

УДК 599(477)

Адвентивна теріофауна України і значення інвазій в історичних змінах фауни та угруповань

Ігор Загороднюк

Адвентивна теріофауна України і значення інвазій в історичних змінах фауни та угруповань. — **Загороднюк І.** — Наведено огляд видів і підвидів, що поповнили теріофауну України внаслідок штучних інтродукцій і природних інвазій протягом історичного часу. Загалом список фауни поповнився 36 видами і підвидами, насамперед за рахунок трьох груп: ратичних, гризунів та хижаків. Повна натуралізація з формуванням стабільних популяційних систем відмічена для лише кількох видів (єнот, ондатра, норка американська тощо) і підвидів (вивірка телеутка, кабан східний тощо). Успіх у формуванні стійких популяцій інтродукованих видів залежав від освоєння ними природних екосистем. Натомість, успіх інвазійних видів має місце в урбаністичних системах (миша хатня, пацюк мандрівний, нетопир білосмугий тощо). Розглянуто екологічні ефекти, що спричиняє адвентивна фауна.

Ключові слова: теріофауна, видовий склад, історичні зміни, інвазія, Україна.

Адреса: Природничо-географічний факультет, Луганський національний педагогічний університет, вул. Оборонна 2, Луганськ, 91011, Україна. E-mail: zoozag@ukr.net.

Adventive mammal fauna of Ukraine and a significance of invasions in historical changes of fauna and communities. — **Zagorodniuk I.** — A review of mammal species and subspecies, which had enriched mammal fauna of Ukraine as a result of artificial introductions and natural invasions during few last centuries is presented. Totally, the list of fauna was supplemented by 36 species and subspecies mainly due to 3 groups: ungulates, rodents, and carnivores. A complete naturalization with formation of stable populations was established for just few species (raccoon dog, muskrat, American mink, etc.) and subspecies ("teleutka" form of red squirrel, ussurian form of wild pig, etc.). A success in forming of stable populations of introduced species depended of mastering of natural ecosystems by them. On the contrary, a success of invasive species occurs in urban systems (house mouse, Norway rat, Kuhl's pipistrelle, etc.). Ecological effects of adventive fauna are analysed.

Key words: mammal fauna, species composition, historical changes, invasion, Ukraine.

Address: Natural Science Faculty, Luhansk National Pedagogical University, 2 Oboronna str., Luhansk, 91011, Ukraine. E-mail: zoozag@ukr.net.

Вступ

Сучасний період розвитку фаун характеризується небаченими масштабами змін їхнього складу, прямо або опосередковано залежними від антропогенного фактору. Це визначається численними експериментами людини з інтродукцією нових видів з метою покращення мисливських угідь (Павлов та ін., 1973) та руйнацією природних бар'єрів і вселеннями нових видів, що раніше не були складовими місцевої фауни (Mooney, Cleland, 2001). Загалом негативні процеси, що відбуваються на рівні континентальної фауни, пов'язують з проблемами зникнення частини аборигенів внаслідок руйнації природних комплексів, проте не менш важливою стає поява нових видів.

Вся ця група видів, що поволі або швидко увійшла до складу природних біотичних комплексів і стала їх невід'ємною частиною, носить назву адвентивної фауни (Загороднюк, 2003 а). Її участь у більшості зональних і позазональних біотичних комплексах є настільки визначальною, що ігнорувати адвентивистів і описувати дику фауну, маючи на увазі лише аборигенні види, ми не маємо підстав. Участь адвентивних видів у функціонуванні фауністичних комплексів стає дедалі вагомішою і провокує подальші зміни фауни. Мета цієї праці — узагальнити дані щодо складу адвентивної фауни і проаналізувати її впливи на аборигенні фауністичні комплекси.

Таблиця 1. Число видів ссавців, зареєстрованих на території України згідно зі зведеннями різної давнини

Ряд (уніфікована назва)	1920	1938	1952	1965	1984	1998	XX ст.*
Soriciformes — мишеподібні	7	11	11	12	12	11	14
Caniformes — собакоподібні	15	15	17	17	19	19	19
Vespertilioniformes — лиликоподібні	20	18	22	22	24	24	26
Delphiniformes — дельфіноподібні	3	0	3	3	3	4	4
Cerviformes — оленеподібні	5	5	7	7	8	8	8
Equiformes — конеподібні	0	0	0	0	0	0	1
Leporiformes — зайцеподібні	2	3	3	3	2	3	3
Muriformes — мишеподібні	30	36	38	38	41	48	50
Загалом	82	88	101	102	109	117	125

Примітка. * Число таксонів підраховано за повним контрольним списком для XX ст. з праці автора (Загороднюк, 1998а), за винятком видів, що зникли до XX ст. або наявність чи ранг яких вимагає перевірки; при підрахунках не враховано адвентивних Nominiformes та свійських тварин.

Таксономічний обсяг теріофауни України

Сучасні погляди на таксономічну структуру і видовий склад теріофауни регіону суттєво відрізняються від тих, що висвітлені у зведеннях різної давнини (Шарлемань, 1920; Мигулін, 1929, 1938; Корнеєв, 1952, 1965; Сокур, 1960; Крижанівський, Ємельянов, 1985; Загороднюк, 1998 а). Кожне з них відбивало рівень знань відповідного періоду розвитку науки і, окрім того, охоплювало певну територію, що не була сталою. Порівнюючи списки фауни, маємо такий ряд числа видів, зареєстрованих на відповідний період досліджень: 1920/1929 р. — 82 види, 1938 — 88 видів, 1952 — 101 вид, 1965 — 102 види, 1984 — 109 видів, 1998 — 117 видів (табл. 1).

Тобто, формальний список фауни протягом одного століття зріс на 46 % (80 => 117 видів), що складає величину приросту близько 5 % за десятиліття, тобто до одного нового для списку виду за кожні два роки. Причини такого збільшення числа видів різні — від зміни наших знань про склад фауни (збільшення території, що аналізується або виявлення видів двійників, яких раніше не вміли розрізнати) до змін самої фауни (інтродукції нових видів, інвазії із суміжних регіонів). Зміни наших знань докладно проаналізовано у серії спеціальних праць автора (для огляду див.: Загороднюк, 1998 г; 1999 в; 2004). Зміни самої фауни, що залежать від появи нових видів, не менші (Сокур, 1961; Загороднюк, 1999 а; 2001) і визначаються експериментами природи і з природою.

Адвентивна теріофауна

Існує велика група видів, що складає найбільш нестабільну частину списку (= фауни у значенні "список"). Загалом ця група складає до 50 % загального переліку усіх згадуваних для території України видів, проте серед них чимало таких, що вказувалися помилково (напр., нічниця Іконнікова у Закарпатті, сункус етрусський в Криму, тушканчик "*Alactagulus acontion*" на Слобожанщині тощо), або які після спроб інтродукції зникли чи збереглися лише у штучних умовах. Серед останніх — зоопаркові фауни, різноманітні унгуляти у Криму (Дулицький, Товпинець, 1997) та Асканія-Нова (Треус, Лобанов, 1976). Немало є видів, що виявлені лише останніми роками. Це, переважно, двійники інших більш звичайних видів, проте ми зазвичай не знаємо час їхньої появи у фауні: часто цей час ототожнюють з їх появою у списку або, навпаки, вважають присутніми у складі фауни з долітописних часів. Проте, для більшості двійникових пар історичні реконструкції дозволяють припустити відносно нещодавню інвазію нових видів на територію регіону, переважно у час післяльодовикової колонізації фауною східноєвропейської рівнини (Загороднюк, 2005 та ін.).

Якщо не враховувати такі приклади змін списку фауни, як помилкові вказівки та виявлення видів-двійників, маємо на 136 видів ссавців у повному реконструйованому списку теріофауни України, складеному згідно з даними за літописний період (Загороднюк, 2004 а, з уточненнями), п'ять груп видів, що складають найбільш нестабільну частку фауністичного списку. Загалом це 36 видів, тобто 1/4 усього контрольного списку теріофауни України:

- n=5 видів, що мають категорію "фантомний" і найімовірніше відсутні у складі нашої фауни: як зараз, так і раніше (нічниця Іконнікова, їжак європейський, мідія середня, сункус, смугач малий);
- n=1 видів, що перебувають у нашій фауні незакономірно і з'являються переважно у період міграцій або пульсацій ареалів (вечірниця велика) та низка видів, що скоротили свої ареали;
- n=10 видів, що зникли в історичні часи (довгокрил, тюлень білочеревий, росомаха, летяга звичайна, сурок гірський, кінь тарпан, кінь кулан, бик первісний, сайга звичайна, козиця звичайна);
- n=10 видів, що інтродуковані та реінтродуковані штучним шляхом (єнот уссурійський, полоскун, норка американська, кріль, нутрія, ондатра, олень плямистий, лань, бізон європейський, муфлон);
- n=5 підвидових форм, яких інтродукували в ареали типових форм, у т. ч. вивірку телеутку, сарну сибірську, оленя асканійського, кабана далекосхідного, коня Пржевальського;
- n=5 видів, що з'явилися у складі нашої фауни самостійно шляхом інвазії в нові для себе природні зони (вухань австрійський, нетопир білосмугий, миша звичайна, пацюк мандрівний, шакал).

Нас цікавитиме друга частина цього списку, те, що додалося до складу фауни, а саме: 10 видів, що інтродуковані або реінтродуковані у природні екосистеми, 5 форм, що вселені в ареали типових підвидів, і 5 видів, що з'явилися внаслідок розселення природним шляхом. Окрім цього, існує велика група видів, які здавна відомі у складі фауни України, проте за історичний період помітно розширили свої ареали (отже, на значній частині території України фактично є адвентивними). Така група видів виступає "ближніми інвайдерами", що розселилися із суміжних біомів.

Дані щодо цієї частини фауни зведено у таблиці 2. Види згруповано за надрядами, і до списку додано кілька підвидових форм, інтродукція яких виявилася успішною (номенклатура за: Павлинов та ін., 1995; Павлинов, Россолимо, 1998). Наведений перелік є неповним, і не включає ті види, що формують групу "ближніх інвайдерів" або для яких припускається розширення ареалів в давні історичні або доісторичні часи (їхні описи та аналіз даних наведено нижче: див. табл. 4).

Таблиця 2. Адвентивна теріофауна України та суміжних країн (включаючи реакліматизовані види)

N	Наукова назва (за абеткою)	Українська назва	Примітка
	надряд Ferae		
1.	<i>Canis aureus</i> Linnaeus, 1758	шакал	стихійна інвазія у XX ст.
2.	<i>Mustela vison</i> Schreber, 1777	тхір американський	інтродукція
3.	<i>Nyctereutes procyonoides</i> (Gray, 1834)	єнот уссурійський	інтродукція та акліматизація
4.	<i>Procyon lotor</i> (Linnaeus, 1758)	полоскун (ракун)	інтродукція
	надряд Glires		
5.	<i>Cavia porcellus</i> (Linnaeus, 1758)	свинка заморська	втечі з культури
6.	<i>Mus musculus</i> Linnaeus, 1758	миша звичайна	інвазія в історичні часи
7.	<i>Myocastor coypus</i> (Molina, 1782)	нутрія болотяна	інтродукція
8.	<i>Ondatra zibethicus</i> (Linnaeus, 1766)	ондатра звичайна	інтродукція, акліматизація
9.	<i>Oryctolagus cuniculus</i> (Linnaeus, 1758)	кріль звичайний	інтродукція
10.	<i>Rattus norvegicus</i> (Berkenhout, 1769)	пацюк мандрівний	стихійна інвазія у XVIII ст.
11.	<i>Sciurus vulgaris exalidibus</i> Pallas, 1778	вивірка телеутка	інтродукція
	надряд Ungulata *		
12.	<i>Bison bonasus</i> (Linnaeus, 1758)	бізон європейський	реакліматизація
13.	<i>Capreolus pygargus</i> (Pallas, 1811)	сарна азійська	інтродукція
14.	<i>Cervus nippon</i> Temminck, 1838	олень плямистий	інтродукція, акліматизація
15.	<i>Dama dama</i> (Linnaeus, 1758)	лань звичайна	інтродукція, акліматизація
16.	<i>Equus gmelini</i> Antonius, 1912	кінь тарпан	реінтродукція після зникнення
17.	<i>Equus hemionus</i> Pallas, 1775	кінь кулан	реінтродукція після зникнення
18.	<i>Ovis orientalis</i> Gmelin, 1774	муфлон європейський	інтродукція, акліматизація
19.	<i>Sus scrofa ussuricus</i> Heude, 1888	кабан дикий східний	акліматизація в Криму

* — усі аборигенні види ратичних (*Sus scrofa*, *Alces alces*, *Capreolus capreolus*, *Cervus elaphus*) за історичні часи щонайменше один раз суттєво скорочували свої ареали аж до повного зникнення з більшої частини України у сучасних її межах (Мигулін, 1938; Сокур, 1961; Загороднюк, 1999 а).

Систематичні та екологічні особливості адвентистів

Успіх одного виду в користуванні певними ресурсами завжди рівний сумарному програшу усіх інших видів (Van Valen, 1976)

Відразу варто зауважити, що будь-які спроби зробити чіткі підрахунки кількості адвентивних форм не можуть бути успішними, оскільки ми не можемо мати чітких критеріїв для обмеження такого переліку. Серед інших факторів умовності зазначу:

1) людина і частина свійських тварин (зокрема, собаки і коти), будучи однозначно адвентивною частиною угруповань (людину взагалі прийнято розглядати поза фауною), формально не включені до таких переліків, проте у частині природних систем (а часом навіть у заповідних ценозах!) їхня екологічна роль є визначальнішою за роль багатьох аборигенних видів;

2) частина видів демонструє адвентивні ознаки у межах України, і тому не мала би розглядатися як адвентивна складова. Зокрема, нетопир *Pipistrellus kuhlii* формально значиться у складі аборигенної фауни Криму (хоча без доказів), а нещодавня його інвазія на північ від Азову до Полісся не змінює його статус в Україні. Так само величезні пульсації ареалів аж до зникнення видів з більшої частини України внаслідок перепромислу відомі для більшості ратичних;

3) частина адвентивних видів формує локальні тимчасові популяції у багатьох районах України, проте більшість з них не є стабільними і фактично підтримуються лише за рахунок втеч з культури. Таке з різним ступенем вірогідності можна говорити і про нутрію, і навіть про тхора (норку) американського, а також про численних втікачів з лабораторій та зоопарків (зокрема, І. Підоплічко описував знахідки у сов'ячих пелетках залишків свинки заморської, *Cavia*);

4) деякі види відновлені (реінтродуковані та/або реакліматизовані) вкрай обмежено і далеко не з близьких за генетикою популяцій. Це напевно можна казати про більшість унгулят (кінь Пржевальського, біловезько-кавказький гібрид зубра, кулан), і в усіх таких випадках експерименти або були штучними або штучно підтримуються і суворо контролюються людиною.

У кожному разі можна зробити певні узагальнення систематичного плану. Насамперед, "адвентивна успішність" обмежена лише трьома групами: унгулятами (8 видів), гризунами (7 видів), хижаками (4 види). Частка адвентистів не пропорційна обсягу систематичних груп і більше визначається зусиллями людей, спрямованими на господарські зміни фауни (зокрема, програмами покращення мисливських угідь). Ця непропорційність знаходиться у певному протиріччі з раніше описаною відповідністю змін обсягу рядів після ревізії складу політипних видів (Загороднюк, 1998 а), коли було показано прямий зв'язок між обсягом рядів та кількістю вже зроблених і очікуваних доповнень до списку видів. Це має своє пояснення (див. табл. 3).

По-перше, більшість успішних адвентистів — це консументи першого порядку, мало залежні від складності екологічних пірамід. А таких 15 з 19-ти, всі, крім кількох видів хижих. Успіх інших також не випадковий і визначається тим, що їхні дикі популяції або підживлюються зі звіроферм (напр., у випадку з американською "норкою"), або притаманні евтрофним заплавному комплексам (єнот, та сама "норка" американська). По-друге, частина адвентивної фауни внесена і підтримується штучно (насамперед, мисливські види). По-третє, значна кількість успішних адвентистів отримала успіх лише після звільнення ніш аборигенами або змусила аборигенів поступитися місцем.

Таблиця 3. Кореляції успіху видів-адвентистів зі змінами популяцій аборигенів (за: Загороднюк, 2003 а)

Приклад адвентиста	Аборигенний вид	Характер взаємодії видів
<i>Rattus norvegicus</i>	<i>Rattus rattus</i>	стрімка інвазія зі сходу та витіснення аборигенного виду протягом 1–2 поколінь в урбоценозах та заплавах
<i>Ondatra zibethicus</i>	<i>Arvicola amphibius</i>	інтродукція та стрімке поширення у заплавному комплексі з витісненням видів заплавного комплексу аборигенів
<i>Mustela vison</i>	<i>Mustela lutreola</i>	інтенсивне розведення адвентиста і численні утечі його з культури з наступним витісненням аборигена
<i>Canis aureus</i>	<i>Canis lupus</i>	інвазія з півдня та формування локальних популяцій у місцях зникнення аборигенного виду

Огляд інтродукованих видів і підвидів

Усе різноманіття видів ссавців, що входять до адвентивної частини теріофауни України, можна звести до кількох груп, що відрізняються особливостями походження, давністю інтродукції або інвазії, систематичною або екологічною близькістю до аборигенних видів (табл. 4).

Інтродуковані види. У складі теріофауни України є 10 видів, що походять з різних регіонів: як Середземномор'я, Уссурійського краю, Північної і Південної Америки тощо. Більшість успішних адвентистів представляють Палеоарктичну фауну. Значна частина інтродукцій була невдалою: наприклад, у Криму після численних спроб урізноманітнити царські полювання екзотикою прижився лише один вид бичачих — муфлон, тоді як зубр (*Bison bonasus*), козеріг (*Capra sibirica*) та інші види ратичних (переважно кіз, *Ovis* sp.) проіснували у кращому разі 2–3 покоління і були винищені бракон'єрами (Дулицький, Кормилицина, 1975; Дулицький, Товпинець, 1997; Дулицький, 2001). Багато інтродукцій виявилися невдалими у одних регіонах, проте успішними в інших.

Cavia porcellus (Linnaeus, 1758) — свинка заморська — вид, що широко використовується у якості лабораторних та пестових тварин. Завдяки своїй невибагливості легко приживається у різних умовах, проте жодної природної популяції в Україні не описано. Вид принаймні двічі згаданий у літературі при описі фауни: А. Дулицьким (2001: с. 84–84) зі статусом "вид, якого у нинішній час у фауні Криму немає" (був, але зник?), а на півстоліття раніше — І. Підоплічком при описі жертв сов на підставі знахідки кістяка свинки у сов'ячих пелетках з околиць Києва.

