



## THE ELK (*ALCES ALCES*) AT THE SOUTHERN LIMIT OF ITS GEOGRAPHIC RANGE: POPULATION STATUS IN THE CENTRAL POLISSIA, WOLF PREDATION, AND VULNERABILITY TO CLIMATE WARMING

Sergiy Zhyla 

### Key words

elk, wolf, climate change, predation, Polissia, Ukraine

doi

<http://doi.org/10.53452/TU2515>

### Article info

submitted 05.04.2023  
revised 26.06.2023  
accepted 30.06.2023

### Language

Ukrainian, English summary

### Affiliations

Chornobyl Radiation and Ecological Biosphere Reserve (Ivankiv, Ukraine)

### Correspondence

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

### Abstract

In the latter less hot years after the decline in the number of elk (2019–2020), the stabilisation and increasing trend in the number of this species have been observed throughout the study area. Due to migrations, the winter elk population exceeds the summer one and amounts to 2 individuals/thousand hectares (40 individuals; against 1.3 individuals/1 thousand hectares in summer) in the Polissia Reserve, and 1–6 individuals/1 thousand hectares (940 individuals) in the Chornobyl Reserve. Data on the vulnerability of elk to climate change are presented. In hot weather at different times of the year, elks may show signs of heat stress. In summer, elk can be inactive, and in the leafless period, when chased by wolves, they can get heat stress and die. In the heat of the day, elk choose swamps, waterlogged forests with a dense tree canopy and better cooling, which are comfortable for these ungulates in the face of global warming. Climate change causes marshes to dry up and overgrow, reduces the moisture content of habitats, and worsens the fodder capacity of the land. In case of even partial restoration of lowland marshes in the Chornobyl Biosphere Reserve, the reserves of summer and winter food for elk may increase by 2–3 times. In the Polissia Reserve, in 2011–2013, lowland bogs with bush willows (*Salix*) were restored on fallow land near the Zholobnytsia drainage system, creating highly productive habitats for the elk, which is a promising measure for different areas of Polissia. Climate warming has led to an increase in the red deer (*Cervus elaphus*) population and a decrease in the elk population in the Polissia, and if no special measures are taken, these trends will intensify. Outside of protected areas, given the lack of a high legal status for wolves (*Canis lupus*), a strategy for conserving the elk population and reducing predation mortality in combination with other elk habitat management strategies can be recommended to hunting ground users, including limiting poaching, restoring the natural regime of forest fires in reserves, improving winter provision of branch fodder, reducing the disturbance factor, and introducing a ban on staying in the forest with dogs for berry and mushroom pickers.

### Cite as

Zhyla, S. 2023. The elk (*Alces alces*) at the southern limit of its geographic range: population status in the Central Polissia, wolf predation, and vulnerability to climate warming. *Theriologia Ukrainica*, 25: 173–186. [In Ukrainian, with English summary]

## Лось (*Alces alces*) на південній межі ареалу: стан популяції Центрального Полісся, хижацтво вовка та вразливість до потепління клімату

Сергій Жила

Резюме. В останні менш спекотні роки після спаду чисельності лося (2019–2020) спостерігаються стабілізація і тенденція до зростання чисельності цього виду на всій території дослідження. Завдяки міграціям зимова чисельність лося перевищує літню і становить у Поліському заповіднику 2 ос./тис. га (40 ос.; проти літніх 1,3 ос./тис. га), у Чорнобильському заповіднику — 1–6 ос./1 тис. га (940 ос.). Наведені дані про вразливість лося до змін клімату. У спекотну погоду в різні періоди року у лося можуть спостерігатися ознаки теплового стресу. Влітку лосі можуть знаходитись у малорухомому стані, а в безлистяний період при переслідуванні вовками потрапляти у тепловий стрес і гинути. Лосі в спеку вибирають болота, перезволожені ліси зі щільним наметом деревостану та кращим охолодженням, котрі є комфортними для цих копитних в умовах глобального потепління. Кліматичні зміни спричиняють пересихання і заростання боліт, зменшують зволоженість біотопів, погіршують кормову ємність угідь. У разі навіть часткового відновлення низинних боліт у Чорнобильському біосферному заповіднику запаси літніх і зимових кормів для лося можуть зрости у 2–3 рази. У Поліському заповіднику у 2011–2013 р. на перелогах біля Жолобницької осушувальної системи було відновлено низинні болота з кущовими вербами (*Salix*), що сформувався високопродуктивні оселища для лося, що є перспективним заходом для різних районів Полісся. Потепління клімату спричинило збільшення популяції оленя (*Cervus elaphus*) і скорочення популяції лосів на Поліссі, і в разі неприйняття спеціальних заходів ці тенденції будуть посилюватися. За межами природоохоронних територій, зважаючи на відсутність високого правового статусу вовка (*Canis lupus*), можна рекомендувати користувачам мисливських угідь стратегію збереження популяції лося і зменшення його смертності від хижацтва в поєднанні з іншими стратегіями управління лосиними оселищами, включно з обмеженням браконьєрства, відновленням природного режиму лісових пожеж в заповідниках, покращення зимового забезпечення гілковим кормом, зниження фактору непокоєння, упровадження заборони перебування у лісі з псами для збирачів ягід і грибів.

Ключові слова: лось, вовк, зміни клімату, хижацтво, Полісся, Україна.

### Вступ

Лось — великого розміру вид північного походження, котрий особливо чутливий до змін клімату на південній межі ареалу у Центральному Поліссі України. Інші популяції цього виду на півдні ареалу знижують чисельність або мають невисоку життєздатність [Ruprecht *et al.* 2016]. Зважаючи на важливість проблематики потепління клімату терморегуляційна поведінка лося є популярною темою в сучасній прикладній екології.

Окрім того, лось — важливий екосистемний вид-інженер [Morales *et al.* 2010]. Цей вид виділяє тепло переважно завдяки диханню та теплопровідності, оскільки не здатний розсіювати тепло завдяки потовиділенню. Цей великий ссавець з критичним співвідношенням поверхні тіла до об'єму має повільний теплообмін порівняно з меншими видами, що обумовлює сповільнену реакцію та зниження адаптивності до змін температури [Gardner *et al.* 2011]. Це робить лося ідеальним модельним видом до змін клімату, вивчення впливу підвищення температури на зміни поведінки та фізіологічний стан [Beest *et al.* 2012; Broders *et al.* 2012]. При цьому вид прискорює дихання, збільшуючи енергетичні витрати на терморегуляцію та підвищуючи споживання кисню [Renecker & Hudson 1986].

У Європі дослідження теплового стресу у лосів проводились переважно у скандинавських країнах. При цьому ці копитні рятувалися від високих температур, ховаючись в тіні під наметом деревостану (кронами), і вибирали достатньо високі та густі лісові насадження [Beest *et al.* 2012]. Під час спеки тінь і густі хащі лісу також може забезпечити ефективний захист від кровосисних комах, переслідування яких сильніше у більш теплому освітленому сонцем середовищі, ніж у затінених місцях.

