2019. Doubting dung: eDNA reveals high rates of misidentification in diverse European ungulate communities. *European Journal of Wildlife Research*, **65**: 28. [CrossRef](#)
- Tankersley N. G., W. S. Gasaway. 1983. Mineral lick use by moose in Alaska. *Canadian Journal of Zoology*, **61**: 2242–2249. [CrossRef](#)
- Volokh, A. M. 2006. Characteristics of the Askanian red deer as an object of breeding in farming. *Village Owner (Lviv)*, No. 5-6: 7–9. [In Ukrainian]
- Woodroffe, R., S. Hedges, S. M. Durant. 2014. To Fence or Not to Fence. *Science*, **344** (6179): 46–48. [CrossRef](#)
- Zharkov, I. V., V. P. Teplov. 1958. *Instructions for Quantitative Accounting of Hunting Animals in Large Areas*. Hunting Department of the RSFSR. Moscow, 1–25. [In Russian]