Cervus nippon Temminck, 1838 — олень плямистий — в Україні інтродуковано уссурійську форму *C. n. hortulorum* Swinh, яка успішно пройшла акліматизацію у більшості звірогоспів. Вид набув широкої популярності у зв'язку з лікувальними властивостями пант, що призвело як до скорочення поголів'я аборигенної популяції, так і до розвитку господарств з напіввільним утриманням тварин. В Україні акліматизація започаткована в Асканія-Нова ще 1909 року, і вже у 1951–1958 рр. плямистого оленя завозили в інші господарства (Херсонщина, Київщина, Вінниччина, Волинь, Луганщина, Черкащина тощо) (Делеган та ін., 2005). До 1964 р. в Україні чисельність виду перейшла 500 особин (Колосов, Лавров, 1968), а 1986 року лише в одному Заліському ДЛМГ досягла 915 особин (Смаголь та ін., 2005), і на кінець ХХ ст. досягла в Україні 3026 особин (Чисельність..., 1997). Вид часто поселяють у лісових масивах острівного типу у лісостепу та степу, проте після розведення у неволі він стає легкою здобиччю бракон'єрів (Мельниченко та ін., 2002).

Dama dama (Linnaeus, 1758) — лань звичайна — типовий мешканець Середземномор'я, успішно акліматизований у більшості країн Європи у біблійні часи. В Україні перші інтродукції мали місце ще у середньовіччі, у Закарпатті та Галичині (Делеган та ін., 2005). Наразі основні популяції зосереджені на півдні та в лісостепу, і в окремих господарствах щільність досягає 40–70 особин на 1000 га. Численні потужні інтродукції лані в такому елітному господарстві як "Заліське" протягом 1959–1990-х років не дали успіху, і чисельність цього виду там трималася на рівні 30–184 особин, фактично лише завдяки постійним завозам тварин з інших господарств (Смаголь та ін., 2005). Невдалою виявилася інтродукція виду і в Криму (Дулицький, 2001), натомість на Бірючому острові — успішна. Загальна чисельність лані в Україні до кінця ХХ ст. перевищила 1100 особин (Чисельність..., 1997), тобто є вдвічі більшою за чисельність такого аборигена, як зубр.

Таблиця 4. Головні групи видів-адвентистів у складі аборигенної теріофауни України

Група видів	Склад групи (за абеткою)
Інтродуковані види	<i>Cavia porcellus</i> , <i>Cervus nippon</i> , <i>Dama dama</i> , <i>Mustela vison</i> , <i>Myocastor coypus</i> , <i>Nyctereutes procyonoides</i> , <i>Ondatra zibethicus</i> , <i>Oryctolagus cuniculus</i> , <i>Ovis orientalis</i> , <i>Procyon lotor</i>
Інтродуковані підвиди	<i>Capreolus (capreolus) pygargus</i> , <i>Cervus elaphus "ascanicus"</i> , <i>Sciurus vulgaris exaladibus</i> , <i>Sus scrofa ussuricus</i>
Реінтродуценти	<i>Bison bonasus</i> , <i>Equus gmelini</i> , <i>Equus hemionus</i>
Дальні інвайдери	<i>Mus musculus</i> , <i>Rattus norvegicus</i> , <i>Canis aureus</i>
Ближні інвайдери	<i>Eptesicus serotinus</i> , <i>Martes foina</i> , <i>Pipistrellus kuhlii</i> , <i>Sciurus vulgaris carpathicus</i>
Види-пульсовики	<i>Alces alces</i> , <i>Capreolus capreolus</i> , <i>Desmana moschata</i> , <i>Lutra lutra</i> , <i>Meles meles</i> , <i>Sus scrofa</i>

Mustela vison Schreber, 1777 — тхір американський ("норка" американська) — вид, інтродукція якого спричинила найбільші ефекти і хвилювання в галузі охорони природи. Вид ввозили до Європи для кліткового розведення, особливо інтенсивно у другій половині ХХ ст., коли за рахунок втеч почали формуватися природні популяції цього хижака (Павлов та ін., 1973; Терновский, 1977; Сидорович, 1995). У 1966–1987 рр. цей вид розводили у близько 40 господарствах більшості адміністративних областей України (Волох, 2004 а). На 1987 р. поголів'я виду у звірогоспах становило 350 тис. особин, що і стало джерелом формування диких популяцій. З 1970–80-х років цей вид рееструють по всій Україні, у тому числі в таких віддалених заповідних куточках, як Поліський заповідник. Зараз у дикою стані в Україні мешкає близько 8–10 тис. особин цього виду тхорів (Панов, 2002)¹, що суттєво вплинуло на популяції інших аборигенних видів цієї родини.

Myocastor coypus (Molina, 1782) — нутрія болотяна — походить з Аргентини. Від 50-х років ХХ ст. його широко використовують як свійську тварину при штучному та напіввільному утриманні заради хутра і м'яса. В Україні практикують напіввільне утримання у природних або штучних водоймах в теплу пору року і зимове утримання у клітках (Делеган та ін., 2005). Для кримських нутрій, яких А. Дулицький (2001) відносить до форми *M. c. bonaricus* Geoffroy, 1805, описано факти формування місцевої популяції на Сивашах. У зимовий час нутрія потерпає від льодоставу, і тому стабільних популяцій не формує навіть на півдні: окремі групи тварин, за якими вели спостереження, існували у природі від кількох місяців до кількох років (Дулицький, 2001). Іншими словами, ознак натуралізації виду в природних екосистемах України немає.

Nyctereutes procyonoides (Gray, 1834) — енот уссурійський — наразі звичайний для нашої фауни вид, інтродукція якого почалася 1934 року: лише протягом 1948–1954 рр. його випущено у 10 областях (Сокур, 1961). Фактично протягом 2–3 десятиліть відбулася повна натуралізація виду і формування цілісної структури його ареалу в Україні. Вид став одним із домінантів у більшості природних комплексів. Цей вид особливо звичайний на коловодних ділянках; у великій кількості відмічений на заплавах островів Дніпра (Ружіленко, 2004), у дельті Дунаю (Біорізноманітність..., 1999) та Дніпра, на ставах рибгоспів більшості областей України, у тому числі і в степовій зоні (напр., Станично-Луганський рибгосп). Вже у роки інтродукції (50-ті рр. ХХ ст.) в Україні мисливці добували щороку 5–7 тисяч енотів (Сокур, 1961), на кінець ХХ ст. загальна чисельність становила близько 8–10 тис. особин (Чисельність..., 1997). Вид суттєво впливає на структуру угруповань усіх хижих та стан їхньої кормової бази (Корнеев, 1954; Роженко, 2006).

Ondatra zibethicus (Linnaeus, 1766) — ондатра звичайна — інтродуцент, якого часто утримують у штучних умовах (Соколов, Лавров, 1993). В Україні 1944–1969 рр. випущено 16 тис. ондатр (Берестенников та ін., 1969; Панов, 2002). Популяції у західних областях сформувалися внаслідок інвазії з місць інтродукції в Польщі та Словаччині (Татаринів, 1956); наразі вид проник у Крим (Гринченко, Дулицький, 1984). Дані щодо обсягів заготівлі хутра засвідчують невпинний ріст чисельності виду протягом першого циклу інтродукції: у 1950–1958 рр. обсяг річної заготівлі зростав від 7,3 до 53,4 тисяч шкур (Сокур, 1961). Поточна чисельність в Україні оцінена у 108,7 тис. особин (Чисельність, 1997). Наразі вид заселив всю Україну, але найпотужніші популяції зосереджені на півдні, при тому в плавнях Дунаю і Дніпра діють ондатрові артілі. Живлення водною рослинністю розглядають як фактор сприяння інтенсивному рибництву (Свириденко, 1953), що інколи вважають важливим біотехнічним заходом і в заповідній справі (Біорізноманітність..., 1999).

Oryctolagus cuniculus (Linnaeus, 1758) — кроль звичайний — вид інтродукували на початку ХХ ст. Акліматизацію здійснювали у різних регіонах: Причорномор'ї (Браунер, 1923), Криму і Слобожанщині (Зоря, 2005), проте успішною вона виявилася лише на півдні Одеської та Миколаївської областей (Мигулін, 1938). Вид звичайно не згадують як інтродуцента (напр., Шарлемань, 1920, Сокур, 1961), оскільки більшість даних стосується напіввільного утримання. Останнє широко використовували на Одещині (робили копанки з гніздовими камерами, від яких кролі рили системи ходів на пасовища (В. Загороднюк, особ. повідомл.). У Центральній Європі кролів відносять до шкідників, які своєю риючою діяльністю псують аеродроми, цвинтарі, газони тощо.

¹ За мисливською статистикою, в Україні чисельність "норки вільної", тобто суми обох видів (при обліках їх достовірно не розрізняють), становить близько 2,5 тис. особин (Чисельність..., 1997).

Ovis orientalis Gmelin, 1774 — муфлон європейський¹ — інтродукований у багатьох мисливських і заповідних господарствах України, початок чого покладено у Криму 1915 р. Вид утримують в Асканії (Треус, 1968), на Джарилгачі (Селюніна, 2000), у Заліському ДЛМГ (Смаголь та ін., 2005) тощо. Найпотужніша популяція мешкає у гірському Криму (Дулицький, 1992; Дулицький, 2001) та в степовому Приазов'ї, зокрема, на косі Бірючий острів (Woloch, 2003). Загальна чисельність виду в Україні невелика і на кінець ХХ ст. складає 1162 особини (Чисельність..., 1997). Більшість популяцій муфлона є точковими і абсолютно ізольованими одна від одної. Більшість з них входить до складу фактично замкнених мисливських угідь (Селюніна, 2000; Woloch, 2003).

Procyon lotor (Linnaeus, 1758) — полоскун, або ракун — цінний хутровий вид, якого широко інтродукували в середині ХХ ст. в різних частинах Східної та Центральної Європи (Павлов та ін., 1973), у тому числі в близьких до України частинах Румунії, Угорщини, Молдови, Словаччини та Білорусі. Найближчі до України знахідки відмічені у Гомельській області недалеко від території України, де виявлено зимове скупчення єнотів у дуплі дерева (І. Зеніна, особ. повідомл.). Близькі до території Закарпаття знахідки ракуна відмічені в Угорщині та ін. країнах (Делеган та ін., 2005). Можна говорити про те, що наразі формуються маргінальні популяції у принаймні двох районах — у Закарпатті (Чопська низовина) та у Поліссі (Центральне та Придніпровське).

Інтродуковані підвиди. Щонайменше 4 форми ссавців поповнили генофонд теріофауни України впродовж останніх десятиліть і вплинули на стан популяцій видів-аборигенів: сарна азійська, кабан далекосхідний, олень асканійський та вивірка телеутка. В усіх випадках є тенденція до нагуллізації адвентивних форм з подальшим їх розчиненням у аборигенних формах.

Capreolus (capreolus) pygargus (Pallas, 1811) — сарна азійська (сибірська) — аловид сарни європейської, яку визнають як за підвид (Гептнер та ін., 1961), так і за вид (Данилкин та ін., 1992 а). У більшості праць щодо теріофауни України визнають поширення азійської форми на схід від Дніпра (Браунер, 1915; Мигулін, 1938; Корнеєв, 1965; Булахов та ін., 1996), проте у працях останнього часу азійську сарну не згадують взагалі. Аналіз літератури і колекційних зразків дозволяє припустити колишнє поширення *pygargus*-подібних форм на Дніпропетровщині та східних областях (Загороднюк, 2002 а), що підтверджують і дані про історію штучних розселень сарни (Данилкин, 1992 б), цитогенетичні особливості дніпропетровських сарн (Данилкин та ін., 1992), знахідки у деснянських сарн паразитів, що відомі у сибірської форми (Г. Двойнос, особ. повідомл.).

Cervus elaphus "ascanicus" — олень благородний асканійський — складний гібрид багатьох форм оленів, якого вже багато років розводять в Асканія-Нова з метою виведення особливої степової форми, переважно на основі кримської форми оленя благородного та маралу з участю європейського та кавказького підвидів (Треус, 1968). Загальна чисельність популяції складає близько 3 тис. особин, інтродукованих у різних куточках Примор'я, у т. ч. на косі Обиточна, острові Джарилгач, в Рацинській лісовій дачі тощо (Селюніна, 2000; Волох, Кашкарева, 2006), і наразі актуалізовано питання про формування окремої трофейної номінації для мисливців і, відповідно, визнання цієї форми за окремий таксон (А. Волох, особ. повідомл.). Чимало малих державних і приватних мисливських господарств беруть асканійського оленя для розведення та організації полювань, і його загальна чисельність та поширення продовжують зростати (Волох, 2004 в).

Sciurus vulgaris exaldbus Pallas, 1778 — вивірка телеутка — інтродукція у 1940 році в Криму і в подальші роки у Кремінських лісах. Кримська популяція, до 1940 року відсутня, починалася зі 125 тварин з Барнаулу, швидко стала стабільною (Ларин, 1953) і набула певних власних ознак, достатніх для визнання за окремий підвид, *S. v. ruzanovi* (Дулицька та ін., 1990; Дулицький, Дулицька, 2006). Ця форма вивірки є єдиним представником свого роду у Криму, вона швидко синантропізується і не демонструє ніяких конфліктів у стосунках з аборигенною фауною (Дулицький, Дулицька, 2006). Натомість, доля інтродукованих телеуток на материк (1948–1949 рр.), у тому числі на Дінці (Кремінський район) та на Поліссі (Коростенський район) абсолютно невідома і, найімовірніше, вони цілком розчинилися поміж типової форми вивірки (Сокур, 1961).

¹ Вид також позначають як *Ovis musimon*, у т. ч. в працях автора (Загороднюк, 1999 а). За Павлиновим та ін. (1995, 1998), форма *musimon* Pallas, 1811 відноситься до *Ovis orientalis* Gmelin, 1774 із зауваженням, що середземноморські форми барана інколи розглядають як окремий вид *Ovis gmelini* Blyth, 1841.

Sus scrofa ussuricus Heude, 1888 — кабан дикий східний — інтродукований у Криму 1957 року (Дулицький, 2001). Кабан відзначався на півострові за матеріалами з пізнього плейстоцену та, імовірно, більшої частини голоцену. Для інтродукції вибрано генетично відмінну від материкових форму (Князев, Никитин, 2004), яка, очевидно, вже зараз сформувала мішані популяції з кабанями нижнього Дніпра і Приазов'я. Як надалі розвиватиметься така мішана популяція — невідомо, проте в експериментах з гібридизації типової (Біловежа) та уссурійської форм показано виразний гібридний дисгенез (Князев, Никитин, 2004). З'ясовано, що потік кабанів-мігрантів у Крим через Перекоп та Керченський півострів створює помітний вплив на генотип і фенотип кримських кабанів, особливо у присиваських районах та на Керченському півострові (Волох, 2001).

Види-реінтродуценти. У їх складі — тільки унгуляти, при тому обидві ключові групи макрофітофагів — зубри і коні (тарпан і кулан); третя група — тури — вимерли. В обох випадках генетично вихідні популяції повністю знищені людиною в історичні часи (Кириков, 1979; 1983), і для відновлення втрачених форм використано суміжні підвиди і види. В усіх випадках дотримуються рекомендації SSC щодо реінтродукції (IUCN..., 1995), у тому числі: "відновлення в межах історичного ареалу" і "використання генетично найбільш близьких форм".

Bison bonasus (Linnaeus, 1758) — бізон європейський (зубр) — колись типовий представник регіональної фауни, знищений в Україні в історичні часи (Підоплічко, 1951; Сокур, 1961). До початку ХХ ст. зберігся лише на Кавказі та у Біловезькій Пущі, що дозволило розпочати роботи з відновлення його популяції. Останнє було зведено до формування напіввільних стад у заповідниках і елітних мисливських господарствах (Перерва та ін., 1991), що визначалося потребами розвитку "царських" і "валютних" полювань і високим рівнем браконьєрства. Вид відновлювали в Асканії-Нова (Заблоцкий, 1940) та деяких інших центрах, і фактично всі зубри були кавказько-біловезькими гібридами. Поширення виду залишається точковим (Галака, 1973), вид є наразі у більшості елітних господарств, у тому числі в Сколівських Бескидах (Хоєцький, 2003), державній резиденції "Залісся" і Конотопському ДМГ (Смаголь та ін., 2005), Цуманській пущі (Татаринів, Дякун, 1969) тощо (огляди: Бондаренко та ін., 2000; Герус, Крижанівський, 2005). Загальна чисельність виду зростала від 110 ос. у 1974 р. до 664 ос. у 1994 р., проте у подальшому почався спад (320 у 2004 р.) (Герус, Крижанівський, 2005). У місцях інтродукції відмічають негативний вплив зубрів на лісове господарство і вихід тварин у конфліктні зони (Колисник, 1993; Смаголь та ін., 2005).

Equus gmelini Antonius, 1912 — кінь тарпан — одна з ключових груп унгулят з точки зору функціонування лучно-степових екосистем (Кузьміна, 1997), яка була однією з найбільш характерних для степових і лісостепових екосистем України (Сокур, 1961; Загороднюк, 1999 а). Аборигенні популяції знищені людьми: останній тарпан загинув на початку ХХ ст. у неволі (Гептнер, 1955; Корнеєв, 1988). Відновлення коней (коня Пржевальського¹) в Україні розпочато 100 років тому (Ясинецькая, Жарких, 1997). 1998 року розпочато програму інтродукції коня у Зону відчуження ЧАЕС (Жарких, Ясинецькая, 2000, 2003), і з 1999 до 2004 року чисельність поліської популяції зросла природним шляхом з 27 до 60 особин, сформувалося 2 табуни (Вишневецький, 2005). Експерименти з інтродукцією *Equus przewalskii* на Поліссі можна розглядати як реакліматизацію тарпанів.

Equus hemionus Pallas, 1775 — кінь кулан — вид був характерним до ХІІ–ХVІ ст. (Підоплічко, 1951). Вид широко згадують в літописних документах (Сокур, 1961), проте наразі його ареал обмежений степами Туркменії та Центральної Азії. Роботу з реінтродукції кулана в Україні розпочато у 50-ті роки в Асканії (Треус, 1968), і нині їх загальна чисельність стабілізувалась на рівні 60–70 голів (Жарких, Ясинецькая, 1998). За мисливською статистикою (Чисельність..., 1997), чисельність виду в Україні складає 49 особин, за іншими авторами — 180 особин (дані на 2002 рік) (Ясинецькая, Жарких, 2003). Дотепер проведена лише точкова інтродукція в місцях, де можливо організувати напіввільне утримання (Великий Чапельський Под в заповіднику "Асканія-Нова", коса "Бирючий острів" у Приазов'ї), і стабільні популяції у дикій природі відсутні.