Наукова інформація про фактори негативного впливу має важливе значення, оскільки зниження життєздатності популяції лося з причини потепління клімату здатне викликати скорочення чисельності і ареалу виду. Зміна клімату здатна впливати на глобальному рівні у Європі. При цьому південно-західні популяції лося у Європі мають не тільки специфічні адаптації, але і найвищу генетичну різноманітність [Niedziałkowska *et al.* 2016]. Тому південні популяції лося на межі ареалу виду повинні мати особливий статус охорони.

Потепління клімату на південній межі ареалу здатне зменшити ємність оселищ, особливо інтенсивно, зважаючи на катастрофічний стан боліт і їх часті пересихання у другій половині літа. Ємність ландшафту — це кількість копитних тварин, яку ландшафт може забезпечити поживними властивостями, без того, щоб особини не відчували погіршення стану тіла [Hobbs *et al.* 1985].

В Україні інформацію про літні і зимові оселища лося, про структуру лісу, місця розміщення раннесукцесійної рослинності можна отримати у місцевому лісгоспі у таксаційних описах незімкнуті лісові культури, згарища, лісові молодняки до 10 років.

Лось має високу рясноту поширення у раннесукцесійному середовищі з високими запасами гілкового корму у місцях заготівлі деревини та комфортному середовищі (необхідного режиму сезонної терморегуляції) [Fisher *et al.* 2005].

Рослинність ранніх сукцесійних спільнот після заготівлі деревини включає види, які є кращим кормом для лосів і є достатньо якісними, щоб підтримувати високу щільність лося порівняно зі старовіковими лісами [Peterson *et al.* 2020; Schrepp *et al.* 2019].

Доступ до великої кількості високоякісного корму може покращити фізіологічний стан, що є життєво важливим для видів у регіонах з екстремально теплими температурами.

Лось може уникати нещодавно вирубаних територій через непокоєння та лісозаготівельні роботи у сусідніх насадженнях, відсутність рослинності одразу після лісозаготівель, вивезення лісопродукції або зміну складу раннесукцесійної рослинності в бік небажаних кормів [Milligan *et al.* 2013].

Незважаючи на ці застереження, раннесукцесійне середовище існування є вкрай важливим для лося і частіше всього має основне значення при виборі середовища існування [Mumma *et al.* 2021]. Після 1992 р. в Україні розпочалося стрімке щорічне зменшення чисельності лося на  $25,3 \pm 5,8\%$ , котре було зумовлене надмірним полюванням. Вилучення перевищувало річний приріст популяції. До кінця ХХ ст. лосі були винищені з більшості районів степової зони. Сучасний південний ареал лося став обмеженим лісовими середовищами існування. Унікальна степова популяція зникла з України [Volokh 2009]. Динаміка чисельності лося у великій мірі відбувалася за рахунок міграцій і розселення, котрі частково описані у науковій літературі [Volokh 2008]. Насправді степова українська популяція в умовах потепління клімату навіть без впливу браконьєрства без постійної міграції і розселення з півночі нежиттєздатна.

Основними причинами зменшення чисельності лося в Україні традиційно називають браконьєрське полювання та хижацтво вовка [Domnich *et al.* 2008; Smagol *et al.* 2012]. Вибірковість хижацтва вовка щодо лося і причини смертності цього виду лишається малодослідженою темою в Україні [Жила 2006].

## Матеріал і методика

### *Встановлення причин загибелі від хижацтва*

Відстеження за слідами пересування лосів, вовків та встановлення причин загибелі від хижацтва і конкретних обставин нападів проводилися з використанням власного досвіду та існуючих методик [Lavrovsky 1990]. Найбільше рекомендацій написані для тлумачення ознак смертності домашніх тварин. Для диких тварин подібні рекомендації не підходять. Необхідне впровадження надійних експертно перевірених польових методик, котрі можуть бути повторно використані іншими виконавцями. Дослідження причин смертності має проводити дві

людини, щоби забезпечити вимоги безпеки [Cristescu *et al.* 2022]. Створення змістовного фотоархіву свіжоздобутих жертв і решток загиблих копитних могло б допомогти науковцям-початківцям у визначенні причин загибелі тварин.

Ідентифікувати причину смертності і виключити смертність пов'язану з людиною, як то полювання чи загибель на дорогах. Коли жертва не з'їдена повністю, то опис решток дає цінну інформацію для встановлення причин смертності. Одинокий хижак поїдає жертву в одному місці, а чисельна зграя у багатьох. Видоспецифічне поводження хижаків на трупах є дуже відмінним і сталим [Cristescu *et al.* 2022].

Встановлення причин загибелі копитних становить значну трудність, особливо для малодосвідчених науковців. У науковій літературі майже нема чітких діагностичних

Більшість університетів не надають у своїх навчальних програмах польовій роботі і відповідним методикам, то має бути довіра до оцінки смертності, а науковий матеріал інформативним [Tewksbury *et al.* 2014]. На жаль навіть у найбільш повних оглядових публікаціях по темі встановлення смертності відсутній необхідний фотоматеріал з коментарями, а переважно прописуються вимоги техніки безпеки та пропонується стандартизований протокол огляду [Cristescu *et al.* 2022]. При встановленні причини загибелі лося навіть високого ступеня утилізації необхідно звертати увагу не тільки на наявність слідів вовків, екскрементів, але і на сліди розрубання кісток сокирою чи сліди ножа при обрізуванні шкіри. Шкіра має бути частково прикріплена до тулубу. В стані встановлювати причину загибелі більш складно. В минулому при сильному промерзанні зимові рештки лося лишалися лежати до їх розмерзання весною. Більшість фото жертв вовка містять різні форми фальшування.

Для трупів лося за межами Чорнобильського заповідника і Зони відчуження характерна мінімальна присутність круків і майже відсутність пташиних екскрементів (рис. 1).

Рештки здобичі вовків чи браконьєрів спершу знаходять круки, потім лисиці. За криками круків можна найбільш ефективно знаходити рештки загиблих копитних. Рештки здобичі мисливців можна визначити за розрубаними чи розчленованими частинами хребта, кінцівок, шкірою повністю відділеною від хребта, наявністю неподалік слідів авто чи відпочинку мисливців (рис. 2). У здобутого браконьєрами звіра шкіра обрізана ножом, біля трупу відсутнє волосся, кишковик і шлунки в грудині, м'язи червоного кольору, необвітрені і не об'їдені птахами. Натомість, у загиблого оленя птахи виїли око, шкіру і м'язи обрізала людина (рис. 3).

Наявність на фото вовків не є ознакою достовірності і часто супроводжується грубим фальшуванням у формі частини свіжоздобутої мисливцями туші копитного, що легко помічається навіть малодосвідченими фахівцями (рис. 4).



Рис. 1. Рештки лося добутого вовками (фото автора). Околиці Поліського заповідника, 16.03.2006.

Fig. 1. Remains of an elk killed by wolves (photo by the author). The outskirts of the Polissia Reserve, 16.03.2006.



Рис. 2. Рештки лося добутого браконьєрами (фото автора). Околиці Поліського заповідника, 06.02.2006.

Fig. 2. Remains of an elk killed by poachers (photo by the author). The outskirts of the Polissia Reserve, 06.02.2006.