¹ Існують різні точки зору на систематику коней загалом і тарпанів, зокрема: від визнання тарпана у складі *Equus przewalskii* (Гептнер та ін., 1961) до визнання кількох видів, у тому числі виду, що включає форми *gmelini-sylvatica* (Громов, Баранова, 1981; Загороднюк, 1999 а). Найчастіше форму *gmelini* включають до *Equus caballus* L., 1758, приймаючи *E. przewalskii* за окремий вид (Павлинов та ін., 1995).

Дальні інвайдери. До цієї групи віднесено види, що з'явилися у складі дикої фауни внаслідок розселення природним шляхом, проте за сприяння людини. Більшість з них виявляють схильність до синантропії. У складі теріофауни України є три види, що прийшли до нас з віддалених біомів: *Mus musculus*, *Rattus norvegicus*, *Canis aureus*. Інвазія на територію України припускається для більшості видів-двійників на основі біогеографічних реконструкцій (Загороднюк, 2005).

Mus musculus Linnaeus, 1758 — миша звичайна — вид, що проник у Європу лише в історичні часи, і у викопному стані відомий тут лише з культурних шарів (Лавренченко, 1994). Наявність двійників (зокрема, мишей групи *Mus spicilegus-spretus*: Bonhomme et al., 1984; Загороднюк, 1996 а) ускладнює інтерпретацію сучасних і тим паче палеонтологічних даних, за якими цей (?) вид інколи вважають мешканцем території України з часів пізнього плейстоцену (Дулицький, 2001). У Східній Європі миша звичайна формує кілька зональних комплексів, що відрізняються рівнем синантропії (на півночі це облігатний синантроп), проте навіть на півдні України цей вид закономірно формує лише літні екзантропні поселення. Територія Східної Європи загалом розглядається як зона нещодавньої інвазії *Mus musculus*, що підтверджують як історичні реконструкції (Загороднюк, 2005), так і результати аналізу генетичних маркерів популяцій (Якименко та ін., 2003).

Rattus norvegicus (Berkenhout, 1769) — пацюк мандрівний — відносно нещодавній вселенець, що проник на терени Європи¹ у XVIII ст.: Паллас описував прями спостереження того, як пацюки перепливали Волгу в околицях Астрахані (*Mus decumanus* Pallas, 1779) і колонізували її правобережжя. Основними шляхами проникнення виду в Європу стали торгівельні шляхи (Аргиропуло, 1940; Гиренко, 1950). Наразі вид населяє практично всі освоєні людиною природні зони (Кузякин, 1951; Кучерук, 1990) і формує кілька екологічних рас — від типово синантропних на півночі до сезонно екзантропних на півдні (Громов, 1995). У Києві цей вид з'явився вперше 1849 р. (Кесслер, 1851) і за кілька років повністю витіснив пацюка чорного. Наразі в усіх місцях домінування пацюка мандрівного вид *Rattus rattus* зник (Дулицький та ін., 1992; Загороднюк, 1996 б).

Canis aureus Linnaeus, 1758 — шакал — вид, що не відомий у викопному стані з європейських місцезнаходжень (Барьшников, 1981) і, найімовірніше, проник на Балкани не раніше Середньовіччя природним шляхом або інтродукований був там з Африки у ~XV ст. (для огляду див.: Роженко, Волох, 2000). Тривалий час вид був відомий в Європі лише з півдня Балкан, проте у 1970-х роках почалася його експансія на північ. Спочатку шакал був виявлений по всій території Болгарії, наприкінці 80-х років — в Італії та Австрії, наразі він відомий у 12 країнах Європи (Роженко, Волох, 2000). В Україні перша поява виду відмічена у 1997–1998 роках в дельтах Дністра і Дунаю (Волох та ін., 1998; Роженко, Волох, 1999), а у 2001–2002 рр. — у Криму (Волох, 2004 б). Почалося формування стабільних популяцій і "вбудовування" шакала у гільдію місцевих хижих: цей хижак вміло поєднує якості нападника, збирача ягід, ловця дрібних хребетних і падальщика, використовує у їжу загиблих на дорогах тварин, нападає на свійських ссавців і птицю (Роженко, 2006).

Ближні інвайдери — види, що помітно змінили своє поширення у межах регіону, проте формально не змінили своєї належності до регіональної фауни: як і раніше, вони входять до фауни України, проте у частині областей вони є новими внаслідок розширення меж свого поширення. Масштабних змін ареалів вони не демонструють, і зміни ареалів є поступовими.

Eptesicus serotinus (Schreber, 1774) — лилик пізній — вважається аборигенним видом, що поширений на більшій частині України (Абеленцев, Попов, 1956) і є осілим (Абеленцев та ін., 1970; Годлевська, 2001). Більшість знахідок і найбільш потужні популяції зосереджені в середній (лісостеповій) смузі, а у крайніх північних та південних регіонах вид трапляється значно рідше (Тищенко, 1999). Вид є виразним синантропом, і його поширення значною мірою обумовлене наявністю населених пунктів (Загороднюк, 1998в; Тищенко, 1999). Повідомлення останніх років про розширення ареалу на північ у прилеглих областях Росії (Власов, 1995) та на схід у Поволжі (Стрелков, 2004) дозволяють припустити подібні зміни ареалу в історичні часи в Україні. Зокрема, знахідки цього лилика не були відомі на Волині та у Поліссі (Ткач та ін., 1995; Зенина, 1998), проте нові повідомлення про цей вид в Шацькому НПП (Сребродольська та ін., 2001) та Поліському заповіднику (Жила, Загороднюк, неопубл.) свідчать про подальшу експансію виду.

¹ Зазначу, що К. Лінней (Linnaeus, 1758) ще не знав цей вид, в його описах є лише *Rattus rattus*.

Martes foina (Erxleben, 1777) — куниця кам'яна — типовий вид більшості природних зон, особливо характерний для гірських районів та південних областей (Корнєєв, 1965). Вид загалом характерний для різних місцезнаходжень, проте у більшості регіонів демонструє схильність до синантропії, особливо на північних межах свого поширення (Абеленцев, 1968; Сидорович, 1995), за що має другу назву "куниця хатня" (Шарлемань, 1920). Вид відмічений по всій степовій і лісостеповій зоні, проте на півночі зустрічається переважно у населених пунктах, у тому числі в Києві (Загороднюк, 2003 б). За історичні часи вид помітно розширив свій ареал на північ і наразі відмічений у більшості районів Полісся і заселив значну частину Білорусі (Сидорович, 1995). Ключовими причинами цього могли стати постійний прес мисливців, що привело до розрідження популяції аборигенного виду, куниці лісової (Сокур, 1961), та схильність куниці кам'яної до синантропії.

Pipistrellus kuhlii (Kuhl, 1817) — нетопир білосмугий — нещодавній інвайдер, природний ареал якого обмежений аридними районами північної Африки, південної Європи та Передньої Азії. Із 60-х років ХХ ст. відмічено зростання чисельності виду на півдні та початок його розселення (Стрелков, 2004). В Україні до цього часу була відома одна давня знахідка в Криму (Абеленцев, Попов, 1956), проте протягом останніх 20 років відмічена поява виду на півдні і сході України та окремі реєстрації на півночі аж до Сум, Харкова, Ніжина, Києва, Канева (огляд та аналіз див.: Загороднюк, Негода, 2001). Наразі цей вид кажанів став типовим для всіх південних районів (Волох, 2002; Форманюк, Панченко, 2003; дані автора). Абсолютна більшість знахідок виду в Україні (на півночі — всі) пов'язані з урболандшафтом, і, виходячи з переважання знахідок в осінньо-зимовий час, вид тут є осілим (Загороднюк, Годлевська, 2001)¹. Реконструкція просторової картини та темпів інвазії виду в Україні (Загороднюк, Негода, 2001) дозволяє говорити про дуже швидко (протягом одного покоління) його експансію на рівнини Східної Європи, переважно по мережі антропогенно змінених ландшафтів. Сховища виду в нових місцях оселення приурочені до забудов, при тому, на відміну від інших кажанів, цей вид надає очевидну перевагу новим будовам і адміністративним спорудам (Загороднюк, Годлевська, 2001; Стрелков, 2004).

Sciurus vulgaris carpathicus Pietruski, 1853 — вивірка карпатська (чорна форма) — підвид вивірки звичайної, поширення якого обмежено гірськими лісами Карпат (Татаринів, 1956). Загалом вважається, що поширення рудої та темної форм вивірки визначається поширенням темних шпилькових і рівнинних (світлих) буково-дубових лісів, проте ця закономірність не є однозначною (Zawidzka, 1958). Останніми роками, приблизно у 1980–2000 рр., відбулося формування синантропних популяцій чорної форми вивірки, причому на підгірних рівнинах (Зізда, 2005 а-б). Запропоновані гіпотези загалом зводяться до розширення ареалу синантропної чорної форми, яка стала домінуючою у більшості прикарпатських міст, як в Закарпатті, так і Прикарпатті.

Види-пульсовики — це переважно види місцевої фауни, що протягом історичних часів принаймні один раз суттєво скоротили ареали в межах регіону. Більшість пульсацій ареалів (скорочення і нове розширення) є неприродними і породжені антропогенними впливами. Як правило, такі пульсації відбуваються в межах історичних ареалів видів ("реконструйованих ареалів" за: Гептнер та ін., 1961). Часом пульсації стають потужнішими, і види вселяються у нові для них природні зони. Серед прикладів переважають представники мисливської фауни.

Alces alces (Linnaeus, 1758) — лось європейський — як і всі аборигенні ратичні², скоротив ареал на початку ХХ ст. настільки, що вважався в Україні вимерлим (Мигулін, 1938). Тепер цей вид відновив свій ареал і розширився до морських узбереж і за мисливською статистикою останніх років згадується для більшості областей України, тобто до кінця ХХ ст. відбулося розширення ареалу явно за межі історично відомого ареалу виду (Лобков, 2004). Змінам ареалу сприяє велика здатність лосів до міграцій (Данилкін, 1997), у тому числі при нестачі корму, пресі полювання, пошуках сприятливих умов існування. Суттєвими факторами зростання популяції стали багаторічна заборона полювання на цей вид і поширення молодих соснових насаджень.

¹ Деякі дослідники припускають міграційний статус виду, виходячи з виразної осінньої активності цього нетопира в Причорномор'ї та західної спрямованості відмічених переміщень (Форманюк, Панченко, 2003).

² Всі аборигенні види ратичних фактично були відсутні на більшій частині України; залишкові популяції були лише у Криму і Карпатах (олень і сарна), а також на Поліссі (сарна і лось) (Мигулін, 1938).

Capreolus capreolus (Linnaeus, 1758) — сарна європейська — вид, що кілька разів скорочував свій ареал і розпадався на декілька географічно ізольованих форм продовж як плейстоцену і голоцену, так і в історичні часи (Тимофеева, 1985; Данилкин, 1992 а). Останнє суттєве скорочення ареалу відбулося на початку ХХ ст. (Мигулін, 1938), коли залишкові популяції збереглися лише у крайових малодоступних місцезнаходженнях (Карпати, Полісся, Крим, Кавказ, Урал) (Тимофеева, 1985) та де-не-де у долинах великих річок, у тому числі Дніпра і Дінця (Браунер, 1915; Мигулін, 1938). Відновлення популяцій відбулося як за рахунок штучних розселень сарн, так і їх природного розселення. Завдяки вимиранню проміжних форм і вселенню на рівнини Східної Європи віддалених географічних форм сформувалися сучасні аловида (Загороднюк, 2002 а).

Desmana moschata (Linnaeus, 1758) — хохла — третинний релікт, що населяв басейн Дніпра і Дінця (Селезньов, 1936; Шарлемань, 1936; Мигулін, 1938). Найбільші популяції зустрічаються у басейні Волги і Дону (Хахин, Иванов, 1990; Назирова, 2001), а на Дніпрі та Дінці зник (Загороднюк та ін., 2002). Після акліматизації на Курщині хохла почала розселятися за течією Сейму і 1969 р. досягла Путивльського району Сумщини (Сердюк, 1978), а наразі поширилася по старицях і меліоративних каналах вздовж всього Сейму (Мерзлікін, 1995). Швидкість розселення склала 10 км/рік (Сердюк, 1992; Мерзлікін, 1998), і, попри антропний прес, вид продемонстрував високу здатність до освоєння нового басейну. Аналогічні експерименти з реакліматизацією хохли на Брянщині (Онурфреня, Онурфреня, 2003) можуть сприяти також формуванню популяції на Десні. Варто зазначити, що проведені раніше спроби відновлення виду на Дніпрі, тобто у місцях нещодавнього колишнього поширення, виявилися марними¹ (Загороднюк та ін., 2002).

Lutra lutra (Linnaeus, 1758) — видра річкова — абориген нашої фауни, що є типовим мешканцем усієї мережі річкових систем як від рівнин до гір та від Полісся до Степу, проте на півдні його поширення обмежено долинами великих річок (Абеленцев, 1968). Вид відноситься до традиційних об'єктів мисливства і через надмірний промисел перейшов у статус рідкісних ще у ХІХ ст. (Сокур, 1961). Згасанню популяції сприяла не тільки висока вартість хутра видри, але й масштабна гідромеліорація і погіршення кормової бази. У середині ХХ ст. щороку в Україні здобували до 800 шкір (Сокур, 1961). Надання охоронного статусу ("Червона книга") зменшило дію негативних факторів, і на кінець ХХ ст. чисельність виду склала 6,8–8,7 тис особин (Чисельність..., 1997; Панов, 2002). За останнє десятиліття відбулося помітне відновлення чисельності і ареалу (Панов, 2002; Волох, 2003). Наразі вид помітно розширив межі свого поширення і освоїв більшість південних річок, його рекомендовано перевести у категорію "відновлений" (Загороднюк, Дикий, 2002).

Meles meles (Linnaeus, 1758) — борсук європейський — місцевий вид, поширений на більшій частині території України, переважно в межах лісової та лісостепової зон (Абеленцев, 1968). У зв'язку з надмірним промислом з 1980 року включений до Червоної книги України, завдяки чому відновив свою чисельність і рекомендований до переведення у категорію "відновлений" (Дикий, 2001). Сучасна чисельність досягла 24–27 тис особин (Дикий, 2004). Зростання чисельності супроводжувалося розселенням за межі відомого ареалу, і наразі вид проник у більшість районів степової зони (Волох 1999), у т. ч. на нижньодніпровські піски (Роман, 2002) та в Асканійський степ (Думенко, 2003). Розселення виду відбувалося у південному і південно-східному напрямках зі швидкістю 3 км на рік, і на даний час у степовій зоні мешкає 5–7 тис. особин (Дикий, 2004).

Sus scrofa Linnaeus, 1758 — кабан дикий — аборигенний вид, що є типовим для всіх природних зон України і є традиційним об'єктом полювання. У воєнні та повоєнні роки чисельність виду різко зменшувалася, і він зникав з більшої частини України (Мигулін, 1938; Лобков, 2004). Одним з факторів відновлення ареалу стала висока міграційна здатність кабана і фактор турбування: у часи бойових дій кабани йшли у більш спокійні місця і активно розселилися. Починаючи з 1943 року, кабани за 3–4 роки проникли у 18 областей України (Корнеев, 1970). Сприяла цьому і висока плодючість виду, особливо у периферійних популяціях, та їхнє подальше міксування, що вело до зростання гетерозиготності популяцій (Лобков, 2004). Наразі вид з'явився у більшості південних районів, де був відсутній з кінця ХІХ ст. (Волох, 2001; Москаленко, 2003).

¹ Підоплічко (1951) вважає скорочення західної частини ареалу хохли (у тому числі вимирання виду в басейні Дніпра) природним процесом, що розпочався у доісторичні часи і не пов'язаний з людиною.

Інвазії у двійникових комплексах

У фауні України існує 16 груп видів-двійників ссавців із загалом невідомою історією (Загороднюк, 1998 б). Морфологічна подібність таких видів обмежує можливості історичних реконструкцій, проте загальний аналіз їх поширення, структура зон симпатрії та напрямки географічної мінливості роблять реконструкції можливими і результативними. Докладно такий аналіз проведено автором у спеціальній праці, присвяченій історичній біогеографії двійникових комплексів (Загороднюк, 2005), і тут анонсовано лише окремі найбільш показові приклади. Загальною особливістю усіх детально досліджених двійникових груп є відносно давня інвазія їхніх видів на територію регіону порівняно з появою проаналізованих вище видів: більшість з них з'явилися у складі місцевої фауни не раніше, ніж у час післяльодовикової колонізації Європи (для огляду цієї теми див.: Hewitt, 1999; Hofreiter et al., 2004), тобто в межах 5–20 тисяч років тому. Проте, з огляду на історію регіональної фауни, це невеликий час, і ця група видів доповнює загальну картину динаміки фауни¹.

Вухані. З двох наявних у фауні України двійників вуханя один — *Plecotus austriacus* (вухань австрійський) — розглядається як нещодавній інвайдер, що проник в регіон із Середземномор'я. Більшість його сучасних знахідок приурочена до Криму, Одещини, Поділля та прикарпатських областей і пов'язана з синантропними місцезнаходженнями (Стрелков, 1988; Загороднюк, 1999 б). У більшості випадків час вселення вуханя австрійського обмежений історичним часом, і в колекційних зборах початку ХХ ст. вид майже відсутній (Zagorodnyuk, 2001; Стрелков, 2004).

Нетопирі. У групі нетопирів карликових є два види (*Pipistrellus pipistrellus* та *P. pygmaeus*), широко поширені в Україні та суміжних країнах (Mayer, Helvesen, 2001; Загороднюк, 2005). Аналіз давніх колекційних зразків дозволяє припустити, що ареали видів в Україні на початку ХХ ст. були обмежені Кримом і Закарпаттям (Загороднюк, Негода, 2001). Подальше формування ареалів йшло за рахунок розширення ареалу *P. pipistrellus* на північний схід (імовірно від Балкан) та *P. pygmaeus* на північний захід (імовірно від Кавказу) (Hulva et al., 2004; Загороднюк, 2005).

Нічниця. З кількох двійникових пар інвазійний характер припускається для вусатих нічниць (*Myotis "mystacinus"*), представлених в Україні двома (Стрелков, 1983) або трьома (Benda, Tsytulina, 2000) видами. З них *M. mystacinus* найімовірніше прийшов на територію України з Середземномор'я, *M. brandtii* — з північного сходу, *M. aurascens* — з Кавказу. У викопних фаунах атлантичного віку з Ченстоховської височини явно домінує *M. brandtii*. Припускається вторинна симпатрія *M. mystacinus* і *M. brandtii* та зміщення меж їх поширення на північ (Загороднюк, 2005).