Встановити фальшування причини загибелі копитного по фото інколи непросто і при цьому потрібно враховувати різні ознаки. Так потрібно проаналізувати всі ознаки поступовості утилізації туші вовками, птахами чи іншими падальщиками. Так, коли ребра лося чи оленя в добре збереженому стані і на ребрах містяться м'язи червоного кольору в необв'ятому стані, а біла шкіра тримається тільки частина однієї кінцівки, то це є надійною ознакою фальшування (рис. 5).

Найбільш складно діагностувати істинне хижацтво та поїдання падаля. Але і тут є чіткі діагностичні ознаки. Це передусім відсутність яскравого кольору у місцях вовчих погризів мяса, відсутність витікання крові на ґрунтовий покрив, відсутність на тілі жертви слідів нападів вовків. Тварина має лежати у неприродній позі з відкинутими убік кінцівками, а не підібраними під себе. Все це разом зі слідами боротьби, витоптаним ґрунтом має свідчити про насильницьку загибель в стані агонії. Уразі, коли перелічені ознаки відсутні, і на фото цілий труп, відсутні сліди боротьби і конвульсивних рухів кінцівок на надґрунтовому покриві, то це неприродне фото (рис. 6).



Рис. 3. Фальшування утилізації туші хижаками і падальщиками. Джерело: <https://shorturl.at/AMOPS>  
 Fig. 3. Falsification of carcass utilisation by predators and scavengers. Source: <https://shorturl.at/AMOPS>



Рис. 4. Грубо сфальшоване фото. Джерело: <https://shorturl.at/cmX5>  
 Fig. 4. A brutally tampered photo. Source: <https://shorturl.at/cmX5>



Рис. 5. Фальшування на якісному професійному рівні. Бешада, Польща, автор G. Lucacjewski. Джерело: <https://shorturl.at/guQWZ>  
 Fig. 5. Falsification on a highly professional level. Bieszczady, Poland, by G. Lucacjewski. Source: <https://shorturl.at/guQWZ>



Рис. 6. Туша загиблого копитного, викладена в якості приманки для фотопасток. Джерело: Wildgame innovations NNP RANOE 0093 01.02.2019.  
 Fig. 6. The carcass of a dead ungulate laid out as bait for photo traps. Source: Wildgame innovations NNP RANOE 0093 01.02.2019.

### ***Встановлення запасу гілкового корму***

Встановлення запасу гілкового корму за методиками [Smirnov 2007; Smirnov & Larionov 2012; Pylypko 2016]. Загальноприйнятої методики з визначення гілкового запасу до нашого часу нема і найбільш зручною та ефективною є методика встановлення ваги пагонів через середній діаметр у місці скушування, котрий визначається в польових умовах. Ця методика з часом удосконалювалась. Вважається, що середній діаметр скусу залежить від продуктивності рослинності та від пасовищного навантаження. Лось при високій щільності здатний поїдати більш товсті гілки і утримувати упродовж певного часу висоту підросту майже на одній і тій висоті (в межах доступного кормового простору). У наш час подібні високі щільності лося у Центральному Поліссі відсутні, за винятком лівобережжя р Прип'ять у Чорнобильському заповіднику. Особливістю території Чорнобильського заповідника є наявність свіжих і великих за площею пожеж 2020 р. У Поліському природному заповіднику згарища різного віку, лісосіки (зруби) в охоронній зоні та протипожежні розриви мають високі запаси кормів для копитних, що зумовлює інтенсивну і як правило, короткочасову міграцію лося за межі заповідника. Типологічно і за породним складом ліси Чорнобильського заповідника більш різноманітні та трофічно більш багаті.

Облік кормових запасів має проводитися після початку листопаду, коли ріст пагонів і трав призупинився. При цьому на маршрутах закладаються кругові площадки радіусом 126 см або площею 5 м<sup>2</sup>. З причини нерівномірного підросту, кущів, підліску площадки розміщувались на ділянках маршруту у місцях з мінімальними, максимальними і середніми показниками. У подальшому на частині пробних площ запаси гілкового корму визначались окомірно (в експертній оцінці) за методиками, котрими традиційно користуються лісові таксатори при проведенні лісовпорядкування.

Використання малозатратних у часі методик дало змогу обстежити достатню кількість території Чорнобильського, Поліського заповідників та їх околць, створити достатню базу даних та забезпечити відповідну репрезентативність. На площадках реєстрували всі пагони висотою до 3 м з встановленням виду, висоти від землі і діаметру на висоті 10 см. Висоту виміряли палицею, а діаметр штангенциркулем. Визначення середнього діаметру скусу гілки лосем виконувався під час стежування при наявності снігового покриву або при обліку на маршрутах за купками зимових екскрементів. Запаси гілкового корму, деревні запаси підросту і підліску, для чого проводиться суцільний облік підросту та підліску висотою до 3 м з визначенням деревних порід, висот і діаметрів на висоті 10 см над поверхнею землі. Запаси гілкового корму встановлюються шляхом множення кількості особин підросту та підліску на середню вагу одного висушеного 20-см деревного пагону. Середню вагу деревного пагону визначають в сирому та висушеному стані, як середню з 10 відібраних пагонів.

Упродовж з жовтня 2019 р. до лютого 2022 р. на території Чорнобильського радіаційно-екологічного біосферного проводились обліки чисельності копитних і лося під час гону, весняні маршрутні обліки за купками екскрементів, маршрутні обліки на проораних мінералізованих смугах, зимові маршрутні обліки. Вивчалось харчування лося шляхом аналізу вмісту трьох шлунків, стежуванням за пересуванням лосів (див. «Літопис Природи ЧРЕБЗ» за 2020 та 2021 рр.). Розбіжності у даних чисельності та просторовому розподілу лося в літній і зимовий період не можна пояснити наявністю похибок у роботах з встановлення чисельності чи недоліками використовуваних методик. Проводили опитування працівників лісової охорони, егерської служби, місцевих жителів-збирачів ягід. До речі місцеві жителі часто виходять на збір ягід разом з псами, що неймовірно посилює негативний вплив теплового стресу.

### ***Обліки чисельності***

Проведення картування літніх оселищ і місць шлюбної активності (родинних груп) лося стверджує, що ключову роль у збереженні поліської популяції відіграють мозаїчні лісоболотні території, перезволожені ліси і тому проекти з відновлення заболочених заплавл з верболозами як літніх оселищ лося мають пріоритетне значення у охороні виду в Україні.

Використовувалася сукупність методик і англомовна наукова література. Проводяться обліки чисельності за слідами, обліки копитних за зимовими екскрементами, візуальні спостереження та фотографування, вивчення поведінки та соціальної структури перелічених видів за слідами.

Маршрутні обліки тварин, як візуальні, слухові чи слідові, є одними з найбільш поширених. Обліки чисельності за слідами мають давню історію. Першопочаткова методика ЗМО<sup>1</sup> в подальшому багато разів удосконалювалася<sup>2</sup>.