Мишаки. Група "лісових мишей" представлена трьома видами, що мають на території України межі свого поширення (Zagorodnyuk, 1996; Межжерин, 1997). За конфігурацією ареалів та особливостями прояву морфологічних і генетичних ознак можна припустити нещодавнє розширення їхніх ареалів на терени України. Вид *Sylvaemus sylvaticus* очевидно розширився з південної Європи (із заходу), *S. uralensis* — зі сходу або Кавказу, *S. arianus* — зі степового Передкавказзя (найімовірніше — з Передньої та Малої Азії) (Загороднюк та ін., 1997; Michaux et al., 2005).

Ховрахи. Група рябих ховрахів представлена в Україні 4 "хромосомними" видами з $2n=40-34$ (Фрисман та ін., 1999; Загороднюк, Федорченко, 1995), що формують в зонах контакту гібридні популяції. Просторовий розподіл видів є не випадковим і відповідає моделі "таксономічного брукнування" з вищепленням нових (малохромосомних) форм у напрямку від Малої Азії до Східноєвропейської рівнини, що збігається зі схемою їхніх імовірних родинних стосунків (Загороднюк, 2002 б). З цього випливає гіпотеза поступовості розселення ховрахів у північному напрямку.

Нориці. Три групи двійників демонструють подібні тенденції, найяскравіше видні на норицях групи *Microtus "arvalis"*. Останні представлені трьома видами (Загороднюк, 1991; Соколов, Башеніна, 1994): парюю 46-хромосомних аловидів *M. arvalis* та *M. obscurus* та маргінально симпатичним з ними 54-хромосомним *M. levis*. Аналіз їхнього поширення дозволяє стверджувати про нещодавнє вселення всіх трьох видів на територію України (*M. arvalis* з південного заходу, *M. obscurus* з південного сходу) та вторинний характер їхньої симпатрії (Загороднюк, 2005).

¹ Перелік праць щодо поширення і реконструкцій історичних змін ареалів у двійників є доволі значним — 279 джерел лише за цитованою працею автора (Загороднюк, 2005), і тут наведено лише окремі огляди.

Закономірності інвазійного процесу

Наведений вище аналіз складу адвентивної фауни та особливостей окремих видів, що інтродуковані і акліматизовані штучним шляхом або інвазувалися природним шляхом, дозволяє зробити певні узагальнення. Ці узагальнення особливо важливі для розуміння процесів зміни складу регіональної теріофауни загалом, у тому числі збільшення її загального (формального) видового складу та редукції популяцій аборигенних видів ссавців. Першочергову увагу надалі буде присвячено тим видам, які увійшли до складу дикої фауни, та ефектам, які викликали ці види. В усіх випадках можна говорити власне про інвазії: навіть у випадку інтродукцій, які часто проводилися точково, у подальшому мали місце процеси природного (а не штучного) розселення видів. Значна частка адвентивних видів пройшла лише точкову інтродукцію (зокрема, більшість ратичних), і вони не мають перспектив сформувати природні популяції внаслідок різних причин (браконьєрство, відсутність достатніх територій тощо), а тому їм буде приділено меншу увагу.

Розподіл у часі. Абсолютна більшість видів, перелічених у таблиці 2, додалася до складу місцевої фауни протягом кількох десятиліть середини ХХ ст. Очевидно, що масштаби змін фауни залежали від людини і програм "збагачення" мисливських угідь, а також експериментів з введенням у культуру нових видів. Власне, на цьому аналізі можна було б і закінчити, пославшись на величезну літературу з цього приводу, проте це далеко не кінець. По-перше, культурально-мисливська діяльність стосується далеко не всієї території України і обмежена кількома десятками тисяч гектарів. По-друге, розподіл інвазій та інтродукцій у часі засвідчує, що зміни складу фауни мали місце завжди, хоча й визначалися певними періодами біоценотичних перебудов.

Можна розрізнити п'ять головних періодів інвазій останнього часу (табл. 5), тобто того, що відбувалося на очах у людини. Фауна змінюється постійно, проте загалом темпи появи нових для місцевої фауни видів очевидно зростають. Це зростання загалом відбувається стрибкоподібно, і такі стрибки відповідають основним періодам біоценотичних криз, що супроводжували ці перебудови. Очевидно, що шкала цих змін є логарифмічною, і темпи змін зростають у міру зростання впливу людини на природні комплекси. Очевидно також, що ці зміни є незворотними.

Таблиця 5. Головні періоди інвазій та інтродукцій та їхня відповідність періодам біоценотичних криз

Головні періоди інвазій протягом голоцену	Період біоценотичних криз
1) післяльодовикова колонізація Східноєвропейської рівнини, під час якої на територію нинішньої України проникла значна кількість видів, у т. ч. види-двійники, за якими часто (і доволі формально і безпідставно) залишають час появи відповідно до їх появи у сучасних списках фауни	постгляціальні перебудови біоти
2) час розвитку селищ і малих міст, коли людина ввела в культуру велику кількість нових для своєї території видів, після чого загальна чисельність культурних аналогів (напр., корів і свиней) швидко і на кілька порядків перевищила чисельність відповідних диких форм ¹	експансія людини та її мутуалістів — свійських тварин
3) формування фауни синантропів, у т. ч. за рахунок неаборигенних видів, що прийшли в регіон з людиною і міською культурою (напр., пацюк); збільшення мережі населених пунктів і розвиток транспортних мереж і транспортних засобів сприяв появі чужорідних видів	розвиток культурних ландшафтів
4) програми розвитку мисливських і звіроводських господарств за рахунок інтродукції чужорідних видів з господарсько важливими властивостями (м'ясні та хутрові види), що супроводжувалося подальшим природним їх розселенням після спланованих випусків (напр., єнот) і втеч з культури (напр., норка)	окультурювання природних ландшафтів
5) друга хвиля інвазій і розширень ареалів аборигенів внаслідок надпотужного розвитку транспортних мереж, розширення урбоценозів і розвитку коридорів для проникнення нових синантропів (напр., нетопир білосмугий), а також програм з охорони аборигенів (напр., лось)	формування мережі транспортних коридорів і повна фрагментація природних ландшафтів

¹ Як автор зазначав раніше, "на рік загибелі останнього тарпана в Україні було обліковано 5 млн. 424 тис. (!) свійських коней (перепис 1916 р.)" (Загороднюк, 1999а).

Розподіл у просторі. Поява нових видів не є чітко локалізованою у часі, і нові види успішно додаються до місцевої фауни (як природним шляхом, так і шляхом штучних інтродукцій) незалежно від географічних координат місцевості. Проте, певні відмінності регіонів є. Зокрема, у Карпатах та на Поліссі частка адвентивних видів є найменшою, що визначається як високим ступенем збереженості природних комплексів (Загороднюк, Хоменко, 1995), так і загалом невдалими спробами акліматизації більшості видів у цих регіонах. Очевидно, що одне визначалося іншим: "вбудова" нових видів у структуру розвинених і стабільних угруповань приречена на невдачу. Натомість, на півдні та у середній смузі (примор'я, степова та лісостепова зони) адвентисти почуваються значно успішніше. Зауважу, що саме для цих районів властива значна порушеність природних комплексів і висока освоєність їх людиною, які, при цьому, є двома боками однієї медалі: гемеробність (окультуреність) є мірою порушення природних систем (Кучерявий, 2001).

Якщо на Поліссі та у Карпатах частка адвентистів у складі дикої фауни складає лише малі відсотки, то на півдні — до 30–40 %. Зокрема, в заповіднику Асканія-Нова частка адвентистів і ближніх інвайдерів поповнила формальний список фауни на 41 % (Полищук, 2003), сучасний список фауни Криму (за: Дулицький, Товпинец, 2001) на 20–25 % складений видами-адвентистами¹. Те саме стосується центрів урбанізації: у великих містах, зокрема, у Києві, частка адвентивних видів ссавців сягає 32 % (Загороднюк, 2003 б), і цей відсоток закономірно зменшується до периферії міст та зростає до центру урбанізації (Черемних, 2005). Тобто, як на місцевому рівні, так і у великому просторі мають місце однакові закономірності: формування градієнтів ступеню адвентивності фауни і зростання частки адвентистів у порушених людиною місцезнаходженнях.

Точкові та розлітні інвазії та інтродукції. Абсолютна більшість інтродукцій мають риси точкових порушень структури екосистем. Зокрема, це стосується практично усіх адвентивних видів копитних, які успішно інтродуковані лише на обмежених ділянках суходолу. Більшість з них формують не так популяції, як окремі напіввільні стада, що штучно підтримуються людиною. Ця підтримка полягає у постійній селекції, з одного боку, та приливі "свіжої крові", з іншого боку (Смаголь та ін., 2005 та ін.). Значна частка таких стад (зубри, муфлони, лані, кулани тощо) мають точкові ареали, межі яких звичайно визначаються межами відповідних мисливських господарств. Проте, у випадку з хижими (енот, "норка" американська) і гризунами (ондатра) точкові інтродукції та втечі з культури швидко переросли у локальні інвазії, що привели до формування місцевих популяцій, які у подальшому вже самі інвазувалися у суміжні регіони. Подібну місцеву інвазію ондатри долиною Дністра після інтродукції виду в Польщі описано для Львівщини (Татаринів, 1952, 1956); те саме можна сказати і щодо більшості інших регіонів та про інші види.

У випадку природних інвазій практично всі види відразу входять до складу місцевих фаун. Найчастіше цей процес завершується формуванням синантропних популяцій, тобто таких, що мешкають у суттєво трансформованих людиною умовах і часто є облігатними синантропами (Хляп та ін., 2003). Проте, навіть у випадку з такими виразними синантропами і коменсалами, якими є *Mus musculus* та *Rattus norvegicus*, маємо виразну зональність рівня синантропності: якщо на півночі сучасного ареалу обидва ці види є облігатними синантропами, так на півдні (у степовій зоні та усіх приморських районах вони формують екзантропні популяції, а в лісостепу є сезонними екзантропами і виселяються на літній час у природні (часто заплавні) місцезнаходження (Громов, 1995; Загороднюк, 1996 а та ін.). Високий рівень синантропії властивий і такому нещодавньому успішному інвайдеру як *Pipistrellus kuhlii* (Загороднюк, Негода, 2001).

Еволюційні ефекти інвазій. Кожна інвазія або інтродукція веде до появи нового (для угруповання) виду у складі аборигенних (нових для інвайдера) угруповань, що веде до перебудови всієї структури угруповань. Варто зауважити, що кожна біосистема є відкритою і постійно змінюється, що і забезпечує еволюцію як видів, так і угруповань. Система, що не змінюється, втрачає свою пластичність і, відповідно, стійкість. Дотепер поширені серед неонтологів (особливо серед природоохоронців) метафізичні уявлення про стабільність систем і потребу охорони нещодавнього минулого входять у протиріччя з історичною динамікою угруповань. У кожній здавалося б стабільній екосистемі маємо як сезонні, так і багаторічні зміни структури угруповань.

¹ На список із 63 видів (не вкл. зубра і лань і вкл. 7 видів, вимерлих в історичні часи) є 12 адвентистів.

Факти свідчать, що значна кількість видів з'явилася у складі аборигенних угруповань криптогенно, тобто прийшли зовні. Про це, зокрема, пишуть всі палеонтологи (Рековец, 1994; Топачевський та ін., 1998; Тесаков, 2004), наразі це реєструють неонтологи, щоправда у значно ширших масштабах, які дедалі зростають (Pascal et al., 2003; ця робота). Аналіз двійникових комплексів, тобто груп, що представлені безсумнівно молодими видами, засвідчує те саме: двійники з'явилися у складі нашої фауни переважно внаслідок розширення ареалів із суміжних регіонів (Загороднюк, 2005). Власне, інвазійний характер появи нових видів лежить в основі інвазійної моделі видоутворення (Загороднюк, 2003 а), і ситуація, коли у складі нашої фауни з'являються види, що сформувалися за межами регіону, є типовою. Сучасні інвазії аналогічні поняттю криптогенних видів у палеонтологів, тобто інвазії були завжди, і їхня роль у змінах структури угруповань незмінна.

Причини інвазій. Головною сучасною особливістю більшості біогеоценозів є руйнація їхньої структури, викликаною згасанням популяцій багатьох аборигенних видів. Головний і очевидний наслідок цього — спрощення таксономічної структури угруповань — є далеко не єдиним, і наступним за ним наслідком є поява нових видів. Два з них, шакал (*Canis aureus*) і нетопир білосмугий (*Pipistrellus kuhlii*), з'явилися прямо у нас на очах, не за програмами штучних інтродукцій. Головною спільною особливістю усіх природних інвайдерів є вселення через порушені екосистеми, квазіприродні або урбанізовані. Більшість інвайдерів дотепер не стали повноцінними членами аборигенних угруповань і досягають успіху в порушених або в штучних екосистемах (напр., миша *Mus musculus* в населених пунктах або шакал *Canis aureus* в місцях, де знищений вовк) (табл. 6). Варто зауважити, що чималий шанс інвайдерам дає людина: знищуючи аборигенні види та створюючи і "пропонуючи" нові ресурси. Навіть у випадку точкових інтродукцій людина створила потужну мережу квазіприродних оселищ, вигідних для інвайдерів (напр., мережа ставків і водосховищ у всій гідромережі для ондатри і, до певної міри, норки американської).

Найчастіше дослідники у якості основної причини інвазій розглядають збільшення чисельності при високій міграційній активності, що веде до виселення тварин за межі вихідного ареалу і різкого розширення меж їх поширення (Кошкина, 1987; Стрелков, 2004). Проте, доволі спрощене пояснення вимагає своїх уточнень. По-перше, види стримують певні географічні бар'єри, і найчастіше (окрім інтродукцій і втеч з культури) ці бар'єри долаються завдяки діяльності людини (Mooney, Cleland, 2001). До таких відносимо: транспорт, екологічні коридори у вигляді стрічкових біотопів (вздовж транспортних мереж, каналів, лісосмуг тощо), створення мережі видозмінених ландшафтів (агроценози та урбоценози) тощо. По-друге, людина створює критичну масу нових просторових та трофічних ресурсів, доступних диким видам. До них необхідно віднести і новостворені людиною оселища і сховища у містах і селах, і чималий трофічний ресурс на неосяжних полях і тваринницьких господарствах, годі казати про квазіприродні ландшафти (лісові дачі, рибгоспи тощо). Потретьє, людина звела до критично низького рівня популяції аборигенних видів.

Щодо останнього зауважу, що всі успішні інвазії стосувалися видів, які мають свої сестринські види в аборигенній фауні (див. табл. 6; також див. табл. 3). Тобто, успішність природної інвазії значною мірою залежить від наявності і ступеню притиснення сестринського виду в аборигенній біоті. Те саме можна сказати про успішні інтродукції (кінь Пржевальського — тарпан, олень плямистий — благородний, норка американська — європейська, ондатра — водяна нориця тощо). До певної міри виняток складає єнот, проте його успіх обмежений переважно евтрофними місцезнаходженнями. Приклади з таксономічно віддаленими видами є зворотними (*Cavia porcellus*, *Dama dama*, *Myocastor coypus*, *Oryctolagus cuniculus*, *Ovis orientalis*, *Procyon lotor* тощо).

Таблиця 6. Відповідність природних інвайдерів аборигенам як таксономічним і екологічним вікаріатам

Вид-абориген	Вид-інвайдер	Таксономія	Полігон розвитку інвазії
<i>Canis lupus</i>	<i>Canis aureus</i>	види одного роду	райони знищення аборигена, південь
<i>Mus spicilegus</i>	<i>Mus musculus</i>	види одного роду	урбоценози та агроценози, всюди
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	<i>Pipistrellus kuhlii</i>	види одного роду	урбоценози, південь
<i>Plecotus auritus</i>	<i>Plecotus austriacus</i>	види одного роду	урбоценози, південь
<i>Rattus rattus</i>	<i>Rattus norvegicus</i>	види одного роду	урбоценози, всюди

У кожному разі інвайдерам сприяли висока чисельність і міграційні здібності інвайдера, кліматичні фактори та відсутність хижаків при наявності широкої кормової бази та оселищ в місцях інвазій, що відмічають всі (напр., Кошкина, 1987; Волох, Роженко, 2000;¹ Загороднюк, 2001; Лобков, 2004), і що очевидно. Але чому вони пішли у мандри? При тому розселилися не в межах свого біому і не в суміжні біоми, що робила більшість місцевих видів при пульсаціях їхніх ареалів, а у напевно інші природні зони. Невже це спричинила велика внутрішньовидова конкуренція чи нестача корму? З лемінгами і камчатськими вивірками таке описано і не раз. Проте, як треба було затіснитися пацюкам в Індії, щоб вони пішли в Європу, і як треба було наплотитися нетопиру Куля у Закавказзі при природно низькій плодючості кажанів, щоб інвазуватися на терени України?

Серед інших причин великих переселень дослідники час від часу відмічають фактор турбування (напр., Лобков, 2004), у тому числі турбування і подальше переселення лосів і кабанів при лісозаготівлях і військових діях (обидва фактори антропогенні!). Так само легко види поверталися у свої колишні ареали (майже всі наші мисливські види ссавців) після періодів перепромислу і необхідних для відновлення популяцій заборон на полювання (Сокур, 1961; ця праця). Варто згадати, що в усіх випадках із синантропами мали місце очевидні транспортні коридори, а у двох останніх добре датованих інвазіях (нетопир куля і шакал) — безсумнівні потужні військові дії у місцях нещодавнього поширення цих видів, як на Балканах, так і на Кавказі. Зокрема, історія розселень нетопира, добре описана і не пояснена в огляді інвазій кажанів в Росії (Стрелков, 2004), має чітку кореляцію з розвитком війн та інших руйнівних дій від Спітаку і Карабаху до Чечні.

Напрямки інвазій. Головним у розвитку інвазій був північний керунок (рис. 1), який збігається з двома градієнтами: ступенем порушеності середовища та масштабами локальних і регіональних воєн, що зростають на південь. Для видів, схильних до синантропії, це головний градієнт розширення ареалів. Для акліматизантів градієнт той же, проте він визначається переважно ступенем порушеності середовища і градієнтом кліматичних факторів, що найбільш сприятливі на півдні. Для видів-пульсовиків градієнтом є також ступінь порушеності середовища, проте центри їхніх ареалів лежать переважно на півночі і, відповідно, пульсації розвиваються на південь. Для птахів напрямки розвитку інвазій трохи відмінні: якщо для ссавців переважним напрямком розселення є північ, то спектр для птахів — від південного до північного заходу, тобто переважають розселення (в Європу) зі сходу і Кавказу (Паевский, 2004), хоча маємо аналогічні для ссавців приклади у нашій фауні (горлиця садова, щедрик, мартин жовтоногий, дятел сирійський, ластівка міська тощо).