Найбільш перспективним методом обліку копитних в умовах Полісся виявився маршрутний облік купок екскрементів з шириною облікової смуги 4 м. Фекалії традиційно використовуються для моніторингу багатьох видів наземних ссавців [Lonsinger *et al.* 2015] і в т. ч. для копитних [Cromsigt *et al.* 2009]. Метод підрахунку екскрементів-гранул є найбільш поширеним при обліку чисельності копитних у Європі і світі, котрий має високу точність і високу кореляцію між гранулами і копитними [Putman 1984; Campbell *et al.* 2004].

Проблема помилкової ідентифікації екскрементів була описана давно і науковці весь час пропонували свої критерії розрізнення морфологічно ідентичних гранул і у т. ч. встановленням рівня кислотності чи ДНК-маркерів. Надмірна довіра до морфології посліду може привести до помилкових результатів [Spitcer *et al.* 2019].

Облік чисельності шляхом прогону та інші методики, котрі використовували у мисливському господарстві, виявилися ненадійними, бо подвійного підрахунку неможливо уникнути. Облік чисельності методом підрахунку екскрементів є більш точним [Cederlund *et al.* 1998].

Території Чорнобильського і Поліського заповідників по щільності популяції лося і інших копитних згідно даних маршрутних обліків за купками екскрементів є вкрай неоднорідними. Це створює потужну основу для варіацій ризику хижацтва та вироблення упродовж певного часу відповідних поведінкових компромісів [Atuo & O'Connell 2017].

Болотяні осичники та лозняки, що, як правило, мають пірогенне походження приваблюють типових дендрофагів таких, як лось [Sahaidak & Samchuk 2006].

## Результати

### *Стан популяції*

В останні роки після невеликого спаду чисельності узимку 2019–2020 рр. спостерігається стабілізація і невелика тенденція до зростання чисельності лося. У районі Поліського природного заповідника дещо зросла інтенсивність міграції і відмічена група мігрантів чисельністю 6 ос. Такі чисельні групи лосів у минулому за винятком 1980-х р. тут не зустрічались. Однак і надалі місцева популяція лося лишається розрідженою, малочисельною у порівнянні з ємністю угідь та запасами гілкового корму. Сучасна літня чисельність лося у Поліському заповіднику склала біля 25 ос. (1,3 ос./1 тис. га), зимова — 40 ос. (2 ос./тис. га), у Чорнобильському заповіднику — 940 ос. (1–6 ос./1 тис. га).

### *Вразливість до потепління клімату*

У лося автор у польових умовах Центрального Полісся спостерігав зовнішні ознаки теплового стресу у різні періоду року. Про це також повідомляли респонденти. Так інженер Державного підприємства «Північна Пуща» В. Пономаренко повідомляв, що у літню спеку він зустрічав на болотах Чорнобильського заповідника лосів з ознаками важкого дихання. Особливо велика кількість загиблих дорослих лосів була відмічена у вкрай теплу, суху і безсніжну зиму 2019–2020 р. Відомими є факти загибелі дорослих на невеликих пожежних водоймах Чорнобильського заповідника (С. Гащак та С. Паскевич, особ. повід.). У районі Поліського заповідника у 2020 р. були знайдені рештки лося з рогами на шість відростків.

<sup>1</sup> Жарков, И. В., В. П. Теплов. 1958. Инструкция по количественному учету охотничьих животных на больших площадях. Главохота РСФСР. М:25.

<sup>2</sup> Кузякин, В. 2018. Зимний маршрутный учет: проблемы остались. <https://www.ohotniki.ru/hunting>

Польові обстеження масового відвідування місць водопоїв благородними оленями та кіньми Пржевальського ЧРЕБЗ не виявили схожих по масовості відвідування водопоїв лосями.

За слідами переслідування вовками лосів встановлена дорослих самців втеча до дрібних водойм, слабка інтенсивність опору і загибель у мілководних водоймах Чорнобильського біосферного заповідника взимку 2019–2020 рр. Інтенсивність шлюбної активності під час обліків лося на стогін була найвищою у більш прохолодну погоду і особливо на світанку. Така поведінка вважається типовою і до деякої міри адаптацією для польської популяції лося, котра здатна частково пристосовуватись до змін середовища існування [Borowik *et al.* 2020].

Вивчення і встановлення площ раннесукцесійної рослинності, запасів літніх і зимових (гілкових) кормів у конкретному ландшафті є важливою умовою для встановлення ємності оселища та впровадження ефективного управління популяцією.

За результатами стежування у 1986–2004 рр. вразливість лося до хижацтва вовка та питома вага лося у спектрі живлення вовка виявились не постійними. Упродовж 1994–2004 р. відмічена тенденція до зростання смертності лося від хижацтва вовка [Zhyla 2009]. У зимовий період 2022–2023 р. у районі Поліського природного заповідника не встановлені факти загибелі лося від вовків з причини відсутності тут місцевої територіальної зграї і наявності нетериторіальних вовків.

Літнє поширення лося в районі Поліського заповідника та ЧРЕБЗ виявилось ідентичним і пов'язаним з болотами та перезволоженими лісами, де можна сховатись у густу тінь. Лось в ЧРЕБЗ на свіжих згарищах з болотами без тіні був відсутнім. Не відмічені сліди літнього перебування цього виду на мезо- та оліготрофних болотах Поліського заповідника. При цьому у зимовий час ці копитні були неодноразово помічені на мезотрофних болотах. У Поліському заповіднику при виконанні спільного з ЄС проекту з адаптації управління природоохоронними територіями до змін клімату були відновлені дві ділянки низинних боліт на місці полищених сільськогосподарських угідь, котрі у подальшому стали високопродуктивними оселищами для лося [Balabukh *et al.* 2013].

Зміни клімату впливають на лося по різному. Це передусім зміни біотопів та зменшення запасів гілкового корму, тепловий стрес і посилення вразливості до хижацтва вовка та результативності браконьєрських полювань, пожежі. Так в умовах теплового стресу більш вразливими до хижацтва вовка стають особини великого розміру і переважно самці. Такі тенденції почали реєструватись на початку 2000-х років, але тепла суха зима 2019–2020 р. у порівнянні з наступною зимою 2020–2021 рр.

Зміни клімату спричинюють масове заростання боліт лісом, зменшують зволоженість біотопів і в цілому погіршують кормову ємність угідь для лося. Мезотрофні і оліготрофні болота без впливу пожеж заростають переважно сосною, і у цьому разі вони мають невисоке кормове значення для лося. Густі осичники пірогенного походження на болотах мають великі запаси якісного гілкового корму, але у наш час у Центральному Поліссі цей раннесукцесійний тип рослинності рідкість (рис. 7–8).

Найбільш високі запаси гілкового корму осики і верби зустрічаються у перезволожених біотопах, котрі зменшують свої площі під впливом потепління (рис. 9). Завдяки пагоновому відновленню листяні породи раніше від сосни створюють кормове поле для лося. З цієї і інших причин зміни клімату негативно впливають на кормові запаси для лося.