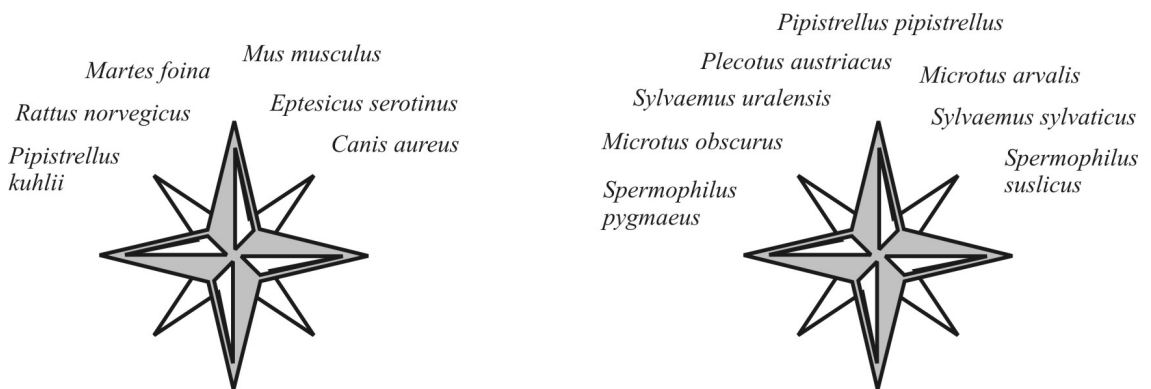


Рис. 1. Напрямки розвитку інвазій ссавців на (через) території України: ліворуч — інвайдери з числа "класичних" видів, праворуч — реконструкції для видів зі складу двійникових комплексів.

¹ Зокрема, початок інвазії шакала всі дослідники пояснюють "збільшенням щільності населення шакала в Албанії та у Східній Сербії завдяки його охороні, покращанню захисних умов середовища внаслідок створення значних площ щільних шпилькових насаджень, зниженню чисельності вовка, а також в зв'язку з природною циклічністю популяцій" (за оглядом: Роженко, Волох, 2000).

Варто зауважити, що напрямки інвазій є не стільки географічними (компасними), скільки екологічними, відповідними до перелічених градієнтів. Проте важливішим є те, що успіх адвентивної частини фауни розвивається за двома різними векторами, що визначаються екологічними особливостями адвентистів (рис. 2). Перший вектор завершується входженням у склад дикої фауни і характерний для адвентистів, другий характерний для інвайдерів, що входять у склад місцевої фауни через антропогенно-порушені екосистеми, і найчастіше веде до формування синантропних популяцій. При натуралізації відмінності адвентистів полягають переважно у спектрах їх життєздатності у місцевих умовах (уникнення хижацтва, виживання взимку, прес браконьєрства). Натомість, у випадку інвайдерів їх життєздатність загалом постійна і забезпечена умовами трансформованого середовища: велика кількість сховищ, малий прес хижаків і конкурентів, коменсалізм.

Звісно, ці два основні типи мають перехідні стани. Наприклад, пацюк мандрівний (*Rattus norvegicus*) і миша звичайна (*Mus musculus*) на півдні формують екзантропні популяції (див., напр., Громов, 1995), нетопир білосмугий (*Pipistrellus kuhlii*) використовує переважно просторовий антропогенний ресурс (сховища) і переважно восени (див.: Загороднюк, Годлевська, 2001; Стрелков, 2004), а шакал — переважно трофічний ресурс (у тому числі свійських і загинув тварин, плоди деревних культур тощо) (див.: Роженко, 2006). З іншого боку, інтродуценти почасти залежні від біотехнії (особливо адвентивні унгуляти) і фактично обмежені у своєму поширенні границями мисливських господарств (численні приклади див. вище: зубр, лань, муфлон тощо).

Значення адвентистів у структурі екосистем

Поява інвазійних видів є ознакою змін екосистем: у стабільних системах всі зміни прогнозовані і циклічні, позаяк інвазія є нециклічною міграцією, що розвивається протягом одного покоління (Загороднюк, 2001б). Близні інвайдери поширювалися поступово, за сприяння з боку людини (біотехнія на користь ратичних, схильність до синантропії у кажанів і куніці кам'яної тощо). Розглянемо кілька складових цієї теми: роль реінтродуцентів, інвайдери у заповідних і квазіприродних угрупованнях, після чого розглянемо теми біоценотичних криз і проблеми охорони.

Роль інтродуцентів. Ставлення до інтродуцентів загалом повинно бути визнано негативним, оскільки штучне переселення видів та інтродукція їх у склад чужих для них угруповань закономірно веде до згасання популяцій аборигенів (Шварц та ін., 1993). Найбільш екстремальні природоохоронці називають інтродукції "екологічним злочином" (Виноградов, 2005), що виправдано: кожний інтродуцент забирає у аборигенів частку ресурсів, як просторових, так і трофічних, а цих ресурсів у дикої фауни з розвитком людської цивілізації стає дедалі менше. Проте, необхідно зауважити, що більшість інтродуцентів — це мисливські звірі, поширення яких звичайно обмежено мисливськими господарствами. Тут є певна проблема: обмежено поширеними інтродуцентами є унгуляти, яких звичайно дуже не вистачає, а неконтрольованими — хижі та гризуни.

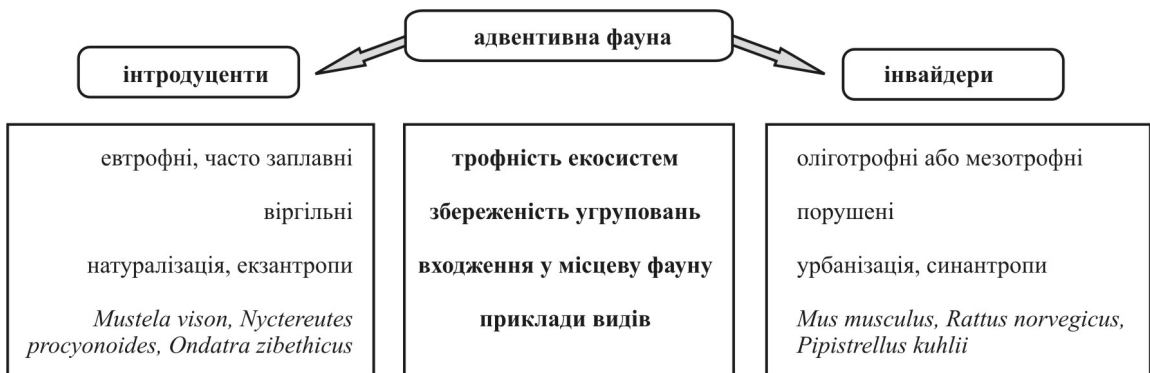


Рис. 2. Два шляхи "вбудови" адвентивних видів у склад аборигенних угруповань: перший шлях (ліворуч) веде до натуралізації через входження у склад віргільних угруповань (екзантропна фауна), другий шлях (праворуч) веде до розвитку урбаністичних угруповань ссавців (переважно синантропна фауна).

Роль реінтродуцентів. На відміну від інтродукцій, реінтродукції дають можливість угрупованням та екосистемам відновити деякі раніше втрачені свої особливості. Тобто, реінтродукції можуть розглядатися як позитивне явище. Ця його позитивність, щоправда, часто обмежена територіями невеликих господарств: якщо інвазії та акліматизації часто мають дуже великі масштаби, то реінтродукції почасти виявляються дуже неефективними і нагадують спроби реанімувати приречений на смерть організм. Щоправда, це зовсім не означає їхню недоцільність: часто природа настільки видозмінена, що реінтродуцент не демонструє великого успіху. Одиначними винятками є сколівська популяція зубрів (Хоецький, 2003) та чорнобильська популяція "тарпанів" (Вишневецький, 2005). Численні спроби реінтродукувати в місця колишнього поширення хохулю (Загороднюк та ін., 2002), бобра (Панов, 2002), байбака (Токарський, 2004) та інших ссавців не дали значного успіху, проте дозволили дещо покращити загальну ситуацію. Власне, такий успіх мав місце виключно при роботі з фітофагами, і екосистеми були готові прийняти їх. Фактично в усіх успішних реінтродукціях фігурували лише консументи I порядку, і цей успіх значною мірою визначався потребами відновлення певних екосистемних функцій.

Особливо значною є роль гігантських фітофагів (Пучков, 1992 а-б). Загалом роль копитних завжди є позитивною, якщо мова йде про оптимальну щільність їх популяцій. Без фітофагів екосистеми накопичують велику мортмасу, при їх надлишку виникає явище "перевипасу". Однією з нагальних проблем сьогодення у заповідній справі стали резерватогенні сукцесії (Русин, 2006). Інтродукція вкрай потрібна у більшості степових заповідників, або хоча б імітування діяльності фітофагів, проте не косінням, а фактичним випасом з відповідними точковими порушеннями рослинного покриву, який адаптований до такого впливу і без участі фітофагів різко змінюється. Навіть тоді, коли реінтродуковано неаборигенні, але споріднені до них форми (напр., кінь Пржевальського замість тарпана). З іншого боку, у тих самих заповідниках (і не тільки в них) існує проблема надмірного впливу фітофагів на екосистеми, особливо актуальна у зв'язку з підтриманням штучно високої чисельності оленів у Криму (Іванов та ін., 2003) та високої щільності при обмеженому поширенні зубрів у мисливських господарствах (Жолинський, 1993; Смаголь та ін., 2005). В усіх випадках роль реінтродуцентів у структурі екосистем є дуже обмеженою за географією¹.

Адвентисти у заповідних угрупованнях. Давно минули часи, коли фауна заповідників відбила вихідний стан відповідних зональних фауністичних комплексів. Адвентивна її складова давно переросла за 10–15 % і наразі стало нормальним згадувати частину наявних адвентистів у складі фауни заповідних територій. Хоча це і не стало нормою, проте варто навести одну цитату щодо Асканії-Нова, де синантропна і адвентивна складова сягають 40 % від загального обсягу місцевої теріофауни: "Копитні різних континентів і міжвидові гібриди, що утримуються в огорожі Великого Чапельського Поду (21 % площі природного ядра), беруть участь у кругообігу речовини і енергії степової екосистеми нарівні з корінними видами, і виникає питання: чи варто включати їх в загальний список теріофауни." (Полищук, 2003). Очевидно, що варто, якщо мова йде про угруповання і про екологію. Наведу кілька типових ситуацій з цього приводу.

У тій самій Асканія-Нова, і не тільки там, давно формуються "заповідні" зграї здичавілих собак (Думенко, 2001), що часом мають далеко не сезонне перебування, часто з виразною соціальною ієрархією і територіальністю. Окрім того, на багатьох територіях, особливо на півдні, формуються мішані зграї собак з вовками, що актуалізує проблему збереження чистокровних популяцій вовка (Гурський, 1975; Жила, 2006). Приклад з людиною ще очевидніший, оскільки вплив людини на стан природних екосистем часто є на порядок більшим за вплив будь-якого аборигенного виду ссавців: напр., у заповіднику "Стрільцівський степ" та його околицях є півтора степових тхора (*Mustela eversmanni*) (Боровик, 1999) на трьох співробітників та дюжину місцевих косарів і браконьєрів, і роль тхора незрівнянно менша за роль людини у функціонуванні цих екосистем.

¹ К. Герус та В. Крижанівський (2005) підкреслюють, що "На сьогоднішній день не може бути і мови про відтворення суцільного ареалу зубра в Україні. В сучасних умовах надто обмежені площі лісових масивів для існування виду у відносній рівновазі зі своїм оточенням. Єдиний вихід з цього становища, щоб забезпечити охорону і збільшення загальної чисельності тварин — створення нових локальних субпопуляції зубрів на площах не менше 10–20 тис. га лісових угідь чисельністю до 50 голів (25–30)". Тобто мова йде про охорону виду як такого, а зовсім не про його участь у функціонуванні зональних природних комплексів.

Деякі адвентисти стали не тільки характерними членами фауністичних угруповань, але й домінантами в цих угрупованнях. Ондатра для зоологів і екологів нової хвилі виглядає успішним місцевим видом, проте історія її інтродукції не така вже давня, а наслідки є очевидно негативними. У більшості заплавних комплексів, включаючи дельти великих річок (Дніпра, Дунаю), цей вид став настільки звичайним, наскільки рідкісними тепер стали його аборигенні попередники — водяна норича (*Arvicola amphibius*) та інші коловодні ссавців. Цей вид настільки успішно натуралізувався, що ми не маємо жодних механізмів його вилучення зі складу природних екосистем.

Одним з найуразливіших ланцюгів у структурі біосистем є хижаки, тобто консументи II порядку, оскільки руйнація угруповань і спрощення екопірамід найбільше позначається саме на вершинах цих пірамід. Там, де важко одному виду, поява двійника означатиме згасання одного з них (принцип Гаузе). Показовою є історія з норкою, *Mustela lutreola* (Сидорович, 1995; Волох, 2004 а), яка протягом 2–3 десятиліть перейшла у категорію "зникаючий вид" у зв'язку з появою двійника, "норки" американської (*Mustela vison*). Хоча в Україні жодних акцій щодо інтродукції *Mustela vison* не було, внаслідок утеч "американки" з численних звірогоспів сформувалася потужна місцева її популяція, яка фактично витіснила аборигенний вид. Наразі у дикому стані "американка" відмічена в усіх заповідних куточках України, чого не скажеш про *Mustela lutreola*.

Адвентисти у квазіприродних системах. Усі форми нашого природокористування закономірно ведуть до збіднення аборигенних угруповань і формування квазіприродних систем, частка яких збільшується катастрофічно. Тут у більшості випадків домінантами стають адвентивні види і формується так звана "сіра біота" (Шварц та ін., 1993; Загороднюк, 2004 в), в якій частка аборигенних видів вкрай мала, а раритетна фауна найчастіше відсутня. Проблема біологічного забруднення наразі стає провідною у природоохоронній активності (Шварц та ін., 1993; Drake et al., 1989), і її суттєво актуалізує розвиток транспортних мереж та торгівлі біологічними зразками.

Адвентисти обирають квазіприродне, оскільки найлегше освоюють саме трансформовані екосистеми, а вже звідти поширюються у природні комплекси: тепер у глибині кожного заповідника можна зустріти свійського kota або пса. Враховуючи надвисоку частку видозмінених ландшафтів (у крайніх позиціях маємо лише 4,2 % заповідного фонду та 11,6 % під забудовою) та очевидний факт зміщення спектру типів екосистем у бік трансформованих людиною, мусимо визнати факт абсолютного переважання угруповань з адвентивними видами на більшій частині території України. Те саме спостерігається і у рослинному світі (Протопопова та ін., 2003).

Адвентисти як фактор біотичних криз

Загальним знаменником давніх авторів була ідея збагачення фауни, яку широко вітали (для огляду див.: Сокур, 1961). Так було з мисливською фауною, збагачення якої було одним з ключових факторів природокористування. Нові (інвазійні) види із захватом шукали науковці і часто-густо присвячували таким фактам свої численні публікації. Помалу ця ідея переросла у зворотну, і наразі лейтмотивом більшості публікацій стала проблема "біоценотичних агресорів", "біоценотичних криз", "біологічного забруднення" (Parker et al., 1999 та ін.). Є думки і факти "за", а є і "проти" кожної з цих двох парадигм. Наразі домінуючою стала кризова парадигма, і навколо неї розвиваються основні ідеї у цій галузі, про що свідчать численні публікації у літературі (для огляду див.: Неронов, Лушечкина, 2001; Mooney, Cleland, 2001; Алимов, Богущкая, 2004).

Вплив інвайдерів йде на всіх рівнях: від витіснення окремих аборигенних видів до руйнації структури угруповань (Шварц та ін., 1993; Sanders, 2003). Попри незначну вихідну генетичну мінливість (Tsutsui et al., 2000) та очевидні ефекти засновника інвазійні види швидко освоюють нові середовища і формують відмінну від материнських популяцій структуру (Загороднюк, 2004 б). Серед ключових впливів інвазійних видів, що протилежні еволюційним потенціям аборигенів, називають п'ять: конкурентне виключення, зміщення ніш, гібридизацію, інтрогресію, хижацтво та, врешті, вимирання (Mooney, Cleland, 2001). Повною мірою це стосується і акліматизантів, а також свійських тварин, на користь яких проводиться більшість біотехнічних заходів, тобто врешті всієї адвентивної фауни. Всі ці впливи, кожний по-окремі, а тим паче у комплексі, ведуть до згасання популяцій аборигенних видів та руйнації структури їх угруповань.

Факти за... Агресивність інвайдерів докладно показана на кількох прикладах. Приклади з норками (європейська та американська) і нетопирами (малий та білосмугий) вже став хрестоматійним, хоча він не однозначний. Інші приклади не менш показові і також ведуть до витіснення одного сестринського виду іншим, що відомо не тільки у випадку з адвентистами (див. табл. 6), але й у взаємних аборигенів (напр., витіснення ховраха крапчастого малим, *Spermophilus suslicus* — *S. pygmaeus*). Фактично поява кожного нового адвентиста супроводжувалася редукцією популяції одного з аборигенів, що видно при аналізі усіх груп, у т. ч. оглядах автора щодо змін фауни унгулят (Загороднюк, 1999 а), кажанів (Загороднюк, Ткач, 1996), хижих (Загороднюк, 2001 а) тощо.

Норки. Агресивність є добре дослідженим фактом щодо норки американської, *Mustela vison*. В експериментах, парування з нею самиць аборигенного виду їхня вагітність закінчується резорбцією ембріонів (Терновский, 1977). Цей факт у поєднанні з тим, що парування у адвентивного виду відбувається на місяць раніше, використовувався у моделях "репродуктивної інактиваци", оскільки *Mustela vison* може вводити самиць аборигена у нерезультативну вагітність. Спеціальні дослідження у природі не підтвердили це, проте показали значну поведінкову агресивність "американки" щодо аборигена (Сидорович, 1995). Окрім того, норка європейська виявилася малостійкою до хвороб, збудників яких завезено з *Mustela vison*: хвороба Ауески, алеутська хвороба (Волох, 2004 а). Ситуація з аборигенною норкою погіршується тим, що популяція "американки" підживляється втікачами зі звірогосподарств, а також більшою плодючістю адвентиста, що веде до витіснення аборигена з більшості місцезнаходжень та видання його кормової бази.

Нетопири і пацюки. Ознаки біоценотичного агресора властиві нетопиру білосмугому. Інвазія цього виду йшла з формуванням осілих популяцій, натомість місцеві нетопири — перелітні. Як відомо, одним з ключових факторів успішного існування кажанів є наявність сховищ (Годлевська, 2006). У синантропних умовах це завершується зайняттям адвентивним видом усіх придатних для нетопирів сховищ, особливо в містах, внаслідок чого на час весняної появи аборигенів всі "вакансії" виявляються зайнятими. Зокрема, у Луганську, на п'ятий рік від своєї першої реєстрації (Кондратенко, 1999) цей вид став абсолютним домінантом в урбаністичних угрупованнях кажанів. Подібне на 150 років раніше описав М. Кесслер (1851) у зв'язку з інвазією пацюка мандрівного (*Rattus norvegicus*), який врешті витіснив аборигенного *R. rattus*. Наразі чорний пацюк зберігся в Україні лише у південнобережних лісах Криму і глухих куточках Полісся (Загороднюк, 1996 б).