Запаси гілкового корму у сухих і свіжих біотопах сягають порівняно невеликих запасів, але подекуди у Чорнобильському заповіднику саме у невеликих за площею острівцях сухих сосняків існують високі концентрації лося (рис. 10). Загальна закономірність післяпожежної сукцесії рослинності у тому, що з роками якість гілкового корму знижується, а найвищі запаси кормів для лося зустрічаються у віці 6–10 років.

Інтенсивність з'їдання гілкових пагонів можна вивчати при порівняно високих щільностях лося, котрі нині є у Чорнобильському заповіднику.





Рис. 7. Осика (*Populus tremula*) разів об'їдена лосем і зупинена у розвитку на раннесукцесійній стадії розвитку, коли дерево продукує майже виключно гілковий корм для копитних. Чорнобильський радіаційно-екологічний біосферний заповідник, фото автора, 14.08.2020.

Fig. 7. Aspen (*Populus tremula*) repeatedly eaten by elk and stopped in its development at the early successional stage, when the tree produces almost exclusively branch fodder for ungulates. Chornobyl Radiation and Ecological Biosphere Reserve. Photo by the author, 14.08.2020.



Рис. 8. Масове післяпожежне заростання осикою (*Populus tremula*) і березою (*Betula*) насінневого походження при вкрай низькому пасовищному навантаженні лося. Поліський природний заповідник, фото автора, 13.06.2016.

Fig. 8. Massive post-fire overgrowth of aspen (*Populus tremula*) and birch (*Betula*) of seed origin with extremely low grazing load of elk. Polissia Nature Reserve. Photo by the author, 13.06.2016.

Найбільш висока інтенсивність об'їдання характерна для дубу і природне відновлення дубняків у Чорнобильському заповіднику фактично відсутнє. Найбільш інтенсивне об'їдання гілок характерне для верби, дубу і дещо менше для осики (рис. 11).

Дуб інтенсивно об'їдається майже виключно у Чорнобильському заповіднику. Кущові види верб знаходяться переважно в деградованому стані через зниження рівня ґрунтових вод, погіршення трофіки з причини припинення повеневого водного режиму і старіння кущів. Особливістю трофіки лося у Чорнобильському заповіднику є те, цей тут цей вид харчується гілками шатроподібних сосен у віці навіть більше 12–20 років, котрі ростуть розріджено або поодинокі на перелогах. Можна припустити, що такі сосни з кронею до поверхні ґрунту у долісокультурний період були широко поширеними у Поліссі і відігравали помітну роль у харчуванні лося.

## Обговорення

Потепління клімату має вплив на популяцію лося на межі південного ареалу і у т. ч. у Центральному Поліссі. Отже на біокліматичній межі географічного ареалу виду лось потрапляє у стресовий стан через не тільки підвищення температури, але і через кліматичні зміни середовища. Великі розміри тіла лося роблять його чутливим до теплового стресу. У Центральному Поліссі виявлені зміни поведінки лося та його вразливості до хижацтва вовка, полювання людини в залежності від погоди, ландшафту та присутності хижаків. Лосі не здатні тривалий час втікати від переслідування вовками чи псами під час полювання, змушені зупинитись, відпочивати чи забігати у воду для охолодження при аномально високих температурах. У 1986–2022 рр. фіксувалась поведінка лосів близька до теплового стресу при їх переслідуванні мисливцями та вовками.

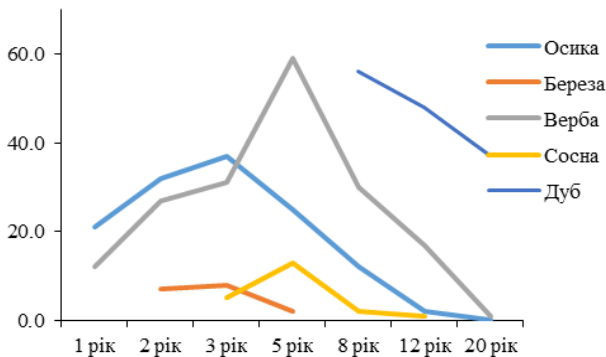
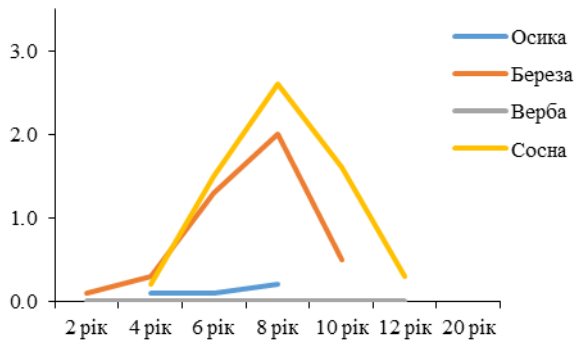
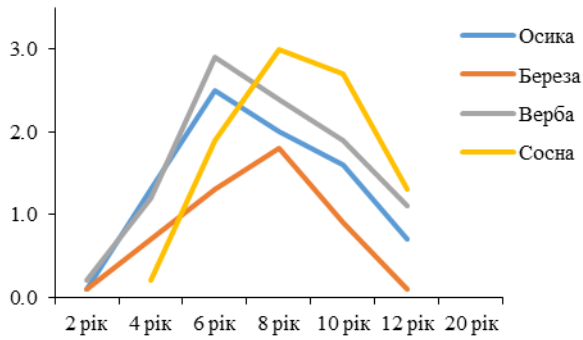


Рис. 9–10. Запаси гілкового корму для лося на згаріщах різного віку у вологих, перезволожених і заболочених біотопах (ліворуч) та у сухих і свіжих біотопах (праворуч) Центрального Полісся при невисоких інтенсивностях згризання пагонів та суцільному лісовідновленню.

Fig. 9–10. Reserves of branch fodder for elk on burns of different ages in wet, waterlogged and swampy habitats (left) and in dry and fresh habitats (right) of the Central Polissia at low intensities of shoot gnawing and continuous reforestation.

Рис. 11. Інтенсивність об'їдання гілкових пагонів у залежності від деревної породи і віку дерева у Чорнобильському радіаційно-екологічному біосферному заповіднику (%).

Fig. 11. Intensity of branch shoots eating depending on the tree species and age of the tree in the Chernobyl Radiation and Ecological Biosphere Reserve (%).

Особливо вразливим до хижацтва цей вид у теплу зиму, з низьким рівнем ґрунтових вод 2019–2020 р. Лось використовує обводнені водно-болотні угіддя Полісся для легкої втечі від переслідування, але відсутність води на болотах змінили швидкість пересування лося і вовків і зробили лося більш уразливим у порівнянні з оленем. Ця обставина є поясненням того, чому упродовж 2019–2020 р. у дієті вовків ЧРЕБЗ переважав лось, а у наступні сніжні зими — олень. Хижацтво вовків, як явище є складним механізмом і різним за результативністю у залежності від досвідченості, отриманих навичок від дорослих вовків у зграї, інтелектуальних здібностей окремих особин, погоди, пори року, якихось випадковостей. Окрім того окремі зграї мають свій особливий «почерк» проведення полювань. При зміні одного з партнерів репродуктивної пари, як правило, результативність хижацтва дещо знижується. Про всі ці особливості хижацтва вовків в сучасній науковій літературі і математичних моделях мова не йде. Різке зменшення добових переходів навесні, ні за яких обставин не можна відносити до впливу потепління. Це природна зміна поведінки на появу зелених кормів і зменшення теплових витрат на обігрів тіла. За наявності вовків ці зміни більш помітні. Особливо важко відшукати сліди перебування вагітних самок та молодих телят.

За прогнозами зміни клімату матимуть вплив на чисельність видів у всьому світі [Ripple *et al.* 2016]. Температури перевищуватимуть їхні теплові пороги [Pörtner *et al.* 2002], а рослини сукцесії проходилимуть неприродним шляхом і можуть змінювати спільноти копитних. Такі зміни можуть програмувати іншу поведінку хижаків, які змінюють конкуренцію або динаміку хижак-жертва [Post *et al.* 1999]. Для ЧРЕБЗ масове поширення кунічника, інвазії робінії, клена ясенелистого, інтенсивне всихання кущових верб, майже зникнення кабана роблять вкрай складним прогнозування змін чисельності і видового складу конкретних угруповань копитних у залежності від біотопів.

Тварини, що мешкають на біокліматичних краях свого ареалу, зіткнуться з найдраматичнішими та найпершими наслідками зміни клімату. Розуміння того, як окремі тварини реагують на існуючі варіації умов навколишнього середовища, які, за прогнозами, призведуть до найбільших змін, забезпечать найкращу індикацію майбутньої стійкості [Franco *et al.* 2006], тенденції чисельності [Forchhammer *et al.* 2001] та зміни ареалу [Hampe *et al.* 2005].

Наприклад, тварини можуть вибирати кілька середовищ існування, але цей простий зв'язок може не відображати, як тварина використовує кожне з них (наприклад, одне середовище існування може надавати термальний притулок, а інше — можливість пошуку їжі [Street *et al.* 2016]. Подібним чином ці моделі можуть не визначити, чи використовує тварина середовище проживання лише в певний час, щоб зменшити ризик хижацтва [Latombe *et al.* 2014]. На щастя, удосконалені методології аналізу руху тварин можуть допомогти нам розпізнати, які типи поведінки відбуваються в різних середовищах існування, і як ця поведінка може змінитися залежно від поточних екологічних умов [Edelhoff *et al.* 2016].

Лось є ключовою рослинноїдною твариною і чутливим видом-індикатором змін клімату і вивчення мінливого природного середовища на південній межі ареалу і встановлення біокліматичного порогу. Лосі фізіологічно чутливі до спеки [McCann *et al.* 2013] і різко змінюють вибір середовища існування, коли температура навколишнього середовища підвищується [Schwab & Pitt 1991; Beest *et al.* 2012; Street *et al.* 2016]. Лось змушений тратити енергію на пошук середовищ існування, які діють як термальні притулки [Dussault *et al.* 2004; McCann *et al.* 2013]. Енергетичні витрати від змін клімату включають прямі витрати на розсіювання тепла через збільшення швидкості метаболізму, включаючи в екстремальних випадках дихання для зменшення надлишку тепла [Renecker & Hudson 1986; Renecker & Schwartz 1998] і непрямі витрати через відмову від можливостей пошуку їжі, збільшення часу на відпочинку, щоб уникнути перегріву [Street *et al.* 2016]. Ці витрати можуть призвести до погіршення фізіологічного стану і до підвищення ризику смертності [Beest & Milner 2013].

У південній частині ареалу лосі демонструють ознаки погіршення здоров'я, зниження плодючості [Ruprecht *et al.* 2016]. літній тепловий стрес є одним із кількох потенційних факторів майже знищення популяції лося на північному заході Міннесоти, США. На додаток до поточних загроз, з якими стикаються лосі, прогнозується, що бореальні ліси північної Міннесоти стануть сухими і відкритими біотопами у найближчі десятиліття [Galatowitsch *et al.* 2009]. Таким чином зменшуючи здатність лосів знаходити місця існування, які зазвичай використовуються для пошуку їжі і термальні притулки.

Зміна кліматичних умов може призвести до збільшення популяції оленів і скорочення популяції лосів [Weiskopfye *et al.* 2019]. Залежно від правового статусу вовків у регіоні, можна застосовувати ту саму стратегію для зменшення хижацтва. Менеджери також можуть розглянути альтернативні стратегії управління середовищем існування покращити середовище існування для лосів, наприклад, створювати місця з кращими охолоджувачими властивостями та якістю їжі [Weiskopfye *et al.* 2019].

Поріг комфортної весняної теплової поведінки становить біля 15°C, що може бути результатом природного пристосування лося до низьких зимових температур і швидких змін у погоді та весняній фенології, що посилюється залишками зимової шерсті. У цей час тепловий стрес посилюється відсутністю намету, затінку та покриву листяної рослинності.

Більш ранні високі температури весни можуть принести користь лосям, оскільки вони роблять зелений весняний корм більш ясным і доступним.

Лосі вибирають місця існування, які забезпечують кращу тінь і охолодження, коли температура навколишнього середовища підвищується [McCann *et al.* 2016]. Ці дослідження загалом сходяться на тому, що низинні ліси з щільним наметом є найбільш придатними для лосів під час високих температур навколишнього середовища.

## Висновки

За умов потепління клімату відновлення боліт, залишення на певний час порубкових решток у місцях проведення рубок, зрізання бензопилами старіючих верболозів для створення раннесукцесійної гілкової рослинності. Спостереження у Поліссі не підтверджують того, що для уникнення теплового стресу лосі будуть відпочивати частіше, відмовляться від протяжних міграційних переходів з Білорусі в Україну або зменшувати рухливість у пошуках їжі. В окремі особливо теплі роки, як наприклад у 2019–2020 р., з причини теплового стресу знижуватись життєздатність популяції лося, вразливість цього виду до хижацтва вовка та полювання, що привело до падіння чисельності упродовж 2020 р. на 10 %. Високі температури несуть найбільші ризики інтенсивності втечі лосів при переслідуванні їх вовками чи мисливцями може знижуватись, що спричинювати посилену загибель лосів великого розміру.

У разі навіть часткового відновлення низинних боліт у ЧРЕБЗ може зрости ємність угідь, запаси літніх і зимових кормів для лося можуть зрости у 2–3 рази. У Поліському заповіднику у 2011–2013 р. у рамках пілотного проекту на покинутих сільськогосподарських полях на протяжності біля 2 км двох бічних каналів Жолобницької осушувальної системи були відновлені болота для лося. Бічні канали осушувальних систем необхідно перекривати повністю. Використовувати землерийну техніку для перекриття водного стоку води на господарсько освоєних територіях не можна з причини появи конфліктних ситуацій і можливих подальших судових штрафних санкцій. У межах природоохоронних територій використання землерийної техніки ускладнюється нанесенням шкоди довкіллю та необхідністю розробки технічної документації та екологічної експертизи. Відновлені болота в кв. 62 Копищанського НДПВ Поліського заповідника і в його охоронній зоні є найбільш захищеними від непокоєння та найбільш продуктивними літніми оселищами лося. Зважаючи на потенційно можливі території відновлення боліт у ЧРЕБЗ згідно з картою Волинської губернії 1855–1877 рр. тут необхідно використовувати дешеві і масові технології зведення гребель на каналах, відновлення повеневого водного режиму з фільтрацією мулу у заплавах.