Факти проти криз. Інвазійні види потрапляють у нові для себе угруповання не завжди так агресивно, як це звичайно вважають. По-перше, що принципово важливо, вони нерідко приходять на нові території після втрати аборигенними угрупованнями певних корінних видів. Таку ситуацію ми маємо, зокрема, з інвазією шакала, який проник на південь України фактично вже після повного знищення там вовка. Значна частка інших адвентивних видів стала членами природних фауністичних комплексів вже після згасання природних популяцій аборигенів, або на останніх фазах такого згасання. Так, розселення ондатри (якій нерідко приписують роль "останнього пострілу" в історії українських популяцій хохулі) в долині Сіверського Дінця відбулося з розривом у принаймні одне десятиліття від останніх зустрічей хохулі (Загороднюк та ін., 2002). На Поліссі аборигенна та американська норки також розійшлися у часі (Волох, 2004 а). Звісно, вони забрали ресурс, який може стати актуальним при реінтродукції втрачених аборигенів.

По-друге, має значення швидкість розвитку інвазій. Екосистеми "вимагають" поступових змін, тобто еволюції. Інвазії у класичному визначенні ("вторгнення") є революційними, тобто супроводжуються перебудовою структури угруповань (згадаємо описані Симпсоном зустрічні інвазії ссавців при злитті обох Америк). Швидкий інвазійний процес подібний до мутацій на екосистемному рівні (Загороднюк, 2003 а). Якщо зберігається екосистемна функція (із заміною лише "виконавця"), то така інтродукція є "терпимою". Наприклад, втрату степових унгулят (див. Загороднюк, 1999 а) не можна виправити за рахунок популяцій тих самих видів (вони зникли), проте така втрата може бути компенсована на функціональному рівні шляхом інтродукції родинних форм фітофагів з числа не-аборигенних видів, аловидів або підвидів. Такими можуть виступати кінг Пржевальського на місці тарпана, корова на місці тура тощо. І така компенсація напевно буде доцільною¹.

¹ Інша справа, якщо мова йде про неродинні форми: напр., муфлон (вівця) нічию функцію не компенсує.

Проблеми охорони фауни

Контекстно проблема охорони фауни стосується аборигенної фауни і охорони її від дії антропогенного чинника. Тут необхідно зауважити про наступне: 1) за критеріями МСОП охоронні статуси визначаються і діють виключно для аборигенних видів в межах їхнього історичного ареалу, 2) поняття антропогенного чинника є доволі розмаїтим, і до нього необхідно відносити не тільки зміни середовища як такого, але й проблему біологічного забруднення та проблему переміщень тварин, складовими яких є інвазійна фауна. Розглянемо це докладніше.

Охорона адвентистів? Серед п'яти проблемних факторів у галузі охорони природи автор з колегами зазначає потребу "Різного ставлення до аборигенної та адвентивної фауни" (Загороднюк та ін., 2003). Потреба в цьому є актуальною через обмеження організаційних і фінансових можливостей на охорону природи взагалі і важливість охорони в першу чергу аборигенних видів. Такий підхід покладено в основу сучасної природоохоронної політики (Drake et al., 1989; Di Castri et al., 1990; Clout, Love, 1996). Очевидно, що наразі значна частина дикої фауни представлена адвентивними видами, і в більшості місцевостей переваги отримують саме чужорідні види, що особливо яскраво проявляється в порушених типах біоценозів, зокрема, в агроценозах і урбосистемах (Клауснітцер, 1990; Шварц та ін., 1993; Неронов, Лущекина, 2001; Загороднюк та ін., 2003). У Рекомендації № 77 Постійного комітету Бернської конвенції прямо говориться про негативну роль адвентивних видів і потребу їх викоринення¹ (Recommendation..., 1999). Проблема впливу інвайдерів стимулює розробку економічних оцінок їх впливу на місцеві види і екосистеми на основі їхніх біологічних властивостей та екологічних ефектів (Born et al., 2005; Leung et al., 2005).

Відома теза МСОП про охорону видів в межах їхніх історичних ареалів вимагає уточнень. По-перше, деякі види втратили свою батьківщину, і як нам бути, якщо вид зберігся лише у новому місці або в зоопарку? По-друге, вид як компонент екосистеми має не тільки свою нішу, але і свої впливи, і екосистема, будучи пристосованою до участі в ній певного виду, має свою пам'ять на цю функцію. Проте, наскільки довга ця пам'ять, і в яких часових рамках ми маємо вживати поняття "історичний ареал"? Якщо, скажімо, кабан (*Sus scrofa*) існував в Криму в пізньому плейстоцені (та, імовірно, в літописні часи), то чи є нинішня його інтродукція реакліматизацією, як це пише А. Дулицький (2001)? І чи ідея відновлення в Україні пискухи (*Ochotona pusilla*)², про що неодноразово говорив один з моїх вчителів, Микола Воронцов, є актуальною з огляду на сучасний стан фауни? З іншого боку, резерватогенні сукцесії у степових заповідниках (Русин, 2006) засвідчують необхідність відновлення популяцій унгулят, які зникли тут 1–3 століття тому (Загороднюк, 1999 а).

З огляду на адвентивну складову теріофауни при розробці природоохоронних заходів мова повинна йти про три ключові проблеми (за: Загороднюк та ін., 2003):

- 1) за сприяння людини адвентивні види забирають і без того малий просторовий і трофічний ресурс у аборигенів, і без біотехнічних заходів на користь останніх ситуацію не виправити,
- 2) осередками існування раритетної частини аборигенної фауни стали незначні за площею заповідні території, натомість, адвентисти домінують на 50–80 % території України,
- 3) нагальною стає необхідність проектування квазіприродних угруповань, які наразі розвиваються стихійно і неконтрольовано, хоча для цього і розроблено низку рекомендацій.

CITES та біологічне забруднення. Всі трансареальні переміщення тварин (торгівля, інтродукція, введення в культуру, утримання в колекціях, випадкові перевезення) ведуть не тільки до згасання природних популяцій видів, що є об'єктами торгівлі, але і до порушення структури угруповань у місцях навмисної чи ненавмисної інтродукції. Конвенція CITES, ратифікована Україною, має за мету уникнення негативних наслідків експлуатації природних популяцій з метою міжнародної торгівлі (Мовчан, Домашлінець, 1998), а одночасно обмежує переміщення видів за межі їх природного ареалу. Проте практика CITES — це контроль вивозу, а не ввозу (Загороднюк та ін., 2003), що веде до тих самих негативних наслідків і породжує агресію адвентивних видів.

¹ Рекомендація 77 містить додаток "Приклади інвазійних видів, для яких доведено, що вони являють загрозу біологічному різноманіттю". Додаток включає 11 видів, у т. ч. 6 видів ссавців нашої фауни: *Mustela vison*, *Onatra zibethicus*, *Myocastor coypus*, *Cervus nippon*, *Procyon lotor*, *Nyctereutes procyonoides*.

² За деякими даними, пискуха, або сіноставець, була поширена в Україні до XIX ст. (Сокур, 1961).

Історична складова. Проблема охорони інвайдерів не є такою вже однозначною. Аналіз змін фауни у довготривалому часі дозволяє говорити про те, що фауна перебуває у постійній динаміці, і структура угруповань постійно змінюється. Ці зміни торкаються всього складу фауни і значна кількість видів з'являлася криптогенно (у термінах палеонтологів), тобто інвазійним шляхом. Досить нагадати, що територія України протягом останньої частини кайнозою була ареною потужних біогеографічних подій, викликаних як покривними зледеніннями, що поширювалися до Канева (Величко, 1980), так і зустрічними процесами дегресії рівня моря (Муратов, 1951; Hosey, 1982), коли значна частина приморських районів (Крим, Причорномор'я) опинялася під водою.

Враховуючи це, мусимо визнати, що місцева фауна завжди мала актуальну адвентивну складову. Той факт, що певна частина нинішніх аборигенів — це колишні інвайдери, не зменшує цінність місцевої фауни, проте ми повинні ставитися до питань охорони дикої фауни неупереджено, розрізняючи антропогенні та природні зміни складу фауни. З іншого боку, при такому потужному "фауністичному комплексі", як людина з когортою свійських і синантропних видів, мова має йти про потребу заповідання всієї дикої фауни, за винятком лише видів, що увійшли до складу місцевої фауни внаслідок інтродукцій або антропогенно спровокованих інвазій.

Як і раніше, фауна продовжує змінюватися, хоча й швидшими темпами порівняно з попередніми періодами свого розвитку, вже тому, що змінюється середовище. Ми мусимо визнати неминучість таких змін і зникнення частини аборигенів та потребу "проектування" фауни квазіприродних систем (Загороднюк, 1997; Sala et al., 2000), або ж припинити господарювання. Оскільки останнє неможливе, найрозумнішим буде прогнозувати і проектувати зміни фауни і впливати на ці зміни, проводячи потрібні комплекси заходів (біотехнія, карантин, реінтродукція тощо).

Висновки

1. У складі фауни України можна розрізнити п'ять груп видів, які складають найбільш нестабільну частку фауністичного списку. Загалом це 36 видів (тобто чверть усього списку теріофауни), а за числом особин це — переважна більшість ссавців місцевої фауни.

2. Абсолютна більшість успішних адвентистів і всі успішно реакліматизовані види (всі, крім трьох хижих) — консументи першого порядку. Успіх інших визначається тим, що популяції або підживлюються людиною, або притаманні евтрофним заплавному комплексам.

3. У систематичному плані адвентивна успішність обмежена трьома головними групами: гризуни (7 видів), унгуляти (8) та хижаки (4), у екологічному плані цей успіх обмежений переважно рослиннідними формами (гризуни та унгуляти) та усеїдними (хижаки).

4. Можна розрізнити два шляхи розвитку адвентивного успіху — синантропізація, властива переважно інвайдерам, та натуралізація у природних комплексах, властива частині інтродуцентів.

5. Історичні дані дозволяють говорити про те, що значна частина місцевої фауни сформувалася внаслідок інвазійного процесу, що був характерний як макрофауни, так і численних двійникових комплексів мікромамалій, і це продовжується у сучасний період розвитку фауни.

6. Частина адвентистів проявляє ознаки біоценотичних агресорів, збільшуючи свою чисельність і ареал без участі людини. Однією з ознак біоценотичного агресора є перехоплення ним контрольованих аборигенами ресурсів і вихід на домінуючі позиції у природних угрупованнях.

7. Більшість адвентистів наносить шкоду природним угрупованням, змінюючи їхню структуру, проте частина їх (зокрема, деякі унгуляти) має бути визнана бажаними компонентами природних комплексів, якщо вони відновлюють екосистемні функції втрачених видів.

Подяки. Щиро дякую за важливі факти і коментарі А. Волоху, Г. Двойносу, І. Делегану, І. Зеніній, П. Пучкову, В. Тищенко, а також Н. Атамась та Л. Годлевській та С. Глотову за допомогу в інформаційному пошуку. Моя подяка колегам, які своїми публікаціями і обговореннями сприяли прогресу дослідження: А. Волоху, А. Дулицькому, І. Смелянову, В. Лобкову, Л. Рековцю, І. Сокуру, В. Токарському, В. Топачевському, Є. Шварцу. Моя особлива подяка О. Годлевській, Ю. Зізда та О. Резнік на величезну допомогу на всіх етапах підготовки рукопису.

Література

- Абеленцев В. І. Куницеви // Фауна України. Ссавці. — Київ: Наукова думка, 1968. — Том 1, вип. 3. — 280 с.
- Абеленцев В. І., Колошев І. І., Крочко Ю. І., Татаринів К. А. Итоги кольцевания рукокрылых в Украинской ССР за 1939–1967 гг. Сообщение 3 // Вестник зоологии. — 1970. — № 1. — С. 61–65.
- Абеленцев В. І., Попов Б. М. Ряд рукокрилі, або кажани — Chiroptera // Підоплічко І. Г. (ред.). Фауна України. — Київ: Вид-во АН УРСР, 1956. — Том 1, випуск 1. — С. 229–446.
- Алимов А. Ф., Богоуцкая Н. Г. (ред.). Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. — Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2004. — 436 с.
- Аргиропуло А. И. Сем. Muridae — мыши. — Москва, Ленинград: Изд-во АН СССР, 1940. — 170 с.
- Барышиников Г. Ф. Отряд Carnivora Bowdich, 1821 — Хищные // Каталог Млекопитающих СССР (плиоцен–современность) / Под ред. И. М. Громова и Г. И. Барановой. — Ленинград: Наука, 1981. — С. 236–292.
- Берестенников Д. С., Гизенко А. И., Самош В. М. Ондатра. — Киев: Наукова думка, 1969. — 90 с.
- Біорізоманітність Дунайського біосферного заповідника, збереження та управління. — Київ: Наукова думка, 1999. — 704 с.
- Бондаренко В. Д., Коцюба Р. П., Хосцький П. Б. Зубри в західному регіоні України // Чтения памяти А. А. Браунера: Материалы международной научной конференции. — Одесса: Астропринт, 2000. — С. 120–126.
- Боровик Е. Н. Численность редких и охраняемых видов млекопитающих в заповедном массиве «Стрельцовская степь» // Вестник зоологии. — 1999. — Том 33, № 4–5. — С. 80.
- Булахов В. Л., Губкин А. А., Рева А. А. Современное состояние териофауны степного Приднепровья // Состояние териофауны в России и ближайшем зарубежье. — Москва, 1996. — С. 65–69.
- Браунер А. Къ какому виду принадлежат козули Южной России и Крыма // Записки Крымского общества естествоиспытателей. — 1915. — Том 5. — С. 112–114.
- Браунер А. А. Сельскохозяйственная зоология. — Одесса: Госиздат Украины, 1923. — 456 с.
- Величко А. А. Вопросы палеогеографии и хронологии раннего и среднего плейстоцена // Возраст и распространение максимального оледенения Восточной Европы. — Москва: Наука, 1980. — С. 189–208.
- Виноградов А. В. Интродукция — социально-экологическое преступление // Охрана дикой природы. — ЦОДП, 2005. — № 2 (32). — С. 4–8.
- Вишневський Д. Результати інтродукції коня Пржевальського (*Equus przewalskii*) в Зону відчуження ЧАЕС // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. — 2005. — Випуск 17. — С. 39–41.
- Власов А. А. О расширении ареала позднего кожана на юго-западе Центрального Черноземья // Вестник зоологии. — 1995. — № 1. — С. 84–85.
- Волох А. М. Влияние интродукции на формирование полиморфного генотипа диких кабанов на Украине // Структура і функціональна роль тваринного населення в природних і трансформованих екосистемах: Тези доповідей I-ї міжнародної наукової конференції. — Дніпропетровськ, 2001. — С. 124–125.
- Волох А. М. Особенности формирования приазовской части ареала средиземноморского нетопыря *Pipistrellus kuhlii* // Вестник зоологии. — 2002. — Том 36, № 1. — С. 101–104.
- Волох А. М. Сучасне поширення видри (*Lutra lutra* L., 1758) в Україні та її чисельність // Вісник Запорізького державного університету. Серія: Фіз.-мат. та біол. науки. — 2003. — № 1. — С. 1–7.
- Волох А. Поширення і чисельність європейської норки (*Mustela lutreola* L., 1766) в Україні // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. — 2004 а. — Вип. 38. — С. 118–128.
- Волох А. М. Появление обыкновенного шакала (*Canis aureus*) у берегов Крима // Вестник зоологии. — 2004 б. — Том 38, № 3. — С. 80.
- Волох А. М. Результаты исследования некоторых популяционных характеристик асканийского благородного оленя // Вестник охотоведения. — Москва, 2004 в. — № 4. — С. 86–94.
- Волох А., Кашкарёва А. Некоторые особенности эмбрионального развития асканийского благородного оленя (*Cervus elaphus*) // Фауна в антропогенному середовищі. — Луганськ, 2006. — С. 59–64. — (Серія: Праці Теріологічної школи; Випуск 8).
- Волох А. М., Роженко Н. В., Лобков В. А. Первая встреча обыкновенного шакала (*Canis aureus* L.) на юго-западе Украины // Исследования многообразия животного мира. — Одесса: Астропринт, 1998. — С. 187–188. — (Научные труды Зоологического музея Одесского государственного университета; Том 3).
- Галака Б. О. Про сучасне поширення зубра (*Bison bonasus* L.) на Україні // Збірник Праць Зоологічного музею. — 1973. — № 35. — С. 85–87.
- Гептнер В. Г. О тарпанах // Зоологический журнал. — 1955. — Том 34, № 6. — С. 1404–1423.
- Гептнер В. Г., Насимович А. А., Банников А. Г. Парнокопытные и непарнокопытные. — Москва: Высшая школа, 1961. — 776 с. — (Серия: Млекопитающие Советского Союза; Том 1).
- Герус К., Крижанівський В. Сучасний стан популяції зубра в Україні // Вісник Львівського університету. Серія Біологічна. — 2005. — Вип. 39. — С. 110–113.

- Гиренко Л. Л. К вопросу о распространении черной крысы в УССР // Труды Зоологического музея Киевского университета. — Киев, 1950. — Том 2. — С. 75–95.
- Годлевська Л. Лилики і пергачі: *Vespertilio et Eptesicus* // Міграційний статус кажанів в Україні. — Київ, 2001. — С. 73–76. — (Novitates Theriologicae; Pars 6).
- Годлевська О. В. Фауна кажанів України в умовах антропогенної трансформації середовища: Автореф. дис. ... канд. біол. наук (03.00.08 — зоологія). — Київ, 2006. — 20 с.
- Гринченко А. Б., Дулицький А. И. Распространение и экология ондатры в Северном Крыму // Вестник зоологии. — 1984. — № 3. — С. 69–71.
- Громов И. М. Род крысы — *Rattus Fischer*, 1802 // Громов И. М., Ербаева М. А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. — Санкт-Петербург, 1995. — С. 259–271.
- Громов И. М., Баранова Г. И. (ред.). Каталог млекопитающих СССР (плиоцен–современность). — Ленинград: Наука, 1981. — 456 с.
- Гурский И. Г. Гибридизация волка с собакой в природе // Бюллетень МОИП, отд. биол. — 1975. — № 1. — С. 131–136.
- Данилкин А. А. Ареал // Соколов В. Е. (ред.). Европейская и сибирская косули: систематика, экология, поведение, рациональное использование и охрана. — Москва: Наука, 1992 а. — С. 64–85.
- Данилкин А. А. Естественное и искусственное расселение // Соколов В. Е. (ред.). Европейская и сибирская косули: систематика, экология, поведение, рациональное использование и охрана. — Москва: Наука, 1992 б. — С. 119–123.
- Данилкин А. О цикличности в динамике численности лося // Охота и охотничье хозяйство. — 1997. — № 6. — С. 12–16.
- Данилкин А. А., Марков Г. Г., Штуббе К. и др. Изменчивость и таксономия // Соколов В. Е. (ред.). Европейская и сибирская косули: систематика, экология, поведение, рациональное использование и охрана. — Москва: Наука, 1992. — С. 22–63.
- Делеган І. В., Делеган І. І., Делеган І. І. Біологія лісових птахів і звірів / За ред. І. В. Делегана. — Львів: Поллі, 2005. — 600 с.
- Дикий І. Обґрунтування зміни охоронного статусу борсука в Україні // Матеріали школи-семінару "Великі хижі ссавці України та прилеглих країн" (Селезівка, 15–17 грудня 2000 р.) // Novitates Theriologicae. — 2001. — Pars 4. — С. 50–52.
- Дикий І. В. Борсук (*Meles meles* L., 1758) на заході України: (морфологія, поширення, екологія, охорона): Дис. ... канд. біол. наук (03.00.08). — Львів: Львівський національний університет, 2004. — 215 с.
- Дулицька Е. А., Попов В. Н., Дулицький А. И. Фенетико-краниометрическое доказательство подвидовой самостоятельности белки крымской популяции // Фенетика природных популяций: Материалы 4-го Всесоюзного совещания (Борок). — Москва: АН СССР, 1990. — С. 78–79.
- Дулицький А. И. Некоторые аспекты структуры популяции европейского муфлона в Крыму // Вестник зоологии. — 1992. — Том 26, № 3. — С. 50–56.
- Дулицький А. И. Млекопитающие Крыма. — Симферополь: Крымчпедгиз, 2001. — С. 1–224.
- Дулицький А. И., Алексеев А. Ф., Арутюнян Л. С. и др. Распространение серой и черной крыс в Крыму // Синантропия грызунов. — Москва, 1992. — С. 151–161.
- Дулицький А. И., Кормилицина В. В. Результаты акклиматизации млекопитающих в Крыму // Охота, пушнина и дичь: Сборник научно-технической информации ВНИИОЗ. — Киров: Волго-Вятское книжное изд-во, Кировское отделение, 1975. — № 47–48. — С. 58–66.
- Дулицький А. И., Товпинец Н. Н. Аннотированный список млекопитающих Крыма // Памяти профессора Александра Александровича Браунера (1857–1941). — Одесса: Музейный фонд им. А. А. Браунера; Астропринт, 1997. — С. 92–100.
- Дулицький А. И., Товпинец Н. Н. Корректировка списка млекопитающих Крыма // Материалы по изучению животного мира. — Одесса: Астропринт, 2001. — С. 90–94. — (Научные труды Зоологического музея Одесского национального университета. Том 4).
- Дулицький А., Дулицька О. Білка-телеутка та її теперішній статус у Криму // Фауна в антропогенному середовищі. — Луганськ, 2006. — С. 71–74. — (Праці Теріологічної школи, випуск 8).
- Думенко В. П. Находка выводка волко-собачьих гибридов в биосферном заповеднике "Аскания-Нова" // Материалы по изучению животного мира. — Одесса: Астропринт, 2001. — С. 170–171. — (Научные труды Зоологического музея Одесского национального университета. Том 4).
- Думенко В. П. История и современное состояние популяций барсука (*Meles meles* L.) в биосферном заповеднике "Аскания-Нова" // Чтения памяти А. А. Браунера: Материалы третьей международной научной конференции. — Одесса: Астропринт, 2003. — С. 103–104.
- Жарких Т. Л., Ясинецкая Н. И. Социальная организация и поведение туркменского кулана (*Equus hemionus kulan*) в «Аскании-Нова» // Вісті Біосферного заповідника "Асканія-Нова": Проблеми екомоніторингу та збереження біорізноманітності. — Асканія-Нова, 1998. — С. 74–80.

- Жарких Т. Л., Ясинецкая Н. И. Результаты создания новой популяции лошади Пржевальского на Украине // Степи северной Евразии: стратегия сохранения природного разнообразия и степного природопользования в XXI веке. — Оренбург, 2000. — С. 164–165.
- Жарких Т. Л., Ясинецкая Н. И. Динамика популяции лошади Пржевальского в зоне Чернобыльской АЭС // Чтения памяти А. А. Браунера: Материалы третьей международной научной конференции. — Одесса: Астропринт, 2003. — С. 195–197.
- Жила С. Вовки і дікі собаки: порівняльна екологія, поведінка, менеджмент // Фауна в антропогенному середовищі. — Луганськ, 2006. — С. 75–80. — (Праці Теріологічної школи; Випуск 8).
- Заблоцкий М. А. 35 лет разведения зубров и их гибридов в зоопарке Аскания-Нова // Кавказский зубр. — Москва, 1940. — С. 73–124.
- Загороднюк И. В. Политипические Arvicolidae Восточной Европы: таксономия, распространение, диагностика. — Киев: Институт зоологии АН Укр., 1991. — Препринт № 10.91. — 64 с.
- Загороднюк И. В. Таксономическая ревизия и диагностика грызунов рода *Mus* из Восточной Европы. Сообщение 1 // Вестник зоологии. — 1996 а. — Том 30, № 1–2. — С. 28–45.
- Загороднюк І. Природна історія пацюка чорного (*Rattus rattus*) в Україні // Урбанізоване навколишнє середовище: охорона природи та здоров'я людини / За ред. В. Костюшина. — Київ, 1996 б. — С. 228–231. — (Матеріали Української республіканської наради, Київ, грудень 1995).
- Загороднюк І. Концепція “гарячих територій” і збереження біорозмаїття // Конвенція про біологічне розмаїття: громадська обізнаність і участь / За ред. Т. Гардашук. — Київ: Стилос, 1997. — С. 59–68.
- Загороднюк І. В. Вищі таксони ссавців у сучасній фауні України: склад, номенклатура та видове багатство // Доповіді НАН України. — 1998 а. — № 4. — С. 180–186.
- Загороднюк І. В. Політипні види: концепція та представленість у теріофауні Східної Європи // Доповіді НАН України. — 1998 б. — № 7. — С. 171–178.
- Загороднюк І. Детекторні обліки кажанів у Києві 1997–1998 років // Європейська ніч кажанів '98 в Україні. — Київ, 1998 в. — С. 128–133. — (Праці Теріологічної школи; Випуск 1).
- Загороднюк І. В. Ключі до визначення вищих таксонів звірів фауни України і сусідніх регіонів та принципи їх побудови // Вестник зоологии. — 1998 г. — Том 32, № 1–2. — С. 126–150.
- Загороднюк І. В. Зміни фауни унгулят України в історичні часи // Кінь Пржевальського (*Equus przewalskii* Pol., 1881): проблеми збереження та повернення в природу. — Київ, 1999 а. — С. 91–97. — (Вестник зоологии. Supplement № 11).
- Загороднюк І. Вухань звичайний — *Plecotus auritus*. Вухань австрійський — *Plecotus austriacus* // Ссавці України під охороною Бернської конвенції. — Київ, 1999 б. — С. 61–71. — (Праці Теріологічної Школи; Випуск 2).
- Загороднюк І. Контрольний список теріофауни України // Ссавці України під охороною Бернської конвенції. — Київ, 1999 в. — С. 202–210. — (Праці Теріологічної Школи; Випуск 2).
- Загороднюк І. Склад та історичні зміни фауни хижих ссавців України // *Novitates Theriologicae*. — 2001 а. — Pars 4. — С. 14–17.
- Загороднюк І. Міграції кажанів: суть явища, базові поняття, методи дослідження // Міграційний статус кажанів в Україні. — Київ, 2001 б. — С. 8–20. — (*Novitates Theriologicae*; Pars 6).
- Загороднюк І. В. Алови́ди сарни (*Capreolus*): природа відмінностей між ними і статус популяцій з України // Вісник Луганського державного педагогічного університету. Біологічні науки. — 2002 а. — № 1 (45). — С. 206–222.
- Загороднюк И. В. Транзитивные таксономические системы и их структура у сусликов (*Spermophilus*) // Доповіді НАН України. — 2002 б. — № 9 — С. 185–191.
- Загороднюк І. В. Інвазія як шлях видоутворення // Доповіді НАН України. — 2003 а. — № 10. — С. 187–194.
- Загороднюк І. Дика теріофауна Києва та його околиць і тенденції її урбанізації // Вестник зоологии. — 2003 б. — Том 37, № 6. — С. 30–38.
- Загороднюк І. Наземні хребетні України та їх охоронні категорії (довідник для семінарів з зоології, екології, та охорони природи). — Ужгород: Ліра, 2004 а. — 48 с.
- Загороднюк І. В. Біологічний вид як ампліфікована сутність: ознаки буферизації та механізми її зрушення // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. — 2004 б. — Випуск 14. — С. 5–15.
- Загороднюк І. В. Гірські регіони як зони найвищого видового багатства наземних хребетних України // Ученые записки Таврического национального университета. Серия «Биология, Химия». — 2004 в. — Том 17 (56), № 2. — С. 33–38.
- Загороднюк І. Біогеографія криптичних видів ссавців Східної Європи // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. — 2005. — Випуск 17. — С. 5–27.
- Загороднюк И. В., Боекорев Г. Г., Зыков А. Е. Изменчивость и таксономический статус степных форм мышей рода *Sylvaemus* (*falzeini* – *fulvipectus* – *hermonensis* – *arianus*) // Вестник зоологии. — 1997. — Том 31, № 5–6. — С. 37–56.

- Загороднюк І., Годлевська Л. Кажани в колекціях зоологічних музеїв України: огляд і фенологічний аналіз даних // Міграційний статус кажанів в Україні. — Київ, 2001. — С. 122–156. — (Novitates Theriologicae; Pars 6).
- Загороднюк І. В., Дикий І. В. ІХ міжнародна теріологічна школа-семінар «Методики обліку теріофауни» // Вестник зоології. — 2002. — Том 36, № 6. — С. 97–98.
- Загороднюк І., Кондратенко О., Домашинець В. Хохуля (*Desmana moschata*) в басейні Сіверського Дінця. — Київ, 2002. — 64 с. — (Праці Теріологічної школи, випуск 4).
- Загороднюк І., Негода В. Нетопири: *Pipistrellus* та *Hypsugo* // Міграційний статус кажанів в Україні. — Київ, 2001. — С. 65–72. — (Novitates Theriologicae; Pars 6).
- Загороднюк І. В., Полуда А. М., Смелянов І. Г. Фауна України: стан і заходи збереження // Збереження і невиснажливе використання біорізноманіття України: стан та перспективи / За редакцією Ю. Р. Шеляг-Сосонко. — Київ: Хімджест, 2003. — С. 38–72.
- Загороднюк І., Ткач В. Сучасний стан та історичні зміни чисельності кажанів (Chiroptera) на території України // Доповіді НАН України. — 1996. — № 5. — С. 137–143.
- Загороднюк І. В., Федорченко А. А. Аллопатрические виды грызунов группы *Spermophilus suslicus* (Mammalia) // Вестник зоології. — 1995. — Том 29, № 5–6. — С. 49–58.
- Загороднюк І., Хоменко В. Фауна України у "Червоній книзі Української РСР" (1980). Біогеографічний аналіз // Ойкумена (Український екологічний вісник). — 1995. — № 1–2. — С. 95–99.
- Зенина І. Рукокрылые заповедных территорий Центрального Полесья // Європейська ніч кажанів '98 в Україні. — Київ, 1998. — С. 90–95. — (Праці Теріологічної школи; Вип. 1).
- Зізда Ю. Чорна форма вивірки (*Sciurus vulgaris carpathicus*) в м. Ужгороді // Вестник зоології. — 2005 а. — Том 39, № 4. — С. 84.
- Зізда Ю. Поширення кольорових форм вивірки (*Sciurus vulgaris*) у Закарпатті та в суміжних областях України // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. — 2005 б. — Вип. 17. — С. 147–154.
- Зоря О. Ссавці Харківської області та їх видове багатство // Науковий вісник Ужгородського університету Серія Біологія. — 2005. — Випуск 17. — С. 155–164.
- Іванов С. П., Евстафьев И. Л., Товпинец Н. Н., Паршинцев А. В. Проблема избытка диких копытных на заповедных территориях и вопрос о целесообразности регуляции их численности // Чтения памяти А. А. Браунера: Материалы третьей междунар. научной конференции. — Одесса: Астропринт, 2003. — С. 197–199.
- Кесслер К. Ф. Животные млекопитающая // Труды Комиссии... для описания губерний Киевского учебного округа — Киевской, Вольнской, Подольской, Полтавской, Черниговской. — Киев, 1851. — 88 с. — (Естественная история губерний Киевск. учебн. округа. Том 1).
- Кириков С. В. Человек и природа восточноевропейской лесостепи в X — начале XIX в. — Москва: Наука, 1979. — 184 с.
- Кириков С. В. Человек и природа степной зоны. Конец X — середина XIX в. (Европейская часть СССР). — Москва: Наука, 1983. — 126 с.
- Клауснитцер Б. Экология городской фауны. — Москва: Мир, 1990. — 240 с.
- Князев С. П., Никитин С. В. Филогенез и таксономические взаимоотношения внутривидовых форм свиней *Sus scrofa* (Suidae) // Зоологический журнал. — 2004. — Том 83, № 1. — С. 105–118.
- Колисник Б. И. Охотничье-промысловые звери Цуманской пуши на Вольни // Млекопитающие Украины. — Киев: Наукова думка, 1993. — С. 46–54.
- Колосов А. М., Лавров Н. П. Обогащение промысловой фауны СССР. — Москва: Лесная промышленность, 1968. — 258 с.
- Кондратенко О. В. Перша знахідка нетопира середземноморського (*Pipistrellus kuhli*) на Луганщині (Східна Україна) // Вестник зоології. — 1999. — Том 33, № 3. — С. 96.
- Корнеев О. П. Визначник звірів УРСР. — Київ: Радянська школа, 1952. — 216 с.
- Корнеев А. П. Енотовидная собака на Украине // Труды Зоомузея Киевского государственного университета. — Киев, 1954. — № 4. — С. 13–72.
- Корнеев О. П. Ряд парнокопитні. Artiodactyla // Корнеев О. П. Визначник звірів УРСР (Видання друге). — Київ: Радянська школа, 1965. — С. 211–224.
- Корнеев А. П. Колебания численности дикого кабана на Украине и рациональные нормы плотности его поголовья в охотничьих хозяйствах // Труды IX Международного конгресса биологов-охотоведов. — Москва, 1970. — С. 812–814. — (Цит. за: Лобков, 2004).
- Корнеев А. П. Их уже нет на Украине (Черный список). Виды, исчезнувшие на территории УССР в историческое время. Млекопитающие // Сытник К. М. (ред.). Редкие и исчезающие растения и животные Украины. — Киев: Наук. думка, 1988. — С. 229–230.
- Кошкина Т. В. Динамика ареалов животных в условиях антропогенной трансформации ландшафта // Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземных позвоночных животных. — Москва, 1987. — Часть 1. — С. 10–18.

- Крыжановский В. И., Емельянов И. Г. Класс млекопитающие // Топачевский В. А. (ред.). Природа Украинской ССР. Животный мир. — Киев: Наукова думка, 1985. — С. 197–234.
- Кузьмина И. Е. Лошадь Северной Евразии от плиоцена до современности. — Санкт-Петербург, 1997. — 224 с. — (Труды ЗИН РАН; Том 273).
- Кузякин А. П. История расселения, современное распространение и места обитания пасюка в СССР // Фауна и экология грызунов. — Москва: Изд-во МОИП, 1951. — Выпуск 4. — С. 22–81.
- Кучерук В. В. Ареал // Соколов В. Е., Карасева Е. В (ред.). Серая крыса. Систематика, экология, регуляция численности. — Москва, 1990. — С. 34–84.
- Кучерявий В. П. Урбоекотология: Підручник. — Львів: Світ, 2001. — 440 с.
- Лавренченко Л. А. Палеонтология и зооархеология // Котенкова Е. В., Булатова Н. Ш. (ред.). Домовая мышь: происхождение, распространение, систематика, поведение. — Москва: Наука, 1994. — С. 9–13.
- Ларин С. А. Аклиматизация белки-телеутки в Крыму // Труды Московского пушно-мехового института. — 1953. — Выпуск 4. — С. 65–85.
- Лобков В. А. Причины и особенности динамики ареалов некоторых млекопитающих // Ученые записки Таврического национального университета. Серия «Биология, Химия». — 2004. — Том 17 (56), № 2. — С. 3–11.
- Межжерин С. В. Ревизия мышей рода *Apodemus* (Rodentia, Muridae) Северной Евразии // Вестник зоологии. — 1997. — Том 31, N 4. — С. 29–41.
- Мельниченко Б. Г., Пилипенко Д. В., Ширяев С. В. Результаты акклиматизации пятнистого оленя (*Cervus nippon*) в Великоанадольском лесу // Вісник Луганського державного педагогічного університету імені Тараса Шевченка. — 2002. — № 1 (січень). — С. 226–229.
- Мерзликин И. Р. Предварительное сообщение о выхухоли (*Desmana moschata*) на территории Сумской области (Украина) // Научные труды Зоологического музея Одесского государственного университета. — Одесса, 1995. — Том 2. — С. 30–32. — (Материалы по изучению животного мира: фаунистика, экология, история исследований).
- Мерзликин И. Р. О выхухоли (*Desmana moschata*) на территории Сумской области и её охране // Редкие виды млекопитающих России и сопредельных территорий / под ред. А. А. Аристова. — Москва, 1998. — С. 459–465.
- Мигулін О. О. Визначник звірів України. — Харків: Держ. вид-во України, 1929. — 96 с.
- Мигулін О. О. Звірі УРСР (матеріали до фауни). — Київ: Вид-во АН УРСР, 1938. — 426 с.
- Мовчан Я., Домашилінець В. Передмова // Конвенція про міжнародну торгівлю видами дикої фауни і флори, що перебувають під загрозою зникнення (Вашінгтон, 1973 р.). — Київ, 1998. — С. 1–3.
- Москаленко Ю. А. Когда дикий кабан появился в Нижнем Приднепровье? // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд Териологического общества). — Москва, 2003. — С. 229.
- Муратов М. В. История Черноморского бассейна в связи с развитием окружающих его областей // Бюллетень МОИП (отд. геол.). — 1951. — Том 26. — С. 3–34.
- Назырова Р. И. Эколого-географический анализ ареала русской выхухоли (*Desmana moschata* L.) в связи с ее охраной // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биол. — 2001. — Том 106, Выпуск 6. — С. 14–24.
- Неронов В. М., Луцкекина А. А. Чужеродные виды и сохранение биологического разнообразия // Успехи современной биологии. — 2001. — Том 121, № 1 — С. 121–128.
- Онуфреня А. С., Онуфреня М. В. Реакклиматизация русской выхухоли в заповеднике "Брянский лес" // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд Териологического общества): Мат-лы Междунар. совещания 6–7 февраля 2003 г., Москва. — Москва, 2003. — С. 245.
- Павлинов И. Я., Россолимо О. Л. Систематика млекопитающих СССР: дополнение. — Москва: Изд-во Моск. ун-та, 1998. — 190 с. — (Сборник трудов Зоол. музея МГУ; Том 38).
- Павлинов И. Я., Яхонтов Е. Л., Агаджанян А. К. Млекопитающие Евразии: систематико-географический справочник (в трех частях). — Москва: Изд-во Моск. ун-та, 1995. — Ч. 1: Rodentia. — 240 с. — (Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Том 32).
- Павлов М. П., Корсакова И. Б., Лавров Н. П. Аклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР. — Киров: Волго-Вятское книжн. изд-во, 1973. — Часть 1. — 536 с.
- Паевский В. А. Расселение птиц в Европе: обзор наиболее быстрых экспансий за последние два столетия // Алимов А. Ф., Богуцкая Н. Г. (ред.). Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. — Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2004. — С. 186–202.
- Панов Г. М. Динаміка ареалів та чисельності напівводних хутрових звірів в Україні у другій половині ХХ століття // Вісник Львівського університету. Серія Біологічна. — 2002. — № 30. — С. 119–132.
- Перерва В. И., Литус И. Е., Крыжановский В. И. Состояние поголовья зубров на Украине и перспективы его рационального использования // Вестник зоологии. — 1991. — № 5. — С. 11–15.
- Пидопличко И. Г. [Крупные растительноядные] млекопитающие // Пидопличко И. Г. О ледниковом периоде. — Киев: Изд-во АН Укр. ССР, 1951. — Том 2. — С. 25–91.