Зміна кліматичних умов може призвести до збільшення популяції оленів і скорочення популяції лосів. Залежно від правового статусу вовків у регіоні, можна застосовувати ту саму стратегію для зменшення хижацтва. Менеджери також можуть розглянути альтернативні стратегії управління середовищем існування покращити середовище існування для лосів наприклад, просувати місця з кращими охолоджуючими властивостями та якістю їжі.

## Подяки

Щиро дякую колегам В. Пономаренку, С. Гащаку та С. Паскевичу за повідомлення важливих деталей з екології лося. Автор не отримав жодного спеціального фінансування для виконання цієї роботи.

## References

- Atuo, F. A., T. J. O'Connell. 2017. The landscape of fear as an emergent property of heterogeneity: contrasting patterns of predation risk in grassland ecosystems. *Ecology & Evolution*, 7 (13): 4782–4793. [CrossRef](#)
- Balabukh, V. O., S. M. Zhyla, O. O. Orlov, O. A. Yaremchenko. 2013. Biotechnical measures in the Polissia Reserve. In: *Vulnerable Ecosystems of the Polissia Nature Reserve and its Environs in the Context of Global Warming: Problems and Solutions*. Published by NPP Interservice LLC, Kyiv, 60–63. [In Ukrainian]
- Beest, F. M. van, B. Van Moorter, J. M. Milner. 2012. Temperature-mediated habitat use and selection by a heat-sensitive northern ungulate. *Animal Behaviour*, 84: 723–735. [CrossRef](#)
- Beest, F. M. van, J. M. Milner. 2013. Behavioural responses to thermal conditions affect seasonal mass change in a heat-sensitive northern ungulate. *PLoS One*, 8 (6): e65972. [CrossRef](#)
- Borowik, T., M. Ratkiewicz, W. Maślanko, *et al.* 2020. Too hot to handle: summer space use shift in a cold-adapted ungulate

- at the edge of its range. *Landscape Ecology*, **35**: 1341–1351. [CrossRef](#)
- Broders, H. G., A. B. Coombs, J. R. McCarron. 2012. Ecothermic responses of moose (*Alces alces*) to thermoregulatory stress on mainland Nova Scotia. *Alces*, **48**: 53–61.
- Campbell, D., G. Swanson, J. Sales. 2004. Comparing the precision and cost-effectiveness of fecal pellet group count methods. *Journal of Applied Ecology*, **41**: 1185–1196. [CrossRef](#)
- Cederlund, G., J. Bergqvist, P. Kiellander, R. Gill, J. M. Gaillard, [et al.]. 1998. Managing roe deer and their impact on the environment: maximizing the net benefits to society. In: Duncan, P. & J. D. C. Linell (eds). *The European roe deer: the Biology of Success*. Scandinavian University Press, Oslo, 337–372.
- Cromsigt, J., S. Rensburg, R. Etienne, H. Olf. 2009. Monitoring large herbivore diversity at different scales: comparing direct and indirect methods. *Biodiversity and Conservation*, **18**: 1219–1231. [CrossRef](#)
- Cristescu, B., L. M. Elbroch, T. D. Forrester, M. L. Allen, D. B. Spitz, [et al.]. 2022. Standardizing protocols for determining the cause of mortality in wildlife studies. *Ecology and Evolution*, **12** (6): e9034. [CrossRef](#)
- Domnich, V. I., M. O. Malevanova, I. D. Delegan. 2008. Some reasons for changes in the number of elk in Ukraine in the predator-prey system. Forestry and landscape gardening. *Scientific Bulletin. National Forestry University of Ukraine*, **18** (7): 55–63. [In Ukrainian]
- Dussault, C., J.-P. Ouellet, R. Courtois, J. Huot, L. Breton, [et al.]. 2004. Behavioural responses of moose to thermal conditions in the boreal forest. *Écoscience*, **11**: 321–328. [CrossRef](#)
- Edelhoff, H., J. Signer, N. Balkenhol. 2016. Path segmentation for beginners: an overview of current methods for detecting changes in animal movement patterns. *Movement Ecology*, **4**: 21. [CrossRef](#)
- Fisher, J. T., L. Wilkinson. 2005. The response of mammals to forest fire and timber harvest in the North America boreal forest. *Mammal Review*, **35**: 51–81. [CrossRef](#)
- Forchhammer, M. C., T. H. Clutton-Brock, J. Lindstrom, S. D. Albon. 2001. Climate and population density induce long-term cohort variation in a northern ungulate. *Journal of Animal Ecology*, **70**: 721–729. [CrossRef](#)
- Franco, A. M. A., J. K. Hill, C. Kitschke, Y. C. Collingham, D. B. Roy, [et al.]. 2006. Impacts of climate warming and habitat loss on extinctions at species' low-latitude range boundaries. *Global Change Biology*, **12**: 1545–1553. [CrossRef](#)
- Galatowitsch, S., L. Frelich, L. Phillips-Mao. 2009. Regional climate change adaptation strategies for biodiversity conservation in a midcontinental region of North America. *Biological Conservation*, **142**: 2012–2022. [CrossRef](#)
- Gardner, J. L., A. Peters, M. R. Kearney, L. Joseph, R. Heinsohn. 2011. Declining body size: a third universal response to warming? *Trends in Ecology & Evolution*, **26**: 285–291. [CrossRef](#)
- Hampe, A., R. J. Petit. 2005. Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters*, **8**: 461–467. [CrossRef](#)
- Hobbs, N. T., D. M. Swift. 1985. Estimates of habitat carrying capacity incorporating explicit nutritional constraints. *Journal of Wildlife Management*, **49**: 814–822. [CrossRef](#)
- Latombe, G., D. Fortin, L. Parrott. 2014. Spatio-temporal dynamics in the response of woodland caribou and moose to the passage of grey wolf. *Journal of Animal Ecology*, **83**: 185–198. [CrossRef](#)
- Lavrovsky, V. V. 1990. Feeding of the wolf and its importance in the territory of the Oksky reserve. In: *Multiyear dynamics of natural objects of the Oksky reserve*. Main Directorate of Hunting under the Council of Ministers of the RSFSR. Moscow, 53–109. [In Russian]
- Lonsinger, R. C., E. M. Gese, L. P. Waits. 2015. Evaluating the reliability of field identification and morphometric classifications for carnivore scats confirmed with genetic analysis. *Wildlife Society Bulletin*, **39**: 593–602. [CrossRef](#)
- McCann, N. P., R. A. Moen, T. R. Harris. 2013. Warm-season heat stress in moose *Alces alces*. *Canadian Journal of Zoology*, **91**: 893–898. [CrossRef](#)
- McCann, N. P., R. A. Moen, S. K. Windels, T. R. Harris. 2016. Identifying thermal refugia for a cold-adapted mammal facing climate change. *Wildlife Biology*, **22**: 228–237. [CrossRef](#)
- Milligan, H. R., J. Koricheva. 2013. Effects of tree species richness and composition on moose winter browsing damage and foraging selectivity: An experimental study. *Journal of Animal Ecology*, **82**: 739–748. [CrossRef](#)
- Morales, J. M., P. R. Moorcroft, J. Matthiopoulos, J. L. Frair, J. G. Kie, R. A. Powell, et al. 2010. Building the bridge between animal movement and population dynamics. *Philos Transact Royal Society B*, **365** (1550): 2289–2301. [CrossRef](#)
- Mumma, M. A., M. Gillingham, S. Marshall, C. Proctor, A. Bevington, M. Scheideman. 2021. Regional moose (*Alces alces*) responses to forestry cutblocks are driven by landscape-scale patterns of vegetation composition and regrowth. *Forest Ecology and Management*, **481**: 118763. [CrossRef](#)
- Niedziałkowska, M., K. J. Hundertmark, B. Jędrzejewska, V. E. Sidorovich, [et al.]. 2016. The contemporary genetic pattern of European moose is shaped by postglacial recolonization, bottlenecks, and the geographical barrier of the Baltic Sea. *Biological Journal of the Linnean Society*, **117** (4): 879–894. [CrossRef](#)
- Peterson, S., D. Kramer, J. Hurst, J. Frair. 2020. Browse selection by moose in the Adirondack Park, New York. *Alces*, **56**: 107–126.
- Pörtner, H. 2001. Climate change and temperature-dependent biogeography: oxygen limitation of thermal tolerance in animals. *Naturwissenschaften*, **88**: 137–146. [CrossRef](#)
- Pörtner, H. 2002. Climate variations and the physiological basis of temperature dependent biogeography: systemic to molecular hierarchy of thermal tolerance in animals. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*, **132**: 739–761. [CrossRef](#)
- Post, E., R. O. Peterson, N. C. Stenseth, B. E. McLaren. 1999. Ecosystem consequences of wolf behavioural response to climate. *Nature*, **401**: 905–907. [CrossRef](#)
- Putman, R. J. 1984. Facts from faces. *Mammal Review*, **14**: 79–97. [CrossRef](#)
- Pylypkov, E. N. 2016. Analysis of trophic activity of mammalian phytophages in different biogeocoenoses. *Proceedings of the Saratov University. Series Chemistry, Biology, Ecology*, **16** (4): 441–444. [In Russian] [CrossRef](#)
- Renecker, L. A., R. J. Hudson. 1986. Seasonal energy expenditures and thermoregulatory responses of moose. *Canadian Journal of Zoology*, **64**: 322–327. [CrossRef](#)
- Renecker L. A., C. C. Schwartz. 1998. Food habits and feeding behavior In: Franzmann AW, Schwartz CS, editors. *Ecology and Management of the North American Moose*. Smithsonian Institution Press, Washington (DC), 403–440.
- Ripple, W. J., G. Chapron, J. V. López-Bao, S. M. Durant, D. V. Macdonald, [et al.]. 2016. Saving the World's Terrestrial Megafauna. *Bioscience*, **66** (10): 807–812. [CrossRef](#)
- Ruprecht J. S., K. R. Hersey, K. Hafen, K. L. Monteith, N. J. DeCesare, [et al.]. 2016. Reproduction in moose at their southern range limit. *Journal of Mammalogy*, **97**: 1355–1365. [CrossRef](#)
- Sahaidak, A., M. Samchuk. 2006. Influence of pyrogenic succession on the hunting fauna of the Mizhrichynskyi RLP marshes. In: Zagorodniuk, I. (ed.). *Fauna in the Anthropogenic Environment*. Luhansk, 206–209. (Series: Proceedings of the Theriological School; Vol. 8). [In Ukrainian]
- Schrempf, T. V., J. Rachlow, R. Johnson, L. Shipley, R. Long,

- [et al.]. 2019. Linking forest management to moose population trends: The role of the nutritional landscape. *PLoS ONE*, **14**: e0219128. [CrossRef](#)
- Schwab, F. E., M. D. Pitt. 1991. Moose selection of canopy cover types related to operative temperature, forage, and snow depth. *Canadian Journal of Zoology*, **69**: 3071–3077. [CrossRef](#)
- Smagol, V. M., G. Gavrys, O. O. Salgansky Jr. 2012. Distribution and abundance of elk, *Alces alces* (Mammalia, Artiodactyla) in Ukraine at the beginning of the XXI century. *Vestnik zoologii*, **46** (2): 161–166. [In Ukrainian]
- Smirnov, K. A. 2007. The experience of estimating forage reserves of forest ungulates using the relationship between shoot diameter and shoot weight. *Zhoologicheskii zhurnal*, **86** (7): 883–890. [In Russian]
- Smirnov, K. A., K. O. Larionov. 2012. Methods for estimating the stock of wood and vegetative fodder of forest ungulates. *Lesovedenie*, **4**: 56–60. [In Russian]
- Spitcer, R., M. Churski, J. P. C. Cromsigt. 2019. Doubting dung: eDNA reveals high rates of misidentification in diverse European ungulate communities. *European Journal of Wildlife research*, **65**: 28. [CrossRef](#)
- Street, G. M., J. Fieberg, A. R. Rodgers, M. Carstensen, R. Møen, et al. 2016. Habitat functional response mitigates reduced foraging opportunity: implications for animal fitness and space use. *Landscape Ecology*, **31**: 1939–1953. [CrossRef](#)
- Street, G. M., A. R. Rodgers, J. M. Fryxell. 2015. Mid-day temperature variation influences seasonal habitat selection by moose. *Journal of Wildlife Management*, **79**: 505–512. [CrossRef](#)
- Tewksbury, J. J., J. G. T. Anderson, J. D. Bakker, T. J. Billo, P. W. Dunwiddie, [et al.]. 2014. Natural history's place in science and society. *Bioscience*, **64**: 300–310. [CrossRef](#)
- Volokh, A. M. 2008. Dynamics of elk (*Alces alces*) range in Ukraine. *Vestnik okhotovedeniya*, **5** (1): 17–27. [In Russian]
- Volokh A. M. 2009. History and status of population dynamics of moose in the steppe zone of Ukraine. *Alces (A Journal Devoted to the Biology and Management of Moose)*, **45**: 5–12.
- Weiskopf, S. R., O. E. Ledee, L. M. Thompson. 2019. Climate change effects on deer and moose in the Midwest. *Wildlife*, **4**: 769–781. [CrossRef](#)
- Zhyla, S. 2006. Wolf, wild ungulates and cattle in the north of Zhytomyr region: selective predation. In: Zagorodniuk, I. (ed.). *Fauna in the Anthropogenic Environment*. Luhansk, 160–164. (Series: Proceedings of the Theriological School; Issue 8). [In Ukrainian]
- Zhyla, S. M. 2009. The wolf and the elk. In: Zhyla, S. M. *Wolf (Canis lupus L., 1758) in Polissia Nature Reserve and its vicinity: monitoring, spatial structure, ecology, management*. Selezivka, 117–128. [In Ukrainian]