- Полищук И. К. Изменения в териофауне заповедника "Аскания-Нова" за 100-летний период // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд Териологического общества). — Москва, 2003. — С. 271.
- Протопопова В. В., Мосякин С. Л., Шевера М. В. Влияние адвентивных видов растений на фитобиоту Украины // Дудкин О. В. (ред.). Оценка и напрямки зменшення загроз біорізноманіттю України. — Київ: Хімджест, 2003. — С. 129–155. — [література і додатки окремо].
- Пучков П. В. Некомпенсированные вюрмские вымирания. Сообщение 2. Преобразование среды гигантскими фитофагами // Вестник зоологии. — 1992 а. — Том 26, N 1. — С. 58–66.
- Пучков П. В. Некомпенсированные вюрмские вымирания. Сообщение 3. Перепромысел, "недопромысел" и другие факторы // Вестник зоологии. — 1992 б. — Том 26, N 4. — С. 73–81.
- Рековец Л. И. Мелкие млекопитающие антропогена юга Восточной Европы. — Киев: Наукова думка, 1994. — 370 с.
- Роженко М. Живлення деяких хижих ссавців у антропогенному ландшафті Причорномор'я // Фауна в антропогенному середовищі. — Луганськ, 2006. — С. 191–200. — (Праці Териологічної школи, випуск 8).
- Роженко Н. В., Волох А. М. Обыкновенный шакал (*Canis aureus* L., 1758) — новый вид млекопитающих в Днестровской дельте // Материалы международной научной конференции "Сохранение биоразнообразия бассейна Днестра". — Кишинёв: экол. об-во "Biotica", 1999. — С. 196–198.
- Роженко М. В., Волох А. М. Поява шакала звичайного (*Canis aureus*) на півдні України // Вестник зоологии. — 2000. — Том 34, № 1. — С. 125–129.
- Роман С. Г. Куница кам'яна і борсук у нижньому Придніпров'ї: місця помешкання, чисельність, особливості екології // Вісник Луганського державного педагогічного університету ім. Т. Шевченка. — 2002. — № 1 (45). — С. 187–191.
- Ружиленко Н. С. Хищные млекопитающие островных территорий среднего Приднепровья // Ученые записки Таврического национального университета. Серия «Биология, Химия». — 2004. — Том 17 (56), № 2. — С. 109–114.
- Русин М. О некоторых особенностях резерватогенных сукцессий в степных заповедниках (на примере териофауны) // Фауна в антропогенному середовищі. — Луганськ, 2006. — С. 234–239. — (Праці Териологічної школи, випуск 8).
- Свириденко П. О. Перетворення фауни ссавців на півдні України // Вісник АН Української РСР. — 1953. — Вип. 11. — (Цит. за: Сокур, 1961).
- Селезньов М. Ю. Поширення вихухолі на Україні та матеріали до її біології // Збірник праць Зоологічного музею. — Київ, 1936. — № 17. — С. 25–36.
- Селюнина З. В. Териофауна // Биоразнообразие Джарылгача: современное состояние и пути сохранения. — Киев: Вестник зоологии, 2000. — С. 82–94.
- Сердюк В. Н. Новые данные о распространении вихухолы на Украине // Вестник зоологии. — 1978. — № 2. — С. 79–80.
- Сердюк В. Н. О скорости расселения вихухолы в Курской области // Ученые записки Курского государственного педагогического университета. — 1992. — Том 13, вып. 106. — С. 200–209.
- Сидорович В. Е. Норки, выдра, ласка и другие куньи. — Минск: Ураджай, 1995. — 191 с.
- Смаголь В., Бабіч О., Камінецький В. Формування популяцій копитних тварин в угіддях державної резиденції "Залісся" // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. — 2005. — Випуск 17. — С. 74–78.
- Соколов В. Е., Башенина Н. В. (ред.). Обыкновенная полевка: виды-двойники *Microtus arvalis* Pallas, 1779 и *M. rossiaemeridionalis* Ognev, 1924. — Москва: Наука, 1994. — 432 с. — (Виды фауны России и сопредельных стран).
- Соколов В. Е., Лавров Н. П. Ондатра. Морфология, систематика, экология. — Москва: Наука, 1993. — 542 с.
- Сокур І. Т. Ссавці фауни України та їх господарське значення. — Київ: Держучпедвид., 1960. — 211 с.
- Сокур І. Т. Історичні зміни та використання фауни ссавців України. — Київ: Вид-во АН Української РСР, 1961. — 84 с.
- Сребродольська С., Дикий І., Мисюк В. Літня фауна кажанів Шацького національного природного парку // Міграційний статус кажанів в Україні. — Київ, 2001. — С. 86–89. — (Novitates Theriologicae, pars 6).
- Стрелков П. П. Усагая ночница (*Myotis mystacinus*) и ночница Брандта (*Myotis brandti*) в СССР и взаимоотношения этих видов. Сообщение 2 // Зоологический журнал. — 1983. — Том 62, вып. 2. — С. 259–270.
- Стрелков П. П. Бурый (*Plecotus auritus*) и серый (*Plecotus austriacus*) ушаны (Chiroptera, Vespertilionidae) в СССР. Сообщение 1 // Зоологический журнал. — 1988. — Том 67, № 1. — С. 90–101. — Сообщение 2 // Зоологический журнал. — 1988. — Том 67, № 2. — С. 287–292.
- Стрелков П. П. Расширение ареалов палеарктическими рукокрылыми (Chiroptera, Mammalia) как пример инвазии в антропогенных биотопах // Алимов А. Ф., Богущкая Н. Г. (ред.). Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. — Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2004. — С. 202–207.

- Татаринов К. А. Ондатра у верхів'ях Дністра і перспективи її використання // Наукові записки природознавчого музею Інституту агробіології АН УРСР. — 1952. — Том 2. — (Цит. за: Татаринов, 1956).
- Татаринов К. А. Звірі західних областей України. — Київ: Вид-во АН УРСР, 1956. — 188 с.
- Татаринов К. А., Дякун Ф. А. Реаклиматизация зубров в лесах Волынской области // Зоологический журнал. — 1969. — Том 68, вып. 4. — С. 612–614.
- Терновский Д. В. Биология кунцеобразных. — Новосибирск: Наука, 1977. — 280 с.
- Тесаков А. С. Биостратиграфия среднего плейстоцена — эоплейстоцена Восточной Европы (по мелким млекопитающим) / Отв. ред. Э. А. Вангенгейм. — Москва: Наука, 2004. — 247 с. — (Труды Геологического института РАН. Вып. 554).
- Тимофеева Е. К. Косуля. — Ленинград: Изд-во Ленинградского ун-та, 1985. — 224 с. — (Жизнь наших птиц и зверей. Выпуск 8).
- Тищенко В. Лилик пізній — *Eptesicus serotinus* // Ссавці України під охороною Бернської конвенції / За ред. І. В. Загороднюка. — Київ, 1999. — С. 81–90. — (Праці Териологічної школи; Випуск 2).
- Ткач В. В., Лихотон Р. Н., Сологор Е. А. Современное состояние изученности фауны рукокрылых (Chiroptera) Волынской области Украины // Вестник зоологии. — 1995. — № 2–3. — С. 44–49.
- Токарский В. А. Историческое изменение ареала и численности степного сурка (*Marmota bobak* Mull. 1776) в Украине // Ученые записки Таврического национального университета. Серия «Биология, Химия». — 2004. — Том 17 (56), № 2. — С. 173–185.
- Топачевский В. А., Несин В. А., Топачевский И. В. Биозональная микротириологическая схема (стратиграфическое распространение мелких млекопитающих — Insectivora, Lagomorpha, Rodentia) неогена северной части Восточного Паратетиса // Вестник зоологии. — 1998. — Том 32, № 1–2. — С. 76–87.
- Треус В. Д. Аклиматизация и гибридизация животных в Аскания-Нова. — Киев: Урожай, 1968. — 316 с.
- Треус В. Д., Лобанов Н. В. Разведение редких и исчезающих копытных фауны СССР в Аскании-Нова // Редкие млекопитающие фауны СССР. — Москва: Наука, 1976. — С. 103–112.
- Форманюк О. А., Панченко П. С. Появление средиземноморского нетопыря *Pipistrellus kuhlii* в окрестностях Одессы (Украина) // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд Териологического общества): Мат-лы Междунар. совещания 6–7 февраля 2003 г., Москва. — Москва, 2003. — С. 369.
- Фрисман Л. В., Кораблев В. П., Ляпунова Е. А. и др. Аллозимная дифференциация разнохромосомных форм крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus* Guld., 1770, Rodentia) // Генетика. — 1999. — Том 35, № 3. — С. 378–384.
- Хахин Г. В., Иванов А. А. Выхухоль. — Москва: Агропромиздат, 1990. — 191 с.
- Хляп Л. А., Кучерук В. В., Варшавский А. А., Туликова Н. В. Синантропные грызуны — особая группа инвазивных видов // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд Териологического общества): Мат-лы Междунар. совещания 6–7 февраля 2003 г., Москва. — Москва, 2003. — С. 374.
- Хоєцький П. Стан популяції зубра (*Bison bonasus* L.) в Сколівських бескидах // Вісник Львівського університету. Серія Біологічна. — 2003. — Вип. 32. — С. 128–133.
- Черемних Н. Структурно-функціональні зміни угруповань дрібних ссавців у градієнті урбанізації // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. — 2005. — Випуск 17. — С. 34–38.
- Чисельність, розселення і добування мисливських ссавців у 1997 році на Україні (форма № 2-тп (мислиство)) // Статистичний бюлетень про ведення мисливського господарства в 1997 році. — Київ, 1997 — С. 58.
- Шарлемань М. Звірі України. Короткий poradnik до визначання, збирання і спостереження ссавців (Mammalia) України. — Київ: Всеукр. кооп. видавн. союз (Вукоопспілка), 1920. — 83 с.
- Шарлемань М. Выхухоль (*Desmana moschata* L.) в УССР // Збірник праць Зоологічного музею. — Київ, 1936. — № 17. — С. 39–52.
- Шварц Е. А., Белоновская Е. А., Второв И. П., Морозова О. В. Интродуцированные виды и концепция биоценологических кризисов // Успехи современной биологии. — 1993. — Том 113, № 4 — С. 387–399.
- Якименко Л. В., Киробицына К. В., Фрисман Л. В. и др. Цитогенетика и систематика домовых мышей России и прилежащих стран // Проблемы эволюции. — Владивосток, Дальнаука, 2003. — Том 5. — С. 62–89.
- Ясинецкая Н. И., Жарких Т. Л. Лошадь Пржевальского в заповеднике Аскания-Нова // Памяти профессора Александра Александровича Браунера (1857–1941). — Одесса: Музейный фонд им. А. А. Браунера; Астропринт, 1997. — С. 139–143.
- Ясинецкая Н. И., Жарких Т. Л. Кулан туркменский в Украине // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд Териологического общества). — Москва, 2003. — С. 399–400.
- Clout M., Love S. Draft IUCN Guidelines for the prevention of biodiversity loss due to global invasions. — Gland (Switzerland): IUSN/SSC, 1996. — 42 p.
- Benda P., Tsytsulina K. Taxonomic revision of *Myotis mystacinus* group (Mammalia, Chiroptera) in the western Palearctic // Acta Societatis Zoologicae Bohemicae. — 2000. — Vol. 64, N 4. — P. 331–398.
- Bonhomme F., Catalan J., Britton-Davidian J. et al. Biochemical diversity and evolution in the genus *Mus* // Biochemical Genetics. — 1984. — Vol. 22, N 3–4. — P. 275–303.

- Born W., Rauschmayer F., Bräuer I. Economic evaluation of biological invasions — a survey // *Ecological Economics*. — 2005. — Vol. 55. — P. 321–336.
- Di Castri F. et al. (eds.). Biological invasions in Europe and the Mediterranean basin. — Dordrecht: Kluwer Acad. Publ. Co., 1990. — Vol. 10. — 463 p.
- Drake J. A., Mooney H. A., di Castri F. etc. (eds.). Biological invasions: a global perspective. — New York, Chichester: John Wiley & Sons, 1989. — 525 p.
- IUCN/SSC Guidelines For Re-Introductions (Approved by the 41st Meeting of the IUCN Council). — Gland (Switzerland). — 1995, May. — Online: <http://iucn.org/themes/ssc/pubs/policy/reinte.htm>.
- Hewitt G. N. Postglacial re-colonization of European biota // *Biological Journal of the Linnean Society*. — 1999. — Vol. 68. — P. 87–112.
- Hofreiter M., Serre D., Rohland N. et al. Lack of phylogeography in European mammals before the last glaciation // *Proceedings of NAS*. — 2004. — Vol. 101, N 35. — P. 12963–12968.
- Hosey G. R. The Bosphorus land-bridge and mammals distributions in Asia Minor and the Balkans // *Säuget. Mitt.* — 1982. — Vol. 30, N 1. — S. 53–62.
- Hulva P., Horáček I., Strelkov P. P., Benda P. Molecular architecture of *Pipistrellus pipistrellus*/*Pipistrellus pygmaeus* complex (Chiroptera: Vespertilionidae): further cryptic species and Mediterranean origin of the divergence // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. — 2004. — Vol. 32. — P. 1023–1035.
- Leung B., Finnoff D., Shogren J. F., Lodge D. Managing invasive species: Rules of thumb for rapid assessment // *Ecological Economics*. — 2005. — Vol. 55. — P. 24–36.
- Linnaeus C. *Systema naturae. Regnum animaliae*. — London, 1758 (1758). — 823 p.
- Mayer F., von Helversen O. Cryptic diversity in European bats // *Proceedings of Royal Society. London. B [Biological Sciences]*. — 2001. — Vol. 268, N 1478. — P. 1825–1832.
- Michaux J. R., Libois R., Filippucci M.-G. So close and so different: comparative phylogeography of two small mammal species, the yellow-necked fieldmouse (*Apodemus flavicollis*) and the woodmouse (*Apodemus sylvaticus*) in the Western Palearctic region // *Heredity*. — 2005. — Vol. 94. — P. 52–63.
- Mooney H. A., Cleland E. E. The evolutionary impact of invasive species // *PNAS*. — 2001. — Vol. 98, N 10. — P. 5446–5451.
- Parker I. M., Simberloff D., Lonsdale W. M. etc. Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders // *Biological Invasions*. — 1999. — Vol. 1. — P. 3–19.
- Pascal M., Lorvelec O., Vigne J.-D., Keith P., Clergeau P. (*coordonnateurs*). Evolution holocene de la faune de Vertébrés de France: invasions et disparitions. — Paris, 2003 (Version définitive du 10 juillet 2003). — 381 p.
- Recommendation N 77 (1999) on the eradication of non-native terrestrial vertebrates (Adopted by the Standing Committee on 3 December 1999). — [[http://www.coe.int/.../rec77\(1999\).asp](http://www.coe.int/.../rec77(1999).asp)].
- Sala O. E., Chapin F. S., Armesto J. J. et al. Biodiversity — Global biodiversity scenarios for the year 2100 // *Science*. — 2000. — Vol. 287. — P. 1770–1774.
- Sanders N. J., Gotelli N. J., Heller N. E., Gordon D. M. Community disassembly by an invasive species // *PNAS*. — 2003. — Vol. 100, N 5. — P. 2474–2477.
- Tsutsui N. D., Suarez A. V., Holway D. A., Case T. J. Reduced genetic variation and the success of an invasive species // *PNAS*. — 2000. — Vol. 97, N 11. — P. 5948–5953.
- Van Valen L. Energy and evolution // *Evolutionary Theory*. — 1976. — Vol. 1, N 7. — P. 179–229.
- Woloch A. Aktueller Stand der Muffelwildpopulation in der Ukraine // *Jagd und Wild*. — 2003. — Bd. 28. — GmbH. — S. 119–125.
- Zagorodniuk I. V. Sibling species of mice from Eastern Europe: taxonomy, diagnostics and distribution // *Доповіді НАН України*. — 1996. — N 12. — С. 166–173.
- Zagorodniuk I. Species of the genus *Plecotus* in the Crimea and neighbouring areas in the Northern Black Sea Region // Wołoszyn B. W. (ed.). *Proceedings of the VIIIth ERBS*. — Krakow: PLATAN Publ. House, 2001. — Vol. 2. — P. 159–173.
- Zawadzka E. Geographical distribution of the dark phase of the squirrel (*Sciurus vulgaris fuscoater* Altum) in Poland // *Acta Theriologica*. — 1958. — Vol. 2, N 8. — P. 160–174.

Надійшло до редакції: 11 березня 2006 